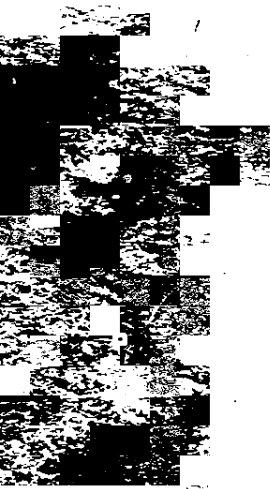


548

Марксизма - Ленинизма при ЦИК ССР Грузии
Биологическая Секция

Проф. И. С. БЕРИТОВ

ИНДИВИДУАЛЬНО-ПРИОБРЕТЕННАЯ
ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ
ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ



ТИФЛИС

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО ГРУЗИИ
1932.

А 41 189

E991.7

Б48

Институт Марксизма-Ленинизма при ЦИК ССР Грузии
Биологическая Секция

~~От Института Биологии
им. И. Беритова
Акад. Нац. ССР~~

Проф. И. С. БЕРИТОВ

ИНДИВИДУАЛЬНО-ПРИОБРЕТЕННАЯ
ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ
ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

14314

Т и ф л и с.
ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
1932

1-ая Типогр. Госиздата
Плех. пр. № 91.
Зак. № 1476. Главл. 2283.
Тир. 3000.

ПРЕДИСЛОВИЕ.

Настоящий труд является переработанным и дополненным изданием монографии: „Über die individuell erworbene Tätigkeit des Zentralnervensystems“. Jour. f. Psychol. u. Neurol., т. 33., стр. 113 — 335, 1927. Мне пришлось добавить все то новое, что было добыто за последние годы в области учения об индивидуально-приобретенной деятельности центральной нервной системы как в моей, так и других лабораториях СССР. Самое основное дополнение заключается в новой главе о объединяющей (интегральной) деятельности коры большого мозга. До последнего времени эта сторона корковой деятельности очень мало подвергалась экспериментальному изучению. За последние 30 лет со времени первой работы Толочнинова об индивидуальных или условных рефлексах было напечатано не более 15 работ по этой проблеме, произведенных в разное время разными лицами, в то время как аналитическая деятельность коры является предметом нескольких сотен работ.

Систематическое изучение объединяющей деятельности было начато в моей лаборатории в 1927 г. Эта проблема стала передо мной сначала в связи с психологической теорией образов (Wertheimer 148), а затем уже независимо от нее, как основная проблема центральной нервной деятельности. Мы теперь уже имеем ряд основных работ, дающих возможность сделать правильное научное освещение объединяющей деятельности коры большого мозга.

Пересмотр настоящего труда происходил с точки зрения диалектического материализма. Это дало мне возможность, с одной стороны, выявить качественные особенности индивидуально-приобретенной деятельности и подчеркнуть их; и, с другой стороны, очистить теоретические рассуждения от чисто механистических концепций, отождествляющих, во 1-ых, индивидуально-приобретенную деятельность центральной нервной системы с прирожденной рефлекторной деятельностью, и во 2-ых,

рефлекторные реакции с актами поведения. В немецком издании имеется очень много элементов такого отождествления. Оно вытекало не столько из фактического состояния знаний, сколько от неправильной установки, что индивидуально-приобретенная деятельность должна регулироваться общеизвестными законами врожденной деятельности центральной нервной системы, что акты поведения высших животных и даже человека по существу являются рефлексами.

Все учение об индивидуально-приобретенной деятельности ц. н. с. построено мной на данных изучения индивидуально-приобретенных рефлексов. Поэтому я должен предупредить, что данный труд ни в коем случае не может рассматриваться как учение о поведении. Правда, до 1926-27 года мне казалось, подобно большинству наших физиологов и рефлексологов, что наука о поведении есть нечто иное, как учение о рефлексах. В начале 1927 года я даже сдал в журнал „Успехи биологии“ статью под заглавием: „Наука о поведении, как учение о рефлексах“. Статья была напечатана с большим опозданием в 1929 г. Но на основании экспериментального изучения поведения животных, произведенного в моей лаборатории в течение последних лет, начиная с 1926-27 года, я основательно изменил свое отношение к науке о поведении. Но чтобы достаточно ясно выявить свою точку зрения на этот счет, я считаю нужным здесь же дать характеристику рефлекса и поведения, и тем самым точно отграничить учение об индивидуальных рефлексах от науки о поведении.

Рефлексом называют такую двигательную или секреторную реакцию одного органа или комплекса органов, которая производится при посредстве центральной нервной системы непосредственно в ответ на внешнее или внутреннее раздражение. Рефлексами считают, напр., защитное сгибание и разгибание ноги, тонические движения конечностей, изменения положения тела в пространстве, ориентировочные движения, локомоцию, акт еды с жеванием, выделением слюны, глотанием и т. под. врожденные реакции центрального происхождения. Все эти врожденные реакции были изучены Шеррингтоном, Магнусом, мной и другими в искусственных лабораторных условиях на обезглавленных или децеребрированных животных.

Рефлексами называют точно также все те реакции отдельных органов, которые не наследуются, а возникают в резуль-

тате индивидуального опыта. Такими являются, напр., защитное движение ноги или слюнная секреция в ответ на такие раздражения, которые имели место в прошлом животного во время повреждающего раздражения ноги и акта еды, т. е. сочетались с ними. Эти индивидуально-приобретенные реакции отдельных органов изучались Павловым, Бехтеревым, мной и другими совершенно изолированно от деятельности других органов, при этом животные заключались в экспериментальную камеру и привязывались к станку.

Поведением же следует называть целостную деятельность организма, которая направлена, с одной стороны, на непосредственное функциональное приспособление его к внешней среде, а с другой стороны, на такое изменение внешней среды, благодаря которому произошло бы приспособление ее к потребностям организма. Так, напр., когда травоядное животное передвигается по пастбищу с опущенной головой, рассматривает и нюхает траву, одну из них ест, другую нет, затем пережевывает и глотает, то это будет поведение питания. Этим актом поведения животное приспособляется к внешней среде. Когда паук тклет паутину, делает сторожевое место, ловит насекомых и высасывает их, то это тоже будет поведение питания. Но в этом случае поведение производит как приспособление паука к среде, так и среды к потребностям паука; последнее выступает в устройстве паутины и сторожевого поста.

Аналогичные примеры могут быть приведены из жизни человека. Когда ребенок идет в лес или сад и там кушает фрукты, это будет поведение питания, которое выражает только приспособление к внешней среде. Когда же крестьянин идет в поле, предназначенное для виноградника, и он там вспахивает землю, очищает от кустарников и от камней, делает ямы для посадки виноградной лозы и выполняет другие работы, с тем чтобы лоза пустила корни и в ближайшем будущем дала виноград, то это тоже будет поведение, ведущее к пропитанию. Но только в этом случае, с одной стороны, поведение направлено на непосредственное приспособление к среде: крестьянин из дому идет в поле, затем, смотря по тому, какова почва и цель работы, использует то или другое орудие и прикладывает определенную силу для обработки земли, производя при этом разного рода трудовые движения; с другой стороны, это же поведение производит изменение среды, которое приспособли-

вает ее к потребностям человека: вспашка земли, посадка лозы, очистка земли от камней, от кустарников и т. д.

Поведение животных на разных ступенях филогенетического развития не одинаково по своему качеству. Среди животных, обладающих дифференцированной центральной системой, нужно различать три формы поведения. Наиболее низкой формой поведения является прирожденное поведение, всецело зависящее от наследственной организации центральной нервной системы и периферических рабочих органов. Эта форма поведения характерна для всех беспозвоночных и низших позвоночных животных, как рыбы и амфибии, а также для всех высших позвоночных на первых стадиях постэмбрионального развития.

На более высокой ступени филогенетического развития возникает новый тип нервного поведения — индивидуально-приобретенное, которое развивается в течении индивидуальной жизни на основе прирожденного поведения. Эта форма поведения характеризуется тем, что животное в обычной для него ситуации достигает той или другой жизненно-важной цели при посредстве определенного ряда последовательных индивидуально-приобретенных движений. Данное поведение свойственно всем позвоночным животным, но оно играет наиболее могущественную роль у высших позвоночных — птиц и млекопитающих. Индивидуально-приобретенная форма поведения выше по качеству, ибо она является более экономной в борьбе за существование, чем прирожденное поведение: животное не каждый раз ищет новое место для прокормления, а одной и той же дорогой идет туда, где уже находило корм; оно не наталкивается каждый раз на одного и того же врага или вредящий предмет.

Следующим этапом является поведение психонервного происхождения. Эта форма поведения заключается в достижении конечной уже известной цели самыми разными путями на основании представления этой цели. Она была нами изучена на собаках, но безусловно имеется у всех млекопитающих. По данным Кёлера она достигает большого развития у человекоподобных обезьян и признается им как разумное, интеллектуальное поведение. (В. Кёлер: Исследование интеллекта человекоподобных обезьян. Перев. Москва 1930). Эта форма поведения достигает своего высшего развития у человека. Она по своему качеству выше предыдущих форм, ибо характер разумного поведения и все его течение определяются известной ко-

нечной целью, имеющей определенное жизненное значение; при этом животное пользуется всеми данными, полученными по наследству и приобретенными индивидуальным путем.

Последней и высшей формой поведения является трудовой процесс человека, который характеризуется сознательной плановостью и целенаправленностью. „В процессе труда, говорит Маркс, деятельность человека при помощи средств производства труда производит преднамеренное изменение предмета труда“ и тем самым получается результат, который уже пред началом процесса труда имелся в представлении. (К. Маркс: Капитал, т. I, 3-й отдел). Эта форма поведения свойственна только человеку. Она безусловно стоит по своему качеству много выше других форм, ибо, коротко говоря, все трудовое поведение с его течением и результатом заранее определяется на основании личного опыта и еще в большей мере на основании того исторического опыта, которым владеет данное общество.

Как разумные, так и сознательные акты поведения при многократном повторении в одном и том же виде и порядке автоматизируются, как говорят, становятся привычными, т. е. при определенных внешних условиях и определенном внутреннем состоянии организма они протекают более или менее одинаково, в виде одного и того же ряда последовательных движений. Следов., на основе разумного и сознательного поведения создается своеобразное индивидуально-автоматизированное поведение *).

Каждый акт поведения складывается из рассмотренных выше рефлекторных реакций. При анализе разнообразных актов поведения питания или самозащиты не трудно усмотреть, что элементами его являются одни и те же защитные движения ног, тонические реакции, рефлексы положения, ориентировочные движения, ротовые реакции жевания, глотания, слюноотечения и т. д.

*) Все эти формы поведения животных: прирожденное, индивидуально-приобретенное, разумное и возникшее из разумного индивидуально-автоматизированное поведение—являются предметом ближайшего нашего исследования в физиологической лаборатории Тифлисского Педагогического института и в биологической секции Института Марксизма и Ленинизма. Мы собрали громадный фактический материал. Но пока нами была опубликована только небольшая часть результатов (См. лит. 50, 56—59, 84-а, 111, 112, 393-а).

На нормальных животных нельзя получить тот или другой означенный рефлекс совершенно изолированно от других. Если, напр., на хвост лежавшей собаки наступить ногой, то собака не только прижмет хвост, но сейчас же встанет на ноги, заскулит и отбежит. Иначе говоря, мы получим не защитный рефлекс хвоста, а очень сложный процесс, в котором множество рефлекторных реакций объединяются в единый акт поведения защиты всего животного. В этом поведении собаки можно усмотреть ориентировочную и голосовую реакцию, тонус конечностей, рефлексы положения, локомоцию, изменения дыхания, пульса и т. д. Тоже самое следует сказать насчет индивидуально приобретенных реакций. Так, напр., на индивидуальный сигнал к оборонительному движению наступает не изолированное движение ноги, а общее передвижение с ориентировкой, визгом и учащенным дыханием. Вся эта реакция первоначально имеет целью освобождение из станка. Но обычно после ряда неудачных попыток, реакция собаки ограничивается поднятием одной ноги и небольшим движением головы. Однако и в этом случае фактически деятельность организма является целостной: она заключается в отрицании всех тех движений, какие характеризуют освобождение животного.

В отличие от рефлекса поведение не имеет своего рецептивного поля. Вызов, течение и завершение поведения обуславливаются, с одной стороны, действием на организм почти всей внешней среды, в которой протекает данное поведение, а с другой, внутренним состоянием организма, которое является следствием всей его предыдущей жизнедеятельности. Но разумеется начало поведения может быть связано ближайшим образом с одним каким либо раздражением из внешнего мира или внутренней среды организма.

Кроме того рефлекторные реакции происходят через любой отдел центральной нервной системы. Объединение же этих реакций в единый акт поведения происходит через один определенный отдел ее, а именно у позвоночных животных через промежуточный и большой мозг. Здесь именно устанавливается наиболее сложная связь между всеми восходящими чувствующими путями и нисходящими двигательными, благодаря чему становится возможной объединяющая деятельность этих отделов мозга. Эта роль головного мозга была доказана физиологами экспериментальным путем. Именно, ими было установлено, что

удаление промежуточного и большого мозга у позвоночных животных ведет к исчезновению актов поведения, т. е. к потере способности самостоятельного приспособления к внешней среде, иначе говоря, самостоятельного существования.

Итак, из данной характеристики поведения и рефлекса совершенно ясно следует, что предметом науки о поведении являются не рефлексы, не изолированные реакции какого-либо органа или комплекса органов, а деятельность всего организма в целом; и что рефлексы являются теми элементами, из которых складывается поведение путем объединения их в единый акт приспособления всего организма ко внешней среде.

Задача науки о поведении сообразно с особенностями предмета должна заключаться прежде всего в установлении тех закономерностей, согласно которым протекают акты поведения. Нам из общей физиологии известен целый ряд закономерностей: закон рецентивного поля, закон локализации координирующих аппаратов, закон реципрокной иннервации, закон иррадиации возбуждения, закон временных связей и т. д. Все эти закономерности выведены путем изучения рефлекторных реакций и должны быть признаны исключительно теми закономерностями, согласно которым протекают эти реакции. Отсюда понятно, что их нельзя переносить на поведение, на целостную деятельность организма, как если бы между целым и частями не было никакой качественной разницы. Для поведения безусловно должны существовать другие закономерности, специфические для поведения. Согласно этим закономерностям должно происходить объединение рефлекторных элементов в единый акт поведения, затем возникновение, протекание и завершение актов поведения и, наконец, переход одной формы поведения в другую и взаимодействие между ними.

Наука о поведении, имея свой специальный предмет и свою специальную задачу, конечно, должна владеть и своими специфическими методами исследования. Известная нам физиологическая методика: фиксация животного на операционном столе, последующая операция обезглавливания или децеребрирования, регистрация отдельных мышц, и вообще все то, что применяется для изучения прироченных рефлексов, точно также заключение животного в экспериментальную камеру и привязывание к станку и наблюдение реакций одного какого либо органа и все то, что характеризует методику изучения индиви-

дуально-приобретенных рефлексов, — абсолютно не годится для исследования поведения. Для этой цели должны быть созданы такие методы, которые бы обеспечили животному полную свободу движений в определенном направлении и экспериментатору полную свободу наблюдения над всем животным. Таким методом работают американские бихевиористы, таким же методом начали мы свою работу над изучением поведения и только после этого нам стала понятна и экспериментально доказана приведенная выше специфичность предмета, задачи и метода науки о поведении.

Итак, наука о поведении — особая самостоятельная наука, со своими специфическими закономерностями. Она не может быть отождествлена ни с общей физиологией ц. н. с., ни с физиологией высшей нервной деятельности Павлова, ни с моим учением об индивидуально-приобретенной деятельности. Но, конечно, наука о поведении пользуется всеми данными физиологии ц. н. с., в частности насчет индивидуально-приобретенной деятельности, поскольку акты поведения осуществляются при посредстве нервных механизмов врожденной и индивидуальной деятельности.

Настоящая монография имеет своим предметом индивидуально-приобретенные рефлексы, элементы поведения. Основная задача ее — установить специфические закономерности этих рефлекторных элементов в отличие от врожденных и затем изложить весь тот богатейший материал, который накопился в моей лаборатории и в других лабораториях СССР об этих рефлексах, с точки зрения этих закономерностей.

За стилистическую обработку, а также за ценные указания, направленные на то, чтобы сделать настоящий труд более доступным, я выражаю здесь сердечную благодарность жене и другу Ольге Антоновне Нивинской.

И. Беритов.

ОГЛАВЛЕНИЕ:

I. Введение. Основная проблема при изучении индивидуально-приоб- ретенной деятельности центральной нервной системы	1
II. Методы исследования	6
III. Общая характеристика индивидуально-приобретенных рефлексов . .	11
1. Условия образования индивидуальных рефлексов	11
2. Скорость образования индивидуальных рефлексов	19
3. Генерализация и дифференциация индивидуальных ре- флексов	23
4. Типы индивидуальных рефлексов	31
А. Совпадающие рефлексы	31
Б. Запоздывающие рефлексы	33
В. Последовательные рефлексы	35
Г. Отрицательные рефлексы	38
Д. Проприоцептивные рефлексы	40
Е. Ритмические рефлексы	45
Ж. Рефлекс времени	46
IV. Изменчивость индивидуально-приобретенных рефлексов	49
1. Угасание индивидуальных рефлексов	49
2. Восстановление индивидуальных рефлексов	52
3. Отношение индивидуальных рефлексов к посторонним не- обычным раздражениям	52
4. Отношение индивидуальных рефлексов к дифференцирован- ным раздражениям	55
5. Отношение одного индивидуального рефлекса к другим ин- дивидуальным рефлексам	57
V. Основные воззрения Павлова и Бехтерева на развитие и изменение индивидуально-приобретенных рефлексов	58
1. Механизм анализаторов	58
2. Механизм временных связей	64
3. Закон иррадиации и концентрации возбуждения	69
4. Внешнее и внутреннее торможение	73
5. Явление сукцессивной индукции	81
6. О фазовых изменениях корковой возбудимости	86
7. Принцип доминанты проф. Ухтомского	96

VI. Закон сопряженной иррадиации возбуждения	105
1. Закон сопряженной иррадиации, как основной закон индивидуально-приобретенной деятельности центральной нервной системы	105
2. Закон сопряженной иррадиации возбуждения в отношении прирожденной рефлекторной деятельности	109
3. Попытка объяснить сопряженную иррадиацию возбуждения	113
4. О роли биоэлектрических токов в морфологических и функциональных изменениях в нервной системе по Капперсу и Лэшли	128
5. Выводы	125
VII. Происхождение индивидуально-приобретенных рефлексов	126
1. Рецепторная генерализация индивидуальных рефлексов	126
2. Рецепторная дифференциация индивидуальных рефлексов	131
3. Вторичная рецепторная генерализация индивидуальных рефлексов	138
4. Образование новых однородных и разнородных рефлексов	140
5. Морфологические и физико-химические основы рецепторной генерализации и дифференциации индивидуальных рефлексов	146
6. Эффекторная генерализация и дифференциация индивидуальных рефлексов	148
7. Выводы	158
VIII. Временные связи индивидуально-приобретенных рефлексов	159
1. Временные связи совпадающих рефлексов	159
2. Временные связи при образовании рефлекса путем обратного порядка сочетания раздражений	167
3. Временные связи при сочетании индивидуального раздражения с предшествующим и последующим основным раздражением	177
4. Временные связи в последовательных рефлексах	188
5. Временные связи в запаздывающих рефлексах	188
6. Временные связи в отрицательных рефлексах	190
7. Временные связи экспериментального сна	194
8. Выводы	207
IX. Об основных элементах рефлекторной дуги индивидуально-приобретенных рефлексов	209
1. Состав коркового отдела рефлекторной дуги двигательных индивидуальных рефлексов	210
2. О нервных элементах временных связей	215
3. О роли кожной и проприоцептивной корковой области, а также двигательных корковых центров в индивидуальных двигательных рефлексах	7
4. О корковых элементах рефлекторной дуги индивидуальных слюнных рефлексов	228

5. Об образовании временных связей вне коры большого мозга	225
6. Выводы	232
X. Происхождение угасания индивидуально-приобретенных рефлексов . .	233
1. О происхождении угасания индивидуальных рефлексов согласно учению Павлова	233
2. Об явлении угасания прирощенных рефлексов	235
3. О роли корковых элементов в угасании индивидуальных рефлексов	239
4. О роли двигательных участков или конечных пунктов временных путей в угасании индивидуальных рефлексов . . .	246
5. О роли некорковых элементов рефлекторной дуги в угасании индивидуальных рефлексов	248
6. О характере изменения временных связей при угасании индивидуальных рефлексов	249
7. Угасающее действие одного угашенного рефлекса на другой однородный рефлекс через разные промежутки времени	256
8. Выводы	259
XI. Происхождение восстановления индивидуально - приобретенных рефлексов	260
1. Об оживлении угасшего индивидуального рефлекса путем изолированного действия одного основного раздражения .	260
2. Оживление рефлекса путем вызова другого однородного рефлекса или путем постороннего необычного раздражения	263
3. Восстановление угасшего индивидуального рефлекса путем отдыха	265
4. Восстановление угасшего индивидуального рефлекса путем сочетания с основным раздражением	266
5. Выводы	273
XII. Отношение индивидуально-приобретенных рефлексов к посторонним необычным раздражениям	274
1. Действие посторонних необычных раздражений на индивидуальный рефлекс	274
2. Действие посторонних дифференцированных раздражений на индивидуальный рефлекс	286
3. Происхождение отрицательного последействия посторонних раздражений на индивидуальный рефлекс	293
4. Выводы	299
XIII. Отношение индивидуально-приобретенных рефлексов друг к другу .	300
1. Отношение индивидуального рефлекса к недифференцированному раздражению во время генерализации рефлекса . .	300
2. Отношение однородных индивидуальных рефлексов друг к другу	303
3. Отношение разнородных индивидуальных рефлексов друг к другу	307

4. Отношение последовательного рефлекса к посторонним необычным и индивидуальным раздражениям	314
5. Отношение запаздывающего рефлекса к посторонним необычным и индивидуальным раздражениям	320
6. Отношение отрицательного индивидуального рефлекса к посторонним необычным раздражениям и положительным индивидуальным рефлексам	325
7. Отношение индивидуальных рефлексов к разною рода врожденным рефлексам	331
8. Выводы	337
XIV Действие некоторых физиологических состояний на индивидуальные рефлексы	339
1. Влияние некоторых фармакологических средств на индивидуальные рефлексы	339
2. Действие голодания на индивидуальные рефлексы	344
3. Влияние старости на индивидуальные рефлексы	346
4. Действие некоторых гормонов на индивидуальные рефлексы	349
5. Влияние физической работы на индивидуальные рефлексы	352
6. Выводы	356
XV. Объединяющая (интегральная) деятельность коры большого мозга	357
1. Введение	357
2. Образование и дифференциация индивидуального рефлекса на комплекс одновременных звуковых раздражений	362
3. Образование и дифференциация индивидуального рефлекса на сложную фигуру и на комплекс звукового и светового раздражений	375
4. Образование и дифференциация индивидуального рефлекса на ряд последовательных раздражений	382
5. Образование и дифференциация индивидуальных рефлексов на соотнощение раздражений	400
6. Физиологические и морфологические основания объединяющей деятельности коры большого мозга	416
7. Выводы	
XV. Заключение	431
Литература	435
Именной указатель	453
Предметный указатель	

1. Введение.

Основная проблема при изучении индивидуально-приобретенной деятельности центральной нервной системы.

Одна из основных проблем физиологии центральной нервной системы должна заключаться в определении тех законов нервной деятельности, по которым индивидуально-приобретенные рефлексы возникают, развиваются и изменяются. Эта проблема едва ли может быть решена в полной мере на основании современного состояния знаний. Однако наши знания о физиологических процессах в центральной нервной системе настолько шагнули вперед, что уже теперь может быть сделана попытка к более или менее удовлетворительному решению проблемы.

Не подлежит никакому сомнению, что индивидуально-приобретенная деятельность ц. н. с. является особой высшей формой нервной деятельности. Она, след., должна обладать своими специфическими закономерностями. Эти закономерности, согласно диалектическому материализму, с одной стороны, должны характерно отличаться от закономерностей врожденной рефлекторной деятельности, как более низкой формы нервной деятельности, а с другой, первые закономерности должны объединять в себе эти последние. След., законы индивидуальной нервной деятельности не должны противоречить законам врожденной, или отрицать их, а должны содержать их в себе, как говорят, в „снятом“ виде, т. е. в виде побочных законов.

Однако, при изучении характерных явлений индивидуальной рефлекторной деятельности нельзя ограничиваться исключительно свойственными ей закономерностями. Нужно иметь в виду, что индивидуальные рефлексы образуются из врожденных, что они вызываются путем раздражения того же периферического рецепторного органа и наступают на тех же ра-
Инд.-приобр. деятельность.

бочих органах, как и врожденные рефлексы; что, наконец, они осуществляются в значительной мере через те же центральные первичные элементы, как и врожденные рефлексы. Отсюда следует заключить, что законы, установленные для врожденной рефлекторной деятельности, должны обладать определенной ценностью и для изучения индивидуально-приобретенных рефлексов.

Рефлектологические школы Павлова и Бехтерева, положившие начало систематическому изучению индивидуально-приобретенных реакций человека и животных, не ограничиваются голым констатированием фактов относительно внешних условий происхождения, развития и изменения этих реакций, которые школа Павлова называет условными рефлексами, а школа Бехтерева сочетательными. Они с самого начала задались целью выяснить физиологическую природу всех наблюдаемых явлений с точки зрения первичных процессов; при этом основные теоретические воззрения относительно центральной нервной деятельности вырабатывались главным образом Павловым.

В теоретизировании полученных фактических результатов мы замечаем у Павлова два периода. Первым периодом был тот, когда сам Павлов, так и его ученики стремились объяснить явления индивидуальной деятельности, исходя из общеизвестных законов врожденной нервной деятельности. Этот начальный период был короткий: от 1902 года до 1907 года. Он с самого же начала не удовлетворял Павлова. Это было еще до появления основательных и обширных работ Шеррингтона, Грэйм Броуна, Магнуса и других. Естественно, что Павлов не находил тогда в общей физиологии ц. н. с. в достаточной мере таких положений, на которые он мог бы опираться при анализе крайне сложных явлений индивидуальной рефлекторной деятельности для установления новых закономерностей специально для этой деятельности. Павлов сам хорошо сознавал тогда трудности для физиологического объяснения этих явлений. Так в 1904 г. он говорит: „Конечно, среди вышеупомянутых результатов находятся и такие, которые представляют в настоящее время для объяснения их с физиологической точки зрения еще значительные трудности“ (293). Поэтому этот начальный способ объяснения явлений был постепенно оставлен, и с 1907 года устанавливается уже новое направление: для объяснения каждого сложного явления создается специаль-

ное гипотетическое представление о нервных процессах: при этом устанавливаются такие новые законы, которые в корне противоречат общеизвестным законам физиологии п. н. с. Этот второй период, который характеризуется высказыванием мало обоснованных, чисто личных взглядов, продолжается до настоящего момента.

Основные гипотезы были созданы Павловым в период времени от 1907 до 1910 г. Едва ли можно отрицать, что в то время только с помощью этих гипотез можно было объяснить и систематизировать быстро накапливавшиеся фактические результаты. Но этот второй период продолжается до сих пор, когда состоящие общей физиологии п. н. с. совсем другое. В течение последних 25 лет, со времени появления известного произведения Шеррингтона „The Integrative Action of the Nervous System“ (1906) — развитие общей физиологии п. н. с. шло быстрым темпом. Сегодня оно достигло такой ступени, что нельзя не руководствоваться данными общей физиологии при объяснении сложных явлений индивидуальной деятельности или при установлении новых законов специально для этой деятельности. Однако школы Павлова, как и Бехтерева, которая в отношении теории в общем следует за первой, продолжают еще теперь все далее развивать те же гипотезы, которые были созданы в 1907—1910 году. Правда, школой Павлова воспринимается кое-что из достижений общей физиологии п. н. с., но все то гипотетическое, которое было создано в означенные годы, господствует и сейчас почти без изменения.

Первая попытка к созданию основных закономерностей индивидуальной деятельности на основе общепризнанных законов нервной деятельности была произведена мной. Я начал изучать индивидуально-приобретенные реакции в 1916 году. Важнейшие фактические результаты были собраны мною главным образом в 1916—1919 году. Первое сообщение об индивидуальной деятельности появилось в 1920 г. на грузинском языке (48) и в 1922 г. на русском языке (47), затем в 1924 году одновременно на английском и немецком языках (71—74).

К экспериментальному исследованию индивидуально-приобретенной деятельности меня принудила наличность резкого противоречия между данными общей физиологии и господствующими воззрениями Павлова насчет нервных процессов, лежащих в основе индивидуальных рефлексов.

В ближайших главах будет подробно изложено учение Павлова и его гипотетическая интерпретация всех важнейших явлений из области индивидуальных рефлексов. Здесь же я хочу привести несколько примеров для иллюстрации упомянутого противоречия.

1. По Павлову основное условие для образования индивидуального рефлекса или, точнее, временных связей между индивидуальным и основным раздражением состоит в следующем: „Внешние раздражения, даже со дня рождения животного направляющиеся в известный центр, могут быть отклонены от него в направлении к другому центру и связаться с ним, если этот последний центр физиологически сильнее первого“ (318). Это должно означать по Павлову, что очаг сильного раздражения (т. е. возбуждения—И. Б.) оттягивает к себе все существующие возбуждения других участков. Такое понимание иррадиации возбуждения совершенно не согласуется с общей физиологией ц. н. с. Правда, функциональное состояние сильно возбужденных первых элементов таково, что эти элементы легко могут быть возбуждены под влиянием возбуждений, иррадируемых из других нервных элементов. Но это зависит не от привлекающей силы наиболее сильно возбужденного участка ц. н. с., а от того, что благодаря сильному повышению возбудимости в возбужденном участке, последний легко вовлекается в реакцию иррадируемым возбуждением.

2. Явление генерализации индивидуального слюнного рефлекса, т. е. то явление, что в начале не только индивидуализируемое раздражение, но также и другие раздражения того-же качества вызывают индивидуальные рефлексы, объясняется иррадиацией возбуждения из коркового очага индивидуального раздражения во всей коре и образованием временных связей не только между корковым очагом основного раздражения (т. е. „пищевым центром“) и корковым очагом индивидуального раздражения но также между первым очагом и каждым другим участком, возбужденным в результате иррадиации возбуждения. Но известно что индивидуальный рефлекс образуется и генерализуется не только в случае совпадения индивидуализируемого раздражения с основным (кормлением), но и в том случае, когда последнее раздражение производится спустя несколько секунд и даже минут после первого. В этом случае, по представлению Павлова возбуждение коркового очага, вызванное индивидуализируемым

раздражением, иррадирует не только во время раздражения, но и в течении многих минут по его прекращении. Однако это представление противоречит всему тому, что известно о возбуждении и об его иррадиации в ц. н. с. Возбуждение возникает и иррадирует, пока существует раздражение. С прекращением раздражения должны прекратиться также возбуждение и его иррадиация. Продолжительность активного состояния в каждой возбужденной точке по прекращении раздражения зависит и от функционального состояния этой точки, но она обычно измеряется долями секунды. Следовательно, при точке зрения Павлова на образование индивидуального рефлекса, последний совсем не должен был образоваться при вышеупомянутых условиях, если иррадиацию возбуждения понимать так, как это установлено в общей физиологии нервной системы.

3. Дифференциация индивидуального рефлекса, т. е. то явление, что с течением времени только индивидуальный сигнал вызывает рефлекс, другие же раздражения, даже одного качества, перестают вызывать его, объясняется тем, что во 1-х возбуждение имеет особенность концентрироваться в известных нервных путях и в определенных точках мозга, и во 2-ых, что около очага возбуждения в коре большого мозга возникает процесс торможения. Общая физиология нервной системы не знает ни того, ни другого закона. Согласно общей физиологии нельзя себе представить, как возбуждение может концентрироваться вокруг своего очага и создавать здесь торможение. Наоборот, коль скоро возникло возбуждение, оно должно распространяться во все стороны уже в силу самого строения ц. н. с., как того требует закон иррадиации возбуждения в ц. н. с.

Но характерно, что дифференциация рефлекса не была бы объяснена и в том случае, если даже согласиться, что вокруг очага возбуждения может возникнуть торможение. Дифференцированное состояние, коль скоро оно наступило, удерживается дни и недели. Если бы оно было обусловлено развитием торможения вокруг очага индивидуального раздражения, то торможение, как активный процесс, могло бы иметь место только во время возбуждения, но не в течении многих дней после него.

Эти примеры показывают с достаточной ясностью то противоречие, которое существует между теоретической частью учения Павлова об индивидуальной рефлексорной деятельности и общепринятыми законами нервной деятельности.

В моих прежних работах об индивидуальных рефлексах я стремился дать, на основании экспериментального анализа, точное физиологическое объяснение некоторым общеизвестным явлениям индивидуально-приобретенной деятельности. При этом анализе я не нуждался в создании таких законов индивидуальной деятельности, которые бы в корне противоречили основным законам прирожденной нервной деятельности. В настоящем же сочинении я намерен изложить аналогичным образом индивидуально-приобретенную деятельность во всех ее проявлениях. При этом я буду опираться главным образом на результаты моих собственных опытов, и затем моих сотрудников. Однако, для читателя было бы не совсем ясно изложение достигнутых нами результатов, если бы при этом не было изложено все учение Павлова, которое принято в настоящее время как его школой, так и школой Бехтерева и вообще очень распространено в СССР. Поэтому первые страницы этого сочинения посвящены изложению этого учения. Лишь потом последует систематический экспериментальный анализ основных явлений индивидуальной деятельности для выяснения их специфических закономерностей. Но также при этом я не буду пользоваться исключительно собранным мной фактическим материалом. Там, где я найду это нужным для лучшего выяснения вопроса, я буду черпать соответ. материал из работ школы Павлова и Бехтерева.

II. Методы исследования.

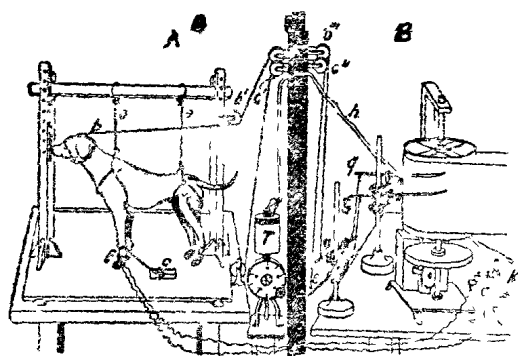
Индивидуальные рефлексы изучались в школе Павлова на слюнных железах собаки. Животное находится в одной комнате, а экспериментатор в другой. Собака стоит в станке, к которому привязана таким образом, что она не может ни лежать, ни ходить. Она только может стоять или приседать на задние ноги, если несколько отпустить ламки (рис. 1, а), которыми она привязана к станку. Обстановка в комнате собаки всегда одна и та же. Здесь находится кормушка, в которой животному подается еда автоматически в определенное время. Здесь же находятся разные аппараты для индивидуальных раздражений, как то: аппарат Штерна, метроном, электрический звонок, электрическая лампа, вертушка для раздражения глаз и т. д. Все эти аппараты, также кормушка приводятся в действие из комнаты экспериментатора. Проток слюнных желез выведен наружу по Глинскому. Для учета количества выделенной слюны приклеивается маленький стеклянный пузырь широким открытым отверстием посредством Менделеевской замазки к месту выхода протока, которое предварительно выбивается. Стеклянный пузырь соединен

узким свободным отверстием с помощью каучуковой трубки с горизонтальной трубкой, которая находится в комнате экспериментатора. Эта стеклянная трубка наполнена водой. Из железы выделявшаяся слюна вытесняет некоторое количество воздуха из пузыря, а это в свою очередь вытесняет соответствующий объем воды из стеклянной трубки. Таким образом, экспериментатор в состоянии, наблюдая за трубкой, отсчитывать количество слюны, выделившейся из железы. Слюнная секреция может регистрироваться на кимографе. Из трубки падает вода каплями на рычаг Мареевской капсулы. Эта капсула путем каучуковой трубки связана с другой капсулой, которая делает на кимографе вертикальную черточку от падения каждой капли. Во время опыта соблюдается тишина. Комната собаки остается закрытой (См. подробно книгу Подкопаева 337).

Индивидуальный оборонительный рефлекс, который образуется путем сочетания электрического раздражения кожи на ноге с индивидуализируемым раздражением, изучался аналогичным образом. Только, теперь регистрируются на кимографе движения ног и головы. В школе Бехтерева, где применили этот метод впервые, регистрировали движение только одной ноги, на которой образовывался индивидуальный рефлекс, и еще дыхательные движения (Протопопов 346). В моих опытах регистрировались сразу две ноги и голова: одна нога, на которой образовывается индивидуальный рефлекс, другая нога для наблюдения за общим движением животного, голова же служила для наблюдения за ориентировочной реакцией. При моих опытах с электрическим раздражением кожи электроды надевались на пикную часть голени и предплечья, впа же немного выше пальцев в области metatarsus и metacarpus. В раздражаемом участке шерсть предварительно сбривалась. Раздражение производилось из комнаты экспериментатора. Чтобы кимограф не издавал шума, его часовой механизм был заключен в ящик, обложенный внутри войлоком. Движения ног и головы передавались к кимографам при посредстве нитей через систему блоков. Индивидуальным раздражением служили звуки тонварнатора Штерна, электрического звонка и металлического цилиндра, стук метронома, свет электрической лампы, чесание спины, как это делается в лаборатории Павлова. Время каждого раздражения регистрируется на кимографе путем электромагнитных сигналов (Веритов 71, 73). Обстановка опыта схематически показана на рис. 1.

Оба метода одинаково хороши для изучения индивидуальных рефлексов и оба они дают одинаковые фактические результаты. Но что касается точности, то несомненно метод защитных двигательных рефлексов много лучше, так как мы при этом точно можем следить кимографическим путем за течением реакции и наблюдать малейшее изменение ее как качественное, так и количественное. Поэтому я буду приводить кимограммы из собственного экспериментального материала не только для иллюстрации того или другого положения, которое было выведено мной на основании анализа моих наблюдений, но также для иллюстрации уже известных явлений из области индивидуальных слюнных рефлексов.

Последние пять лет мы изучали индивидуальную деятельность п. н. с. по методу свободных движений животного. Он заключается в том, что животное-собака обычно лежит в определенном месте комнаты, и по сигналу идет в другое место комнаты к кормушке, после же еды животное само возвращается обратно на лежанку. Одна глава настоящего труда, а именно глава об объединяющей деятельности п. н. с., составлена главным образом на основании результатов случайных этим методом, а потому считаю нужным привести здесь описание и этого метода. В моей лаборатории соотв. опыты производятся в большой, библиотечной комнате, служащей мне одновременно кабинетом. Фотографический рисунок этой комнаты дан на рис. 2. Собака лежит на особой лежанке (А), которая помещена у задней стенки перед одним книжным шкафом. С правой и с левой стороны (в 2—3 метрах) от лежанки стоят кормушки (В и С). Правая кормушка находится вне поля зрения собаки. Она загорожена другим шкафом. Левая кормушка в одних опытах была закрыта ширмой, как на



рисунке, а в других открыта. Кормушка представляет собой ящик с круглым отверстием диаметром в 15 см. В нужное время притягиванием веревки миска с едой становится под отверстием. Экспериментатор сидит на левой стороне за столом за ширмой. Отсюда он открывает кормушки, т. е. передвигает миску с едой под отверстие для дачи пищи. Пищей служил крошенный свежий хлеб. В некоторых опытах хлеб смачивался молоком. Индивидуальными сигналами служили главным образом звуки. Звучащие инструменты все стояли около экспериментатора за ширмой. Таковыми были: тонвариаторы Штерна и Горнбостель, метроном и звонки. В случае применения световых сигналов ширма, прикрывающая левую кормушку, убиралась и за левой кормушкой устанавливался источник света. Это квадратный ящик (40 × 40 см), передняя стенка которого состояла из матового стекла. Ящик поделен на 9 отделений, как показывает фигура 3. В каждом отделении имеются лампы по столько свечей, чтобы вообще интенсивность света во всех отделениях была более или менее одинакова. Лампы каж-

дому в разных опытах были закрыты ширмой, как на рисунке, а в других открыты. Кормушка представляет собой ящик с круглым отверстием диаметром в 15 см. В нужное время притягиванием веревки миска с едой становится под отверстием. Экспериментатор сидит на левой стороне за столом за ширмой. Отсюда он открывает кормушки, т. е. передвигает миску с едой под отверстие для дачи пищи. Пищей служил крошенный свежий хлеб. В некоторых опытах хлеб смачивался молоком. Индивидуальными сигналами служили главным образом звуки. Звучащие инструменты все стояли около экспериментатора за ширмой. Таковыми были: тонвариаторы Штерна и Горнбостель, метроном и звонки. В случае применения световых сигналов ширма, прикрывающая левую кормушку, убиралась и за левой кормушкой устанавливался источник света. Это квадратный ящик (40 × 40 см), передняя стенка которого состояла из матового стекла. Ящик поделен на 9 отделений, как показывает фигура 3. В каждом отделении имеются лампы по столько свечей, чтобы вообще интенсивность света во всех отделениях была более или менее одинакова. Лампы каж-

дого отделения и любой комбинации их могут быть зажжены независимо от других.

Прежде чем поставить опыты с образованием пищево-двигательного рефлекса на искусственные сигналы, мы приучали собаку спокойно лежать или сидеть на лежанке, на зов подойти к кормушке и после еды

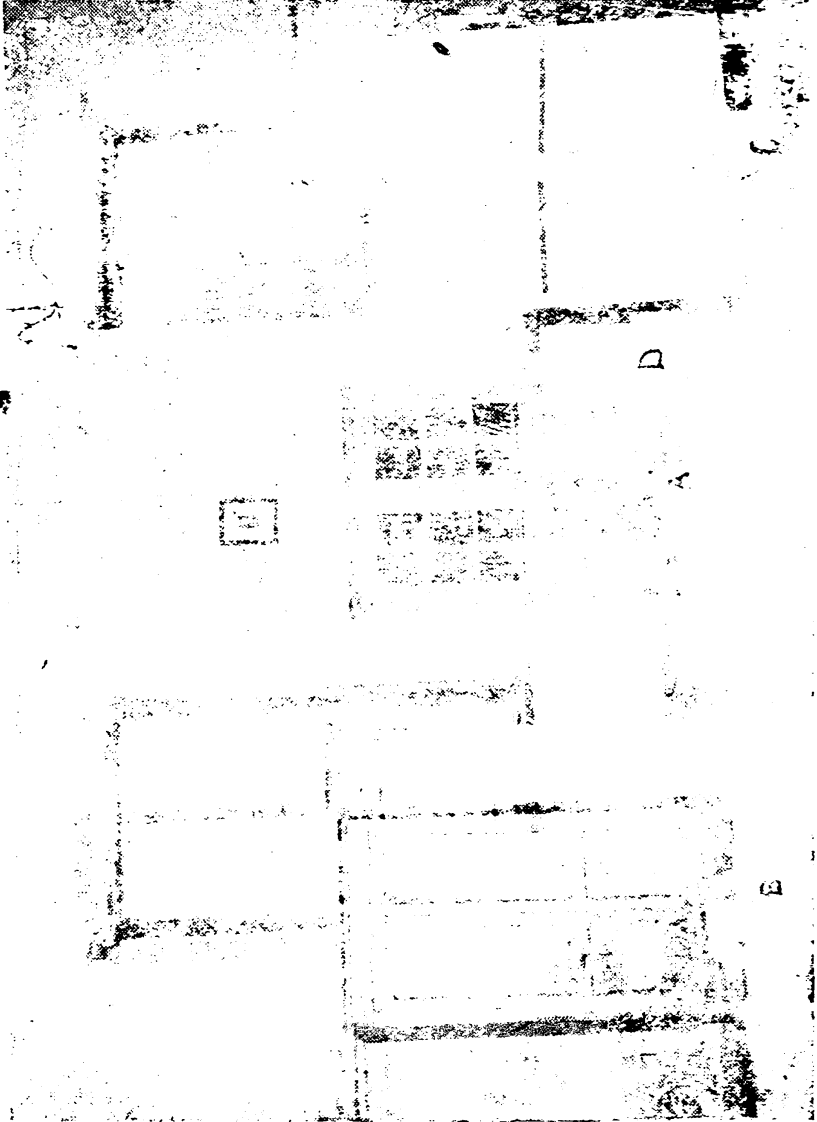


Рис. 2.

возвращаться обратно на лежанку. Это достигается легко с помощью хлеба и окриков в течении двух-трех дней. После этого приступали к образованию индивидуального пищево-двигательного рефлекса на какой либо искусственный сигнал. Сначала производим сигнал, а затем призываем собаку к кормушке и даем кушать. У собаки к тому времени уже бывает образован натуральный индивидуальный рефлекс на шум открывания кормушки. Потому можно вместо призыва прибегнуть к шумному

открыванию кормушки. Если собака несколько раз покушает во время искусственного сигнала, то это уже будет достаточно, чтобы собака шла к кормушке на сигнал, не ожидая открытия последней.

Этот метод специально был выработан нами для изучения поведения собаки. Мы здесь могли наблюдать не только ответные движения собаки на искусственный, индивидуальный сигнал, но и роль множества

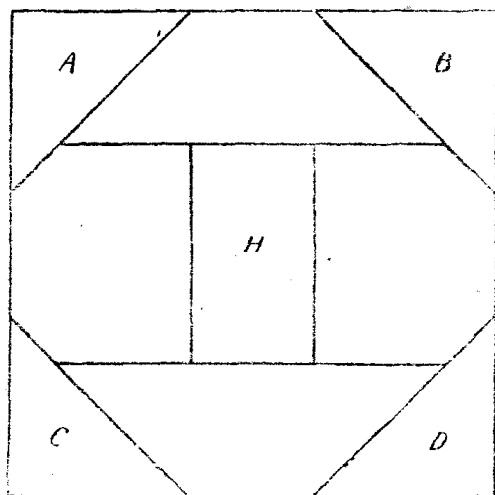


Рис. 3.

других условий опыта, влияющих на поведение собаки во время ее передвижения от лежанки к кормушке, при кормушке, затем от кормушки на лежанку. Экспериментатор ведет подробную запись движений собаки, как во время индивидуальных раздражений, так и в промежутках между ними. Он точно отмечает с секундомером в руках начало, продолжительность, конец каждого раздражения и движения. А наиболее выдающиеся моменты опыта снимались кинематографически. Для этой цели сначала приучали собаку к той необычной обстановке, которая создается при киносъемке, главным образом, от шума кино-аппарата, электрических рефлекторов и от производимого последними сильного света. Оказалось, что некоторые собаки привыкают к этой новой обстановке очень быстро: уже после первого сеанса они ведут себя также хорошо, как без съемки. Другие собаки, наоборот, приучаются очень медленно. Они вздрагивали и бежали от лежанки при зажигании рефлектора. Эти собаки оказались мало пригодными, ибо часто в результате влияния сильного света и вспышки вольтовой дуги, не давали обычной реакции на индивидуальный сигнал. Таким методом свободных движений мы работаем последние пять лет и находим, что эта работа много продуктивнее, чем обычный метод изолирования собаки с многографической регистрацией только некоторых движений. Именно он дает возможность не только следить за определенным движением, но за всем поведением животного, и тем самым экспериментально изучить это поведение. Но в данном труде мы будем сообщать главным образом то, что имеет прямое отношение к изучению механизма объединяющей деятельности ц. н. с.

Объяснение к рисункам.

На рисунках с кривыми в некоторых случаях дается только кривая движения той ноги, на которой был образован индивидуальный ре-

флекс. Поднятие кривой обозначает сгибание ноги, опускание — разгибание. В других случаях, если это казалось нужным для иллюстрации, даются также другие кривые — от движения головы или одной из ног. При этом через букву Г обозначается кривая головы, через П — передней ноги, через З — задней ноги, и п л при них обозначают правую и левую сторону. Первая сверху сигнальная линия обычно отмечает момент электрического раздражения ноги, однако она же часто отмечает время различных необычных раздражений. Другие сигнальные линии также не соответствуют определенным раздражениям. Числа до 14 на сигнальных линиях указывают на силу основного электрического раздражения в сантиметрах расстояния вид. катушек. Числа 200 и выше указывают на раздражение звуком тонвариатора с соответствующим числом колебаний в секунду. Здесь же буквы обозначают: Чес — раздражение кожи чесанием, М — метрономом, Ц — звуками металлического цилиндра, Зв — электрическим звонком, С — светом электрической лампы. Нижняя линия отмечает всегда время в секундах. В большинстве случаев следует читать кривые справа налево, как показывает стрелка. Все кривые уменьшены — приблизительно в 2—3 раза.

III. Общая характеристика индивидуально-приобретенных рефлексов.

1. Условия образования индивидуальных рефлексов.

Каждый агент, который действует на рецепторный орган, может стать индивидуальным сигналом для вызова определенного двигательного или секреторного рефлекса. Для этого необходимо, чтобы внешний агент несколько раз совпал с каким-либо двигательным или секреторным рефлекторным актом, или же ему предшествовал, или следовал вскоре после него. При этом не имеет значения, чем именно вызывается этот двигательный или секреторный рефлекторный акт: внешним или внутренним раздражением, через посредство рецепторов, или помимо них химическим действием на мозг при посредстве крови. Всякое раздражение, которое годится для вызова врожденного рефлекса, может послужить для образования индивидуально-приобретенного рефлекса. Такое раздражение мы будем называть основным. В школе Павлова употребляют в качестве основного раздражения — химическое раздражение ротовой полости пищевым веществом или слабым раствором соляной кислоты; это раздражение вызывает очень сложный акт еды — сложную ротовую реакцию с движением и секрецией. В школе Бехтерева основным раздражением служило электрическое

раздражение ноги, которое вызывает сложную оборонительную реакцию со сгибанием раздражаемой ноги. Кроме того применяли и разные другие раздражения, например, химические раздражения мозга в роде того, какое производится морфием, которое вызывает очень сложную реакцию в виде отделения слюны, рвотного движения, порывистого дыхания и т. д. (Крылов 241). Клейтман и Крислер 288), или эмоционально возбуждающие раздражения, вызывающие прирожденную реакцию гнева, страха, игры и т. д. (Уотсон 137), или химические раздражения, производящие секрецию почек, печени и др. желез рефлекторным путем посредством возбуждения рецепторов внутренних органов (Быков 126, Ривкль 353, Иванов 208), или температурные раздражения кожи, производящие сосудодвигательную реакцию (Цитович 433-а, Рогов 363-а).

В качестве индивидуализируемого раздражения применяется любое раздражение парных рецепторов, так называемых кстероцентров, как глаз, ухо, кожа и т. д., а также любое раздражение внутренних рецепторов, как мышц, сухожилий и суставов, т. е. проприоцепторов (Красногорский 235, Беритов 74, 78), так и внутренних органов, т. е. интероцентров (Быков 126). Затем индивидуализируемым раздражением может служить, как какое либо изолированное внешнее воздействие вроде одного музыкального тона, так и комплекс раздражений, действующих на разнообразные рецепторы, вроде всей внешней обстановки опыта. Наконец, индивидуализируемым раздражением может быть как совершенно индифферентное, так и любое деятельное раздражение, производящее ориентировочную оборонительную или иную реакцию. Те самые раздражения, которые обычно применяются, как основные, также могут быть употреблены в качестве индивидуализируемого раздражения. Так, электрическое раздражение ноги может стать сигналом ротовой пищевой реакции, а раздражение ротовой полости — сигналом к оборонительной реакции. Во всех тех случаях, когда данное раздражение становится сигналом к какой-либо необычной для него реакции организма, благодаря сочетанию с ней, как с основной, мы будем называть его индивидуальным раздражением.

Как в школе Павлова, так и в других школах, индивидуальный рефлекс образуется таким образом, что сначала применяется индивидуализируемое раздражение, а затем к нему

присоединяется основное сейчас-же после начала его, или спустя некоторое время по прекращении его. Школа Павлова до последнего времени не признавала возможности образования рефлекса при таком порядке раздражений, когда основное раздражение предшествует или начинается раньше индивидуализируемого. Этой школе не удалось в более или менее убедительной форме наблюдать образование индивидуального слюнного рефлекса при обратном порядке сочетания раздражений (Крестовников 236). Мне же, наоборот, удалось образовать индивидуальный оборонительный рефлекс и этим путем при определенных условиях на собаках и на голубях (78, 83). Точно так-же один сотрудник Бехтерева, Шнирман, наблюдал образование индивидуального оборонительного рефлекса на людях и при обратном порядке сочетания раздражений (445).

Основным секреторным рефлексом, который может послужить для образования индивидуального секреторного рефлекса, обычно является рефлекторное отделение слюны, которое наступает как реакция раздражения ротовой полости путем съедобного или отвергаемого вещества или вообще какого-либо химического вещества. После нескольких сочетаний индивидуализируемого раздражения с раздражением ротовой полости первое раздражение производит такого-же рода слюнную секрецию, как основное раздражение, но только количественно меньше (Вульфсон 149, Зельгейм 192, Болдырев 110). Величина прочно выработанного индивидуального слюнного рефлекса довольно постоянна. Она зависит, во 1-х, от относительной силы соответствующего основного рефлекса: при подкреплении сыром, или мясо-сухарным порошком в индивидуальном рефлексе выделяется много больше слюны, чем при подкреплении сахаром. Во 2-х, величина индивидуального слюнного рефлекса зависит от качества индивидуального раздражения. Так, звуки обычно оказывают на собаке более сильное физиологическое действие, чем свет или кожно-механическое раздражение и сообразно этому индивидуальный слюнный рефлекс всегда больше, чем на свет, если только оба эти рефлекса образованы с помощью одного и того же пищевого вещества (Михельсон и Юрман 279). Однако, в настоящее время в лаборатории Павлова было выяснено, что сила физиологического действия раздражителя на нервную систему зависит не от качества его, а вообще от физической силы. Если взять слабый звук — тихий

тон, заглушенный звонок, то на них будет развиваться более слабый рефлекс, чем на обычное кожно-механическое раздражение, или на свет электрической лампы в 400 свечей. Следовательно, большой секреторный эффект на обычно употребляемые в лабораториях звуковые сигналы (метроном, звонок, свисток) зависит от того, что их физическая сила больше по сравнению с обычно употребляемыми световыми, температурными и кожно-механическими раздражениями (Куналов и Horsley Gantt 251, Рикман 355).

В качестве основного двигательного акта можно взять врожденный оборонительный рефлекс, который вызывается электрическим раздражением ноги (Протопопов 346). Этот рефлекс состоит в движении раздражаемой ноги, а также других ног при относительно сильном раздражении. Но обычно реакция не ограничивается этим: одновременно животное производит движение головой, дышит учащенно, визжит. Индивидуальный раздражитель может производить точно такую-же реакцию, без какой либо качественной или количественной разницы. Но с течением времени, после многодневной работы, как электрическое раздражение данного участка кожи, так и индивидуальное производит более или менее ограниченный двигательный эффект: подвигает раздражаемой ноги, сопровождаемое небольшим движением головы, без движения других ног, без визга и учащенного дыхания. Это явление впервые было установлено в школе Бехтерева (Израэльсон 215, Бехтерев 91); оно наблюдалось так-же в моих опытах (71, 73).

Первый опыт искусственного образования индивидуального двигательного рефлекса был произведен Бехтеревым на собаке в 1907 году (87). Основным раздражением служило ему не электрическое раздражение ноги, а инспираторное дыхательное движение от сильного звука. Этот звук сочетался со светом электрической лампы. После ряда сочетаний свет точно также вызывал инспираторное дыхательное движение.

Индивидуальные двигательные рефлексы оборонительного типа были образованы в школе Бехтерева как на собаках, так и на людях (Израэльсон 215, Шевальев 437). Были также изучены на людях пищевые рефлексы как двигательные, так и слюнные (Лениц 259, Ющенко 449, Чучмарев 432-а). На внешних млекопитающих Брегадзе (112) изучал подробно оба эти рефлекса на кроликах; кроме того Зеленый изучал индивидуальные пищевые-двигательные рефлексы на мышах (201), Вадек на морских свинках (405). На птицах было произведено не мало исследований с образованием индивидуальных рефлек-

ов как оборонительных, так и пищево-двигательных: Поповым (342, 344), Тен-Кате (Ten-Cate 397, Баяндуровым (36), Абуладзе (3) и мной на голубях (83), Завадовским и Рохалной (183) на курал. Были также опубликованы несколько работ насчет амфибий и рыб. Летульским (280) на лягушках, Фроловым (414) на рыбах, а также мной на основании работ моей сотрудницы — Берулава и сотрудника Брегадзе (50). На рептилиях также было произведено исследование, а именно Нильфоровским (286) и Асратяном (28) на черепахах.

Индивидуально-приобретенный рефлекс, образуемый на почве врожденного рефлекса, в школе Павлова называется условным. Это название было дано еще первым исследователем индивидуальных слюнных рефлексов — Толочиновым в 1902 году. Авторы дают такое пояснение этому термину. Индивидуально приобретаемые рефлексы в своем возникновении и развитии зависят от ряда условий; изменение условий всегда ведет к ослаблению, или даже к исчезновению рефлекса. Значит, существование индивидуального рефлекса всегда зависит от наличия определенных условий. Индивидуально-приобретенные рефлексы противопоставляются врожденным рефлексам, которые будто бы являются стереотипными актами, не зависящими от определенных условий. Поэтому эти рефлексы были названы тем же Толочиновым безусловными рефлексами. Но, как теперь известно, каждый врожденный рефлекс, который раньше казался неизменным, постоянным актом, может быть подвергнут не только ослаблению, но и полному превращению, в зависимости от определенных условий. Исследованиями Магнуса (265) не только известны многочисленные случаи превращения рефлексов, но была так же выяснена природа превращения для каждого рефлекса. Так, например, тот самый оборонительный рефлекс сгибания, к которому мы пользуемся для образования индивидуальных оборонительных рефлексов, совершенно выпадает, если конечность находится до раздражения в состоянии пассивного сгибания. Раздражение ноги теперь даст не активное сгибание, а активное разгибание. Это явление было известно еще Сеченову (369). Магнус установил зависимость этого явления от раздражения рецепторов разгибателей под влиянием растяжения последних в момент пассивного сгибания. Возбужденные рецепторы разгибателя влияют таким образом на спинной мозг, что располагают его к акту разгибания.

Я так-же изучил изменение целого ряда врожденных оборонительных и тонических рефлексов и выяснил происхождение их (43, 45, 51). Так, например, тот-же оборонительный рефлекс сгибания может совершенно не наступить в ответ на раздражение ноги, если положение головы благоприятствует разгибательному тоническому рефлексу (шейному и лабиринтному) (43).

О нерегулярности врожденных двигательных рефлексов писалось также мною Шеррингтоном (Sherrington) (443), Грэм Броуном (Graham Brown 114, 115). См. подробно в моей суммар. статье (64). Характерно, что чрезвычайную изменчивость как количественную, так и качественную отмечает Стенанов (380), один из учеников Павлова, и по отношению к слюнным врожденным рефлексам. Было найдено, например, что вязкость слюны собаки от пищевого вещества меняется, если на несколько минут раньше влить в рот отвергаемое вещество, или произвести сильное звуковое раздражение на подобие грома. Так-же действует снимание животного со станка, повторение кормления через короткий промежуток времени. Было доказано, что в этой изменчивости слюнной секреции индивидуальные рефлексы не участвуют. Таким образом, на основании современных данных физиологии ц. и с., врожденные рефлексы не являются стереотипными, постоянными реакциями. При определенных физиологических условиях они также изменчивы, как и индивидуально-приобретенные рефлексы.

С другой стороны, индивидуальный рефлекс может упрочиться в такой мере, что он не исчезнет полностью при полном устранении той обстановки, при которой он был образован. Если он молод и еще недостаточно прочен, присутствие постороннего человека на виду у собаки совершенно достаточно для устранения рефлекса. Но когда он упрочился, собаку можно вывести из экспериментальной комнаты, окружить ее студентами, которые двигаются и переговаривают между собой, и рефлекс все-таки наступит в ответ на индивидуальное раздражение. Так было в моих опытах с двигательными оборонительными рефлексамн. Затем, по опытам моей лаборатории известно, что достаточно работать 2 — 3 месяца на собаке, чтобы после этого образованный на ней рефлекс держался месяцами и го-

дами. Можно при этом вызывать его сотни раз в течении многих дней подряд без сочетания с основным раздражением. Таким образом, индивидуальный двигательный рефлекс может укрепиться в такой мере, что он почти не уступает в своем постоянстве и прочности прирожденным оборонительным рефлексам.

Исходя из приведенных фактов, я нахожу, что термины „условный“ применительно к индивидуально-приобретенным рефлексам и „безусловный“ применительно к прирожденным не отвечают современному состоянию наших знаний о рефлексах и потому должны быть заменены новыми.

Индивидуально-приобретенные рефлексы Бехтерев и его школа называют сочетательными рефлексами. Этим термином обозначается способ происхождения индивидуально-приобретенных рефлексов, но этот термин не изображает наиболее характерной черты обозначаемых им рефлексов. Известно из общей физиологии ц. н. с., что любой, свиду индифферентный, раздражитель может вызвать тот или другой рефлекс, если следует вскоре после такого раздражения, которое произвело значительный внешний эффект. Например, после сильного электрического раздражения одной ноги, звучание электрического звонка может дать оборонительное движение этой ноги (83). Я много раз имел случай анализировать это явление и указать его происхождение. Под влиянием деятельного раздражения в определенных нервных центрах возбудимость может повышаться в такой мере, что после этого любое периферическое возбуждение путем иррадиации может вызвать деятельность этих центров (64). Словом, мы будем иметь в полном смысле слова сочетательно-двигательный рефлекс. Между тем звонок, дающий сгибательное движение ноги после электрического раздражения, не есть конечно индивидуальный сигнал. Аналогичное явление может быть наблюдаемо и на спинальных животных. Так, например, раздражение рецептивного поля потирания сейчас после рефлексов сгибания дает не потирание, а сгибание (Уфлянд 398). На основании этих данных, я нахожу, что термин „сочетательный“ для обозначения индивидуально-приобретенных рефлексов является не вполне подходящим.

Я считаю, что было бы много лучше, если бы индивидуально-приобретенные рефлексы называли Инд.-приобр. деятельность.

лись не иначе, как индивидуально-приобретенными-же или просто индивидуальными. Этим будет обозначено как происхождение их на основании индивидуального опыта, так и проигно-положение их видовым, прирожденным рефлексам.

Для образования индивидуальных рефлексов можно воспользоваться не только любым прирожденным рефлексом, но и любым уже существующим индивидуальным рефлексом. В школе Павлова на слюнных рефлексах это было впервые обнаружено Кашериновой (227) и Зеленым (194). Основным условием является большая прочность и интенсивность того индивидуального рефлекса, который берется в качестве основного (Чеботарева 430). В области двигательных рефлексов такой индивидуальный рефлекс был образован впервые Израэльсоном (215). Эти индивидуальные рефлексы, образуемые на основе же индивидуального, в лаб. Павлова называются вторичными рефлексамн. В общей физиологии вторичным двигательным рефлексом называется такой рефлекс, который возникает вторично на мышечно-суставные раздражения. Когда, напр., конечность производит рефлекторное движение от первичного периферического раздражения, то в мышцах, сухожилиях и в суставных поверхностях происходит раздражение находящихся здесь рецепторов, которое в свою очередь может производить рефлекторное движение. На этом основывается между прочим длительное рефлекторное последствие (Baglioni 34, Sherrington 440). Поэтому для обозначения индивидуального рефлекса, образованного на основе индивидуального-же рефлекса, я предпочитаю называть, по примеру Ленца (258), индивидуальным рефлексом высокого порядка. Название же вторичные индивидуальные рефлексы я буду применять для обозначения таких индивидуальных рефлексов, которые вызываются вторично путем проприоцептивных раздражений мышц, сухожилий и суставов.

В последнее время Ленц (259), Ющенко (449), Чучмарев 432 а и др. изучали на людях индивидуальные рефлексы тем-же методом, как на собаках. Они регистрировали слюнную реакцию при помощи капсулы Лэшли. Человек изолировался от наблюдателя. Основным раздражителем служили кусок пастилы, бисквит или еще что-нибудь другое. Они вызывали в ми

и у 30 — 60 кап. слюны. Раствор кислоты оказался неподходящим основным раздражением, либо он дает очень незначительную слюнную секрецию (Лепц). В качестве индивидуальных раздражений брали удары метронома, звонок и т. д. Словом, опыты ставились точно также, как на собаках. Впрочем авторы приходили на основании этих опытов на людях к тем же результатам, какие были уже известны на собаках.

2. Скорость образования индивидуальных рефлексов.

Образование индивидуального рефлекса происходит не с одинаковой скоростью. Искусственные слюнные рефлекссы, т. е. такие, когда индивидуальные раздражители не имеют прямого отношения к основному ротовому раздражению, например, электрический звонок, образуются даже в наиболее совершенных условиях Павловской методики после многодневной работы. Много быстрее образуются т. н. натуральные слюнные рефлекссы, т. е. в ответ на какой либо внешний признак основного раздражения, напр., на вид и запахи пищи.

Медлительность в образовании искусственных рефлекссов имеет место лишь при образовании первых искусственных рефлекссов. После того, как был образован и укреплен один рефлекс, второй рефлекс путем сочетания с тем же основным раздражением образуется и укрепляется значительно быстрее первого, а третий быстрее второго. (Кашеринова 227, Крыжановский 239 и др.). В определенных случаях повторный слюнный индивидуальный рефлекс может образоваться после двух-трех подкреплений едой и сделаться значительным и постоянным рефлексом уже в первые дни работы (см. последние работы сотрудников Павлова в трудах физиол. лаб. академ. Павлова 1926—1929).

Ученники Павлова изучали первоначально натуральные рефлекссы (1898—1904) (Толочников 391, Вульфсон 149, Бабкин 29, Зельгейм 192). Но впоследствии, когда оказалось, что каждый внешний агент, будучи сочетан с раздражением ротовой полости, может стать индивидуальным сигналом, школа Павлова стала изучать исключительно искусственные рефлекссы. Первое систематическое исследование индивидуальных искусственных рефлекссов принадлежит Болдыреву, 1905 (110 — 111).

В лаб. Павлова был произведен специальный опыт, чтобы доказать индивидуальный характер натуральных условных рефлексов. Именно Цитович (433) кормил молодых щенков собаки с момента рождения исключительно молоком. У этих щенков не только вкус, но и вид и запах молока вызывали слюнную секрецию. По прошествии некоторого времени он пробовал различные съедобные и несъедобные вещества. Оказалось, что ни вид, ни запах их не вызывали какой-либо слюнной секреции. Эти вещества вызывали секрецию только по введению их в полость рта.

Индивидуальный оборонительный рефлекс на ногах образовывается очень быстро в первый же день работы, после 2—6 сочетаний (Беритов 71, 73, 78, Протопопов 346). Но обычно в каждом данном случае, еще раньше получения индивидуального рефлекса на ногах, индивидуальные рефлексы появляются в виде ориентировочной реакции головы, а также в голосовом органе в виде визга или воя, в дыхательном аппарате в виде учащения и усиления дыхания. Этот индивидуальный рефлекс иногда получается уже после первого сочетания. Индивидуальный двигательный рефлекс ноги не только образовывается в первый же день работы, но он так укрепляется в течении каких-либо 10 сочетаний, что всегда передается на другой день и даже через день на третий. В первое время он всегда представляет собой небольшое сгибание раздражаемой ноги, или небольшое общее движение животного. Но интенсивность индивидуального рефлекса быстро, в первые же дни работы, достигает той-же максимальной величины, какая наблюдается при сильных электрических раздражениях. Различие в скорости образования и развития индивидуальных рефлексов замечается по преимуществу в отношении тех рефлексов, которые образуются впервые. Оно в значительной мере зависит от индивидуальности собаки. Так, например, в моих опытах на собаке наибольшей возбудимости, как „Безух“ и „Квик“, а также на собаке наименьшей возбудимости, как „Белый“, первые индивидуальные рефлексы, которые являлись звуковыми, образовывались наиболее медленно: на „Безухе“ и „Квике“ после 3—4 сочетаний, а на „Белом“ после 5—6 сочетаний. На 2-х других собаках средней возбудимости „Бобе“ и „Муре“ впервые те-же звуковые рефлексы образовывались после 2-х сочетаний. О степени возбудимости собак мы судим на основании большой и

меньшей подвижности в ответ на внешние раздражения. Но после того, как был образован и упрочен один рефлекс на данной ноге, всякий новый рефлекс на этой же ноге, в ответ на новое индивидуализируемое раздражение образовывался на всех собаках очень легко: обычно после 1 — 2 сочетаний. Это явление отмечается многими исследователями слюнных рефлексов. Каждый новый индивидуальный слюнный рефлекс сравнительно легко образуется на почве сочетания с одним и тем же раздражителем ротовой полости (Кашеренова 227, Крыжановский 239 и др.).

У людей оборонительные рефлексy, на почве сочетания с электрическим раздражением пальцев, образуются ничуть не скорее, чем у высших животных. У взрослых детей 16 — 17 лет, по данным О с и п о в о й (291), оборонительный индивидуальный рефлекс образуется в среднем после 14 — 16 сочетаний, начиная с одного сочетания до 100 сочетаний и больше. Но у детей младшего возраста он образуется в среднем несколько скорее. Но всегда, в среднем, девочки обнаруживали более быстрое образование индивидуальных рефлексов, чем мальчики. Умственно отсталые дети показывали наиболее быстрое образование рефлекса, в среднем после 5 сочетаний. У взрослых людей скорость образования индивидуальных оборонительных рефлексов чрезвычайно варьирует. Так, в опытах разных авторов из Института мозга им. В. М. Бехтерева, они возникали у одних после 10 сочетаний, и других после 100, у третьих не образуются и после нескольких сотень сочетаний. Но у некоторых испытуемых индивидуальный рефлекс выработывался уже в первый день работы после нескольких сочетаний (Лукина 264, Мясичев 282, Ширман 445 и др.).

Фактическое положение у людей такое, что следует признать интеллектуальную деятельность препятствием для быстрого образования индивидуальных двигательных рефлексов по обычному методу, применяемому на животных. Очевидно, мы должны допустить, что образование привычных трудовых движений, протекающих почти автоматически, подобно индивидуальным рефлексам, и признаваемых многими авторами за типичные индивидуальные рефлексy, происходит другим путем, при непрямом участии интеллектуальной деятельности, этой наиболее характерной формы деятельности современного взрослого человека.

Вообще индивидуальные двигательные рефлексы образуются скорее слюнных. У собак слюнные рефлексы получаются обычно после нескольких десятков сочетаний. Эта разница лучше всего обнаруживается при одновременном изучении слюнной и двигательной реакции пищево-двигательного рефлекса. Например, Ющенко отмечает, что на детях двигательная реакция открывания рта получается уже после 2-го сочетания, а слюнная секреция только после многократных сочетаний (449).

У низших млекопитающих, как кролики, пищево-двигательные, а также оборонительные образуются заметно труднее, чем у собак: требуются десятки сочетаний в течении 2 — 3 дней. Чтобы рефлекс стал более или менее постоянным (Брегадзе 112). Несколько хуже рефлексы образуются у птиц. Здесь также нужны десятки сочетаний, 30 — 60 сочетаний в течении нескольких дней, но рефлекс упрочивается и делается постоянным после 200 — 300 сочетаний в течении многих дней работы. Так было в моих опытах (83), а также Баяндурова (36) на голубях, и Завадовского и Рохлиной (183) на курах. Характерно, что в моих опытах на голубях, лишенных коры мозга, индивидуальный рефлекс образовался скорее, чем на нормальных голубях, но упрочивался с течением времени значительно слабее, чем у последних. Повидимому, наличие большого мозга с его развитой ориентировочной рефлекторной деятельностью является некоторой помехой для быстрого образования индивидуальных рефлексов.

Особенно трудно образуются индивидуальные рефлексы на рептилиях (черепаха) и на амфибиях (лягушка). В опытах одного автора у черепах первый намек на образование первого индивидуального оборонительного рефлекса — втягивание головы на запах, на звуки — был получен после 200 — 300 сочетаний, а стал более или менее постоянным после 500 — 600 сочетаний; только образование второго рефлекса было достигнуто более быстро — после 30 — 40 сочетаний (Поляков 340). В нашей лаборатории на амфибиях — лягушка, тритоны, аксолотли — оборонительные рефлексы образовывались на свет и на звук (кряканье) также очень медленно после 30 — 130 сочетаний и при том даже после 200 — 300 сочетаний не упрочивались в такой мере, чтобы могли проявиться подряд много раз или вызывались регулярно в начале опытного дня (Беритов по опытам сотрудников Берулава и Брегадзе 40). На рыбах Фролов (414) получил индивидуальные оборонительные рефлексы после 5 — 30 сочетаний, т. е. скорее, чем это бывает на амфибиях. Точно также в опытах моих сотрудников (Берулава и Брегадзе) оборонительные рефлексы на рыбах на свет и на звуки обра-

зовывались довольно легко. Так, на одной рыбе (*Barbus*) он появился после 7 сочетаний и укрепился после 40 сочетаний в такой мере, что мог быть вызван повторно много раз без сочетания с основным. Эти опыты на рыбах производились в таких же условиях, как на амфибиях, и почти каждый раз индивидуальный оборонительный рефлекс (путем применения электрического раздражения в качестве основного) у рыб образовывался раньше и укреплялся лучше, чем у лягушек. Этот факт привел меня к предположению, хорошо согласованному с гистологическими исследованиями Херрика (*Herrick 179*), что развитие функциональной деятельности головного мозга у костистых рыб пошло дальше, чем у амфибий (50).

Скорость образования и укрепления индивидуальных рефлексов не одинакова в разных стадиях онтогенетического развития. В моей лаборатории сотрудником Топурия (393) были произведены специальные опыты для выяснения этого вопроса на щенках разного возраста. На переднюю ножку щенка навязывались тонкие провода от индуктория для вызова оборонительного рефлекса электрическим током. Щенок не был привязан. Он свободно передвигался по столу, окруженному перегородкой, чтобы он не мог упасть со стола. Индивидуальным сигналом служили звуки, главным образом, электрический звонок. При такой методике у щенков 12 дней от роду индивидуальный оборонительный рефлекс образовался после 13 сочетаний, но не упрочился в такой мере, чтобы передаться на следующий день. На более взрослых щенках 20 — 23 дней от роду рефлекс получился уже на четвертом сочетании, но и здесь в течении первого дня он не упрочился в такой мере, чтобы передаться на другой день. На более старом щенке — 30 дней от роду — рефлекс образовался быстро и уже в первый день работы укрепился в такой мере, что передался на другой день.

3. Генерализация и дифференциация индивидуальных рефлексов.

В самом начале образования индивидуального рефлекса на один определенный раздражитель рефлекс наступает не только от данного раздражителя, но и от других того-же качества, а иногда и другого качества. Как говорят, рефлекс является генерализованным. Однако, отнюдь не во всех случаях генерализация является в такой мере обширной, чтобы любое раздражение того-же качества вызывало индивидуальный рефлекс (Бур-

макин 124, Купалов 247). Так, в моих опытах во время выработки индивидуального оборонительного рефлекса ноги на „Бобе“ на звук тонвариатора 200 к. в сек. в первый же день работы рефлекс вызывался звуками тонвариатора лишь до 500 к. т. е. звуками менее, чем на октаву выше обычного, а из звуков иного тембра, например, от органных труб выше 200 к., рефлекс вызывался звуками не выше 320 к. в сек. При этом из звуков тонвариатора наиболее близкие к обычному звуку производили наиболее сильные рефлексы. Более отличные звуки тонвариатора, напр., 600 к. в сек., а также звуки органной трубы 512 к. в сек. обычного рефлекса никогда не вызывали (рис. 4).

При специальном исследовании генерализации было обнаружено, что генерализация индивидуального рефлекса на звуки происходит не сразу, а постепенно, подобно тому, как это нашли Шевалев (437) и Купалов (247) по отношению к индивидуальным рефлексам на тактильные раздражения. Так, на „Безухе“ при образовании двигательного рефлекса на звук тонвариатора 300 к. в первый день работы рефлекс являлся очень слабо генерализованным. Он вызывался необычными звуками тонвариатора 350 к., но звуки 400—500 к. не давали его. На следующий день звуки 400—450 к. производили рефлекс, а звук 500 к. не производил его. На 4-ый день звуки 500—510 к. вызывали рефлекс, а 550—600 к. не вызывали. Лишь на 5-й день дальнейшая генерализация приостановилась, она даже пошла на убыль—звук 500 к. иногда не давал эффекта. В одном случае на „Белом“ генерализация вновь образуемого рефлекса достигла максимума уже на второй день. Но бывали и такие случаи, когда слабая генерализация, которая имела место в 1-ый день работы, ничуть не прогрессировала в следующие дни, а наоборот еще более ограничивалась (73). Характерно, что генерализация рефлекса на данный индивидуальный звук тонвариатора происходила по отношению к звукам ниже и выше обычного звука в одинаковой мере, как это еще показал Эльясон (450). Когда звуки, стоящие на 3—4 тона выше обычного, начинали давать рефлекс, тогда и звуки на 3—4 тона ниже обычного производили его. Таким образом, по обеим сторонам обычного звука генерализация шла в одинаковой степени, на одинаковую высоту звука.

С течением времени генерализация рефлекса постепенно проходит, т. е. рефлекс дифференцируется (Зелецкий 193, Эльясон 450, Протопопов 346, Снегирев 374). В моих опытах на собаке „Боб“ при образовании рефлекса на

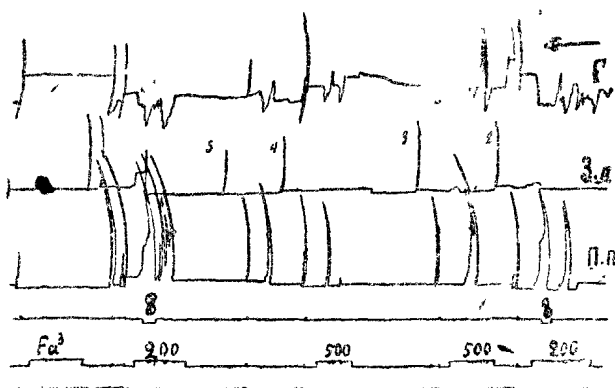


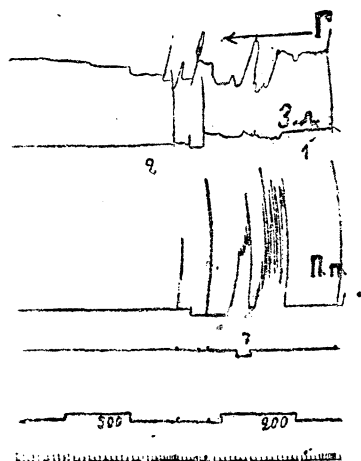
Рис. 4. „Боб“. 8/XI. 1916. Образование индивидуального рефлекса на правой передней ноге на звук тонвар. 200 к. в сек. Оп. 1 дает 10-ое сочетание. Сначала производится индивидуальный звук (поднятие нижнего сигнала с числом 200), который вызывает сильный рефлекс сгибания правой передней ноги (нижняя кривая) и еще раньше ориентировочное движение (верхняя кривая). Во время звука, спустя 10 мин. от начала его, производится электрическое раздражение ноги — второе поднятие пр. передней ноги (опускание верхнего сигнала с цифрой 8, обозначающей число сантиметров раст. инд. кат.). В оп. 2 производится необычный звук тонвариатора 500 к. в сек. Собака сначала сильно встряхивает голову, затем поднимает переднюю ногу. В оп. 3 звук 500 к. повторяется и дает сравнительно слабое движение передней ноги. В оп. 4 не было специального раздражения. Рефлекс наступил вероятно на шум кимографа. В оп. 5 производится 11-сочет.: индив. звук 200 к. в отдельности дает сильнейший эффект. В оп. 6 производится необычный звук органной трубы 512 к. в сек. и он не дает никакого движения. Была ориентировочная реакция, но она не записалась, т. к. нить, передающая движение головы, между опытами 5 и 6 сошла с роликов и зацепилась.

Нижняя линия отмечает время в секундах.

звук тонвариатора 200 к. более или менее отдаленные звуки другого тембра уже в первые дни не вызвали рефлекса. Наиболее-же близкие звуки того-же тонвариатора с разницей до полтона (до 208 к.) перестали давать рефлексы в течении двух-

тских недель. Таким образом, этот обратный процесс, дифференциация рефлекса может продолжаться целые недели. (См. рис. 5 и 6).

Дифференциация рефлекса в значительной мере зависит от характера собаки. Например: на „Безухе“, на собаке легко возбудимой, ни разу не достигалась большая дифференциация при образовании рефлекса на звук тон-



вариатора: уже звуки, отличные от индивидуального только на один тон, производили рефлекс даже спустя много недель работы. В то же время на „Белом“, на весьма спокойной собаке, такая дифференциация получилась на третий день: а именно, при образовании рефлекса на звук тонв. 200 к. в сек. (первый индивидуальный рефлекс!) уже на третий день звук 225 к., отличный от обычного всего на один тон, не давал рефлекса, а на 5-й день работы звук 220 к. не производил его, а 215 к. давал слабый эффект. Дифференциация может быть так тонка, что необычные звуки, отличные от индивидуального всего на $\frac{1}{8}$ тона, не будут давать совсем рефлекса (Беляков 38, Нуротопов 346).

Рис. 5. „Боб“. 10/XI—1916 г. Слабая дифференциация индивидуального рефлекса. Третий день работы с образованием рефлекса на правой передней лаге на звук 200 к. в сек. В опыте 1—индивидуальный звук вызывает сильный рефлекс, а в оп. 2 спустя 4 мин. необычный звук 500 к. в сек. не производит никакого рефлекса.

Дифференциация рефлексов на представителях разных классов животных достигается не с одинаковой скоростью. Уже у низших млекопитающих, как кролик, Брегадзе (112) обнаружил большую трудность дифференциации ближайших раздражителей того же качества, затем малую прочность, непостоянство дифференциации. В этом отношении кролики оказались более сходными с птицами, как куры и голуби, у которых вообще дифференциация протекает много труднее и никогда не достигает такой прочности и такой тонкости, как у собак. Мне, например, не удалось вполне отдифференцировать у голубей необычный звук в один тон выше или ниже индивидуального звучания (83). Точно также не удалось Брегадзе получить на кроликах прочную дифференциацию на необычные звуки в $\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$ тона. Между тем это легко удается достигнуть на собаках средней возбудимости. Трудности дифференциации

рефлекса на птицах отмечаются также Завадовским и Рохлиной (188). Однако, возможно, что плохая дифференциация звуков у птиц еще не свидетельствует вообще о плохой дифференцирующей способности. Абулалзе (3) показал, что голуби очень хорошо и довольно быстро дифференцируют цвета. Можно образовать рефлексы на один какой-нибудь цвет, все же другие цвета дифференцировать. Дифференциация индивидуальных рефлексов была получена Фроловым (116) и на рыбах по отношению к цветам, но только после очень долгого выражения удается достигнуть такой степени дифференциации, чтобы после пробы необычного цвета, обычный, индивидуальный цвет вызывал положительную реакцию.

Генерализация и дифференциация индивидуальных рефлексов происходит на разных стадиях онтогенетического развития не с одинаковой скоростью. Специальными опытами на щенках разных возрастов было найдено, что вообще на щенках оборонительный индивидуальный рефлекс является более генерализованным и это состояние удерживается на более долгое время, чем на взрослых собаках. Следовательно, на щенках дифференциация происходит более медленным темпом, чем на взрослых. На одном щенке, на котором работа началась, когда ему было 20 дней, необычный звук на четыре тона ниже обычного производил рефлекс, несмотря на многократные испытания в течение 16 дней и несмотря на 150 сочетаний обычного звука с основным электрическим раздражением (Топурия 393).

Весьма характерен для щенков диффузный характер реакции. На индивидуальный сигнал щенок усиленно движет голову, визжит и часто дышит, дрожит всем телом, передвигается с

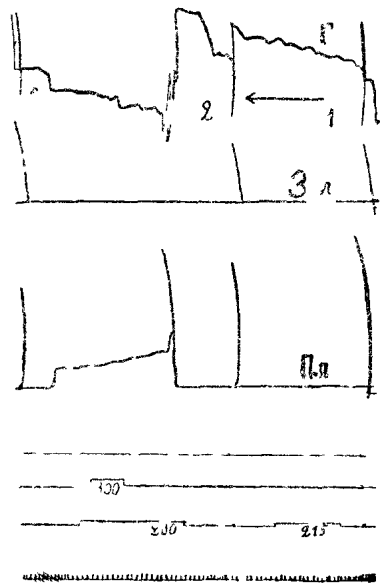


Рис. 6. „Боб“, 24/XII—1916. Состояние сильной дифференциации рефлекса на правой передней ноге на звуковом 200 к. в сек. В опыте 1 необычный звук 215 к. в сек. только на $\frac{1}{2}$ тона больше обычного, не дает рефлекса, даже ориентировочной реакции. В оп. 2 обычный звук 200 вызывает длительное сгибание правой передней ноги с поворачиванием головы. В этом опыте дифференцированный звук 300 кол. в 1 сек. применялся во время индивидуального рефлекса и не повлиял на него.

места на место. Такой диффузный характер индивидуального оборонительного рефлекса бывает у взрослых собак только в первые дни образования рефлекса и при том в том случае, если собака очень уж возбудимого типа. Если же начато образование рефлекса на 12 дневных щенках, то диффузный характер рефлекса бывает всегда и удерживается в течении многих дней работы без ослабления. На 20 — 30 дневных щенках, спустя несколько дней работы, диффузная реакция сначала усложняется поднятием раздражаемой передней ноги. Но по мере развития этой изолированной реакции диффузный рефлекс немного ограничивается: собака не передвигается, меньше визжит. На многомесячных щенках диффузная реакция исчезает в первые дни и рефлекс ограничивается поднятием ноги с визгом или без него и еще небольшим ориентировочным движением головы.

Все то, что было сказано выше насчет генерализации и дифференциации рефлекса у щенков, а также насчет скорости образования и укрепления у них рефлексов (см. стр. 23), все это следует считать характерным и для кроликов, а также для птиц. Так, напр., диффузная реакция наблюдается на взрослых кроликах и птицах, как норма: они реагируют на индивидуальный сигнал исключительно общим движением, несмотря на то, что электрическое раздражение прикладывается все время к одной и той же ноге. Но эти животные и на электрическое раздражение ноги всегда отвечают общим оборонительным движением, как это, собственно говоря, бывает и на ранних щенках.

На этом основании я пришел к заключению, что у собаки онтогенетическое развитие способности к индивидуальной рефлекторной деятельности повторяет ее филогенетическое развитие (50).

На людях как пределы генерализации, так и скорости дифференциации индивидуального рефлекса чрезвычайно варьируют. По данным Мясищева (282), который специально исследовал индивидуальные двигательные рефлексы, образованные на руке обычным методом, в одних случаях, т. е. у одних испытуемых начальная генерализация почти отсутствует: именно, уже в первый день образования рефлекса на звонок, необычные звонки, отличные по силе и характеру звука, или только по характеру звука, не давали рефлекса. У других испытуемых после образования рефлекса на звонок получается обширная генерализация, когда не только звук, но и свет элек-

трической лампы вызывает рефлекс. У них не удастся дифференцировать необычные звонки. Между этими крайними типами испытуемых имеет место ряд переходных типов, когда дифференциация достигается, но после разного количества сочетаний обычного звонка и проб необычных звонков.

Дифференциация звукового рефлекса подобно генерализации происходила в одинаковой степени по отношению к звукам выше и ниже данного обычного звука. Необычные звуки, одинаково отличные от обычного в отношении высоты, дифференцируются одновременно. Так, на „Белом“ был образован рефлекс на звук тонвар. 288 к. И вот, когда перестали давать рефлекс все звуки выше, чем 427 к. в сек., т. е. выше, чем на 2,5 тона, тогда одновременно и все звуки ниже, чем на 2,5 тона, т. е. не ниже звука 213 к. в сек., перестали давать рефлекс. Впоследствии, когда перестал вызывать рефлекс необычный звук на один тон выше, т. е. звук 320 к. в сек., тогда и необычный звук на один тон ниже 256 кол. в сек. не производил эффекта.

Аналогичное явление наблюдалось при дифференциации термических индивидуальных рефлексов. Когда необычная температура, стоящая на 2,5° С выше обычной, дифференцировалась, тогда одновременно дифференцировалась и необычная температура на 2,5° С ниже обычной (Соломонов 377).

Дифференциация рефлекса происходит значительно раньше, если необычные звуки повторялись подряд друг за другом до угасания вызываемого ими рефлекса. Но известно также, что значительная дифференциация рефлекса может быть достигнута путем долгого упорного повторения индивидуального раздражения в связи с основным раздражением (Снегирев 374, Фридман 409). Однако в последнее время Розенталь (360) доказал, что проба необычных раздражений абсолютно необходима для оптимальной дифференциации. Многие условные рефлексы, как напр., на температурные раздражения, совершенно не дифференцируются в отношении места нагревания без многократной пробы необычных участков (Соломонов 377).

Более или менее обширная генерализация двигательного рефлекса наблюдается только при образовании первого рефлекса. В случае образования нового рефлекса путем сочетания новых индивидуализируемых раздражений с одним и тем же основным раздражением, напр., с электрическим раздражением одного и того же участка кожи одной ноги, рефлекс образуется очень

быстро и притом только с очень небольшой генерализацией, а именно по отношению к близким раздражителям того же качества. Далее, при образовании нового двигательного рефлекса при этих условиях, двигательный эффект ограничивается главным образом раздражаемой ногой, как старый рефлекс. Следовательно, первоначальная двигательная генерализация, которая наблюдалась при образовании первого рефлекса, в виде общих движений ног, сильной ориентировочной реакции, порывистого дыхания и визга, теперь совершенно отсутствует. Так на „Бобе“ после образования рефлекса на правой передней ноге на звук 200 к. и на свет электрической лампы, я стал вырабатывать аналогичный рефлекс на метроном (100 ударов в 1'). Раньше метроном служил в качестве сильного постороннего раздражения. В случае сочетания с ним индивидуального звука или света электрической лампы индивидуальный рефлекс не наступал. Рефлекс на метроном образовался очень быстро уже после двух сочетаний и с самого начала состоял, как и старый рефлекс, в изолированном поднятии раздражаемой правой передней ноги. Кроме того, уже в первый день опыта он являлся столь же интенсивным, как и на звук 200 к. В первое время для метрономного рефлекса было характерно лишь быстрое угасание. В момент выработки этого рефлекса генерализация не наблюдалась. Так, необычные звуки: звонок, звук тонвариатора 300 к., и др. не только не давали рефлекса, но даже угнетали новый рефлекс так же хорошо, как и старые. Метроном в 100 ударов в мин. сочетался в первый день 8 раз, во второй день 3 раза, а потом то сочетался по несколько раз, то, совсем не сочетался. На десятый день было испытано 60 ударов в мин. и это не дало рефлекса, а 75 ударов вызвали более слабый эффект, чем 100 ударов. Этот факт свидетельствует о быстрой тонкой дифференциации нового рефлекса, образуемого путем сочетания со старым основным раздражением.

Если сначала достигнуть полной дифференциации индивидуального рефлекса на индивидуальный звук и затем развить новый индивидуальный рефлекс путем комбинации с другим основным раздражением, то достигнутая перед тем дифференциация остается на прежней высоте, хотя при этом новообразование рефлекса происходит ничуть не легче. Новый рефлекс образуется и развивается в общем после стольких же комбина-

ций с основным раздражением, как первый рефлекс (Фридман 409).

Аналогичный опыт, произведенный в моей лаборатории д-ром Абуладзе (3-а) методом свободных движений, дал точно такие же результаты. Он сначала образовал пищево-двигательный акт поведения от лежанки к правой кормушке на определенный тон тонвариатора Штерна. Затем после известной дифференциации он образовывал на тот же звук новый пищево-двигательный рефлекс к левой кормушке. После образования этого рефлекса достигнутая перед тем дифференциация оказывалась в полной сохранности.

Однако любой хорошо дифференцированный рефлекс может подвергнуться новой генерализации при некоторых определенных условиях. Так, в конце опытного дня после 2—3 часов стояния в станке собака всегда обнаруживает более или менее сильное беспокойство. Обычно это выражается в визгах, в непрерывном поворачивании головы к дверям. Иногда оно проявляется в бурной форме, в виде порывистых общих движений. И вот в этот период все рефлексы подвергаются генерализации. Вторичная генерализация на короткое время была замечена также после сильных необычных раздражений, например, после сильного и неожиданного звука (Беляков—38). В условиях моих опытов легко можно было получить вторичную генерализацию рядом быстроследующих друг за другом электрических раздражений — все равно, — с обычным сочетанием со звуком или без него.

4. Типы индивидуальных рефлексов.

А. Совпадающие рефлексы.

Индивидуальный рефлекс наступает вскоре после начала индивидуального раздражения, если основное раздражение регулярно следует спустя несколько секунд от начала индивидуализируемого раздражения. Такие рефлексы называются в лаб. Павлова совпадающими или наличными. По старым наблюдениям, скрытый период слюнной индивидуальной реакции в совпадающих рефлексах измеряется обычно многими секундами. Наблюдаемая при этом двигательная реакция (глотание, облизывание) наступает раньше слюнной секреции; например, в

опытах Перельца и Гага через 5". Ориентировочная реакция головы наступала еще раньше — через одну секунду (323). По новейшим же опытам скрытый период слюнной реакции может быть около одной сек. В протоколах сотрудников Павлова это отмечается так: „сразу“. Секреция через 1-2" также довольно частое явление (см. Труды физиол. лаб. Павлова, напр., работу Соловейчика). Точно также в лаборатории Завадовского скрытый период на нормальных собаках составлял 0-6 сек. (Завадовский, Захаров и Зотов 185).

В индивидуальных двигательных рефлексах скрытый период реакции много короче. По моим наблюдениям кратчайший скрытый период реакции конечности у собаки около 1-секунды. Скрытый же период реакции от самого электрического раздражения около 0,15—0,20 секунды. Следов., время необходимое для распространения возбуждения через кору больших полушарий, — около 0,8 сек. Индивидуальная ориентировочная реакция головы наступает всегда скорее, чем индивидуальное движение ног. Кратчайший скрытый период ее. — около 0,55 сек. Скрытый период индивидуальной реакции, в начале всегда более длительный, постепенно укорачивается с развитием рефлекса. Так, например, на рис. 4 в 1-й день образования индивидуального рефлекса скрытые периоды движения ног около 3—5", а ориентировочной реакции около 1,8—3". В опыте, данном на фигуре 6 в стадии полной дифференциации рефлекса, скрытый период движения ноги 2", а головы около 1".

По новейшим исследованиям Бькова и Петровой (128) скрытый период индивидуальной двигательной реакции, как пищевой, так и оборонительной много меньше. Например, пищевой двигательный рефлекс на звонок после 600 соч. начинался минимум через 0,08". Это было в начале опытного дня. При повторении скрытый период удлинялся до 0,20". Кожно-оборонительный рефлекс на звонок начинался в начале дня со скрытым периодом 0,060". При повторении удлинялся до 0,09". Отсюда авторами было заключено, что „рефлексы коры головного мозга по своей скорости чрезвычайно близки к рефлексам, протекающим в нижних отделах центральной нервной системы“.

На людях скрытый период индивидуальной двигательной реакции руки был найден Мяснцевым 0,2—0,3". Но в некоторых случаях он доходил до 0,1". Этот скрытый период обычно больше, чем в рефлексе от электрического раздражения, но в некоторых единичных случаях скрытый период индивидуальной реакции оказывался даже короче реакции от электрического раздражения?! (282).

Время совпадения индивидуального раздражения с основным имеет некоторое значение в величине образуемого рефлекса. Майоров из лаборатории Павлова (270) установил, что при совпадении еды с индивидуальным раздражением в течении 5'' выделяется меньше слюны за один и тот-же промежуток времени, чем при совпадении в течении 30''. Вообще при пяти-секундном совпадении рефлексы были слабые. Они вдвое усиливались при увеличении времени совпадения до 30''.

По моим наблюдениям, совпадающий двигательный рефлекс может протекать в виде одного или двух быстропротекающих сгибаний, которые кончаются еще во время индивидуального раздражения, или в виде длительного поднятия ноги, или в виде длительного ритмического движения, которое продолжается и после раздражения. Тот или другой характер рефлекса зависит от способа приенения основного электрического раздражения. Если основное раздражение является однократным и применяется по разу с продолжительностью в 1-2 сек., то индив. рефлекс наступает в виде быстро протекающих сгибательных движений. Это, например, мы имеем на рис. 4 и 5. Но если основное раздражение применяется много раз во время каждого индивидуального раздражения, и притом не взирая на то, есть индивидуальный рефлекс, или нет, тогда индивидуальный рефлекс начинает протекать длительно в виде сплошного поднятия ноги, или в виде ритмических движений последней. На рис. 6 как раз дается один такой рефлекс.

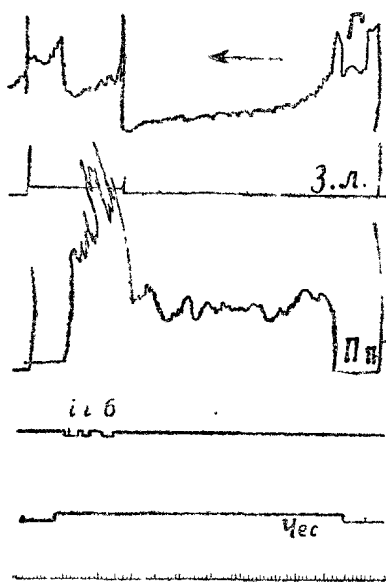
Б. Запаздывающие рефлексы.

Индивидуальный рефлекс при определенных условиях его образования начинается не в начале индивидуального раздражения, а спустя некоторое время после начала — спустя 30—60'' и еще позднее. Так бывает, когда основное раздражение производится не вначале индивидуального, а спустя 30—60'' и позднее от начала последнего. Такие рефлексy называются в лаб. Павлова запаздывающими (Васильев 124).

Некоторые авторы из лабор. Павлова называют запаздывающие рефлексy с небольшим запаздыванием в 5—10'' отставленными. (Иванов-Смоленский) По моему мнению в этом нет никакой надобности, ибо будет ли запаздывание на 5—10'' сек. или на 30—60'', Инд.-приобр. деятельность.

характер и происхождение рефлекса по существу одни и те же. Да и сами слова запаздывание и отставание выражают одну и ту же мысль. Поэтому мы будем все рефлексы с запаздыванием называть запаздывающими.

При образовании запаздывающего рефлекса запаздывание получается не с самого начала образования рефлекса. Первоначально он является совпадающим (см. рис. 7). Лишь потом



скрытый период постепенно нарастает до срока основного раздражения (Завадский 188). Такие явления наблюдаются как при образовании слюнного запаздывающего рефлекса, так и двигательного запаздывающего рефлекса. По отношению к двигательной реакции этот период проходит через стадию прерывистых движений: собака за время индивидуального сигнала то поднимает ногу, то опускает ее (Беритов 76). Так, на рисунке 8 даются подряд три сочетания, где хорошо выявляется эта стадия в первых двух сочетаниях; в третьем же сочетании рефлекс является чисто запаздывающим.

Рис. 7. „Мура“. 25. XI. 1917 Стадия совпадающего рефлекса при образовании запаздывающего рефлекса на правой передней ноге на чесание спины. 4-й день работы. Рефлекс начинается спустя 3—4 сек от начала чесания (Чес) и продолжается около 60"; к этому времени производится электрическое раздражение (6). Верхняя кривая от головы, средняя от задней левой, нижняя от правой передней ноги.

Запаздывающие рефлексы дифференцируются также хорошо, как и совпадающие. Неактивная фаза запаздывающего рефлекса чрезвычайно легко заменяется активной, т. е. при

разнообразных условиях рефлекс перестает наступать с запаздыванием. Он становится совпадающим. Завадский изучил подробно это явление на слюнных рефлексах. Оказалось, что всевозможные необычные раздражители, если они приходятся во время недействительной фазы, устраняют эту фазу: запаздывающий рефлекс превращается в совпадающий. Так же действует

2-х дневное голодание. В моих опытах, это наблюдалось каждый раз в период беспокойства от долгого стояния в станке, а также после сильных электрических раздражений.

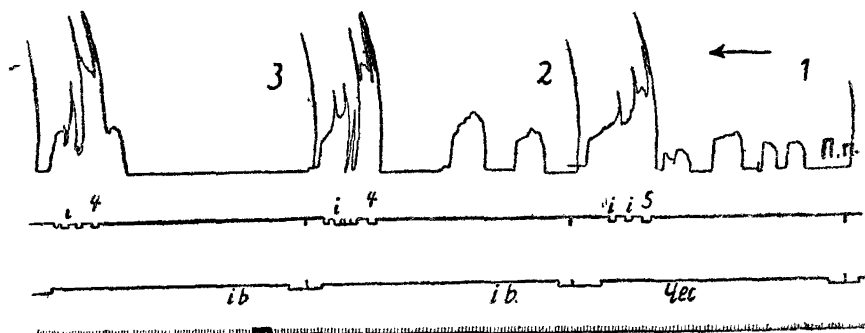


Рис. 8. 24. XI. 1917. Образование запаздывающего рефлекса на правой передней ноге на чесание спины. 11-й день образования этого рефлекса. Дается постепенный переход от прерывистого (опыт 1 — 2) к запаздывающему рефлексу (оп. 3) в трех следующих друг за другом опытах. Каждый последующий опыт записан через 3 мин. после предыдущего. Нижняя сигнальная линия обозначает путем поднятия время чесания, верхняя же путем опускания — момент электрического раздражения правой передней ноги.

В. Последовательные рефлексy.

В определенных условиях индивидуальный рефлекс начинается не во время раздражения, а некоторое время после него. Так бывает в том случае, если каждый раз основное раздражение производится не во время индивидуального раздражения, а после него спустя некоторое время. (См. рис. 9). Эти рефлексy были названы Павловым „следовыми“, полагая, что в этих условиях рефлекс образуется на след индивидуального раздражения, на его „остаточное“ возбуждение. Но, как было показано мною, такое толкование факта следования рефлекса после раздражения не соответствует действительности (75). Потому я предложил называть такие рефлексy последовательными, отмечая этим наступление их после индивидуального раздражения. .

Последовательные рефлексy, подобно запаздывающим, не образуются с самого же начала, как таковые. Несмотря на то, что основное раздражение происходит после индивидуального, первоначально рефлекс является совпадающим. Впоследствии индивидуальный рефлекс частью наступает во время раздражения, ча-

стью после него. А еще позднее он наступает главным образом после раздражения (Добровольский 159, Беритов 75). Последовательный рефлекс может развиваться точно также сразу, т. е. без предварительной стадии совпадающего рефлекса. Это наблюдалось при определенных условиях на детях (Дейонов 257).

Последовательные слюнные рефлексы слабо дифференцируются, но за то генерализуются сильнее совпадающих. Однако при некоторой настойчивости в подборе наиболее благоприятной методики можно достигнуть значительной дифференциации (Гроссман 155, Фролов 412). Но эта дифференциация очень непрочна. Она от времени или по другим причинам вновь исчезает. Последовательный рефлекс образуется и дифференцируется тем скорее, чем короче интервал между концом индивидуального раздражения и началом основного (Фролов). При некоторых больших интервалах 1—2' рефлекс может не образоваться вовсе (Гроссман).

В моих опытах над двигательными рефлексами в условиях образования последовательных рефлексов на той ноге, на которой уже были образованы другие рефлексы, дифференциация достигалась также быстро, как это наблюдалось в аналогичных условиях при образовании других рефлексов.

Последовательные индивидуальные рефлексы легко переходят в совпадающие, подобно тому, как это бывает с запаздывающими рефлексам (Гроссман, Добровольский). В моих опытах это часто наблюдалось после электрического раздражения (рис. 9). Последовательные слюнные рефлексы непрочны и легко угасают, т. е. при пробах, без сочетания с основным раздражением они могут быть вызваны раза два, не более (Добровольский). Последовательные же двигательные оборонительные рефлексы являются более прочными. Они повторяются без сочетания с основным раздражением чаще последовательных слюнных и труднее превращаются в совпадающие (Беритов 75). Но прочность и постоянство последовательного рефлекса зависит не только от интервала времени между индивидуальным и основным раздражением, а также от длительности индивидуального раздражения. Если последнее продолжается несколько секунд, а интервал также измеряется несколькими секундами, то последовательный рефлекс образуется, укрепляется и дифференцируется очень быстро (Белиц 39). В лабор. Павлова этот метод образования индивидуальных рефлексов считается наиболее быс-

трым. Он называется по имени автора коротким методом Петровой (325).

К последовательным рефлексам следует отнести индивидуальные рефлексы на прекращение действия раздражителя. Эти рефлексы были изучены впервые Зсленым (195). Он вводил собаку в экспериментальную комнату, когда там стучал метроном.

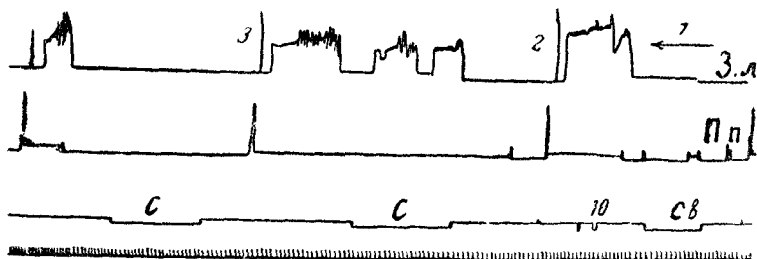


Рис. 9 „Мура“ 11. XI. 1917. Образование последовательного рефлекса на свет электрической лампы на левой задней ноге. 6-й день работы. В опыте 1 свет (2) произвел последовательный рефлекс на левой задней ноге (верхняя кривая), которая на этот раз подвергается электрическому раздражению (10). В опыте 2, через 3 мин. после первого, свет вызвал, как последовательный, так и совпадающий рефлекс. В этом опыте свет не сочетался с электрическим раздражением. На 3' позднее в опыте 3 свет вызвал опять только последовательный рефлекс.

Стучание продолжалось 5—20 минут, а затем прекращалось. Спустя 5—30" по прекращении метронома производилось вливание 0,52% соляной кислоты в рот. Через 4--10' метроном опять приводился в действие. После 21-раза совместного действия кислоты и прекращения стука метронома образовался рефлекс на прекращение стука. Подобно обычным последовательным рефлексам, рефлекс на прекращение звука мало устойчив. Кроме того он мало специфичен. Не только прекращение обычного звука, но и всякого другого звука вызывает слюнный рефлекс. Но некоторая разница все таки существует между действием прекращения на обычные и необычные звуки, а именно при повторении превращения обычного звука без сочетания с основным рефлексом на прекращение звука исчезает медленнее, чем при повторении необычного звука (Маковский 272). Значит, индивидуальный рефлекс на прекращение обычного звука прочнее, чем на прекращение необычного.

Г. Отрицательные рефлексy.

Если сочетать какой либо необычный раздражитель с индивидуальным раздражителем, то индивидуальный рефлекс наступает в ослабленной форме или не наступает вовсе. При повторении много раз друг за другом этой комбинации без сочетания с основным раздражением замечается ослабление отрицательного действия необычного раздражителя на индивидуальный рефлекс. После некоторого числа комбинаций необычный рефлекс перестает совсем влиять на рефлекс. Если еще дальше продолжать сочетание необычного раздражителя с индивидуальным, то, спустя некоторое время, он вновь начинает действовать на рефлекс ослабляющим образом и, наконец, вновь начинает устранять его полностью (Васильев 135, Миштовт 279-а) (См. рис. 10). Это отрицательное действие является уже постоянным. Сколько бы раз не повторялось сочетание с индивидуальным, отрицательное действие более не ослабевает. Это явление установлено в лаб. Павлова и оно носит название условного торможения, условного тормоза. Этот термин дан явлению на основании той гипотезы, которую Павлов объясняет его. Я же называю его отрицательным индивидуальным рефлексом, имея в виду просто фактическое положение: устранение или отрицание рефлекса. Я называю его индивидуальным рефлексом на основании того, что он обладает теми же свойствами, как и вышеописанные положительные индивидуальные рефлексы.

Что действительно мы здесь имеем дело с отрицательными индивидуальными рефлексами, видно из следующего ряда фактов:

1) Данное раздражение теряет приобретенное отрицательное действие легко и окончательно, если перестать работать с ним. Это происходит тем легче, чем меньше была предыдущая работа с ним. Так, в моих опытах после образования отрицательного действия на свет в результате 3-х дневной работы, был сделан однодневный перерыв; это оказалось достаточным, чтобы отрицательное действие света снова исчезло. Впервые оно появилось вновь после 29 сочетаний.

2) При повторении отрицательного раздражения без сочетания с положительным индивидуальным раздражением отрицательное действие его исчезает. Аналогичным образом теряется положительное действие положительного индивидуального сиг-

нала при повторении его без сочетания с прирожденным рефлексом (Чеботарева 430).

3) Угасание отрицательного рефлекса путем повторения без сочетания с положительным индивидуальным рефлексом не является абсолютным. После перерыва отрицательное действие восстанавливается, но всегда не полностью. Необходимо для полного восстановления повторное сочетание с положительным рефлексом (Чеботарева).

4) При выработке отрицательного действия на данное раздражение первоначально это свойство приобретает не только им, но и другими необычными раздражениями того-же качества, т. е. происходит генерализация отрицательного действия (Минтовт 279, Кржышковский 238). Лишь позднее в результате длительной работы может быть достигнуто полное дифференцирование данного раздражения в его отрицательном действии (Николаев 287, Лепорский 259-а).

Мысль о возможности образования отрицательного индивидуального рефлекса высказывалась многими сотрудниками Павлова, например Фольбортом 407, Николаевым 287, Анрепом 17 и самым Павловым. Они рассматривали раздражение, вызывающее отрицательный рефлекс, как сигнал к торможению. Лишь некоторые авторы пытаются, на основании анализа явлений, провести аналогию более детально между отрицательным и положительным индивидуальным рефлексом. (Николаев, Анреп).

Отрицательный рефлекс обычно образуют таким путем: сперва начинается постороннее раздражение, а спустя несколько секунд от начала его присоединяется положительное раздражение, вызывающее индивидуальный рефлекс. Затем оба раздражения действуют вместе, вместе и кончаются. При этом образуется, так сказать, совпадающий отрицательный рефлекс. В этом случае индивидуальный рефлекс устраняется только при совпадении с отрицательным раздражением. Но можно образовать и последовательный отрицательный рефлекс, если положительное индивидуальное раздражение следует после индифферентного раздражения. Фролову (412) удалось образовать таким путем последовательный отрицательный рефлекс сначала с интервалом в 0,5 мин., а потом удлинить этот интервал до одной минуты. Здесь индивидуальный рефлекс устраняется последствием отрицательного раздражения. Наконец, отрицательный рефлекс удалось образовать при обратном порядке сочетания,

т. е. когда сначала идет положительное индивидуальное раздражение, затем присоединяется к нему постороннее. При этом получается совпадающий отрицательный рефлекс (Фурсинов 422).

Отрицательные рефлексы чрезвычайно непрочны. Всякое условие, влияющее на усиление индивидуального рефлекса, благоприятствует ослаблению и даже исчезновению отрицательного действия на индивидуальный рефлекс. Так действует длительный отдых, предварительное сочетание индивидуального раздражения с сильным основным раздражением, беспокойное состояние животного. Например, на рисунке 10 свет электрической лампочки является индивидуальным отрицательным раздражителем (оп. 1 и 2). Но сейчас после сочетания индивидуального положительного рефлекса с электрическим раздражителем (оп. 3) свет не устраняет положительного рефлекса в последующей комбинации (оп. 4).

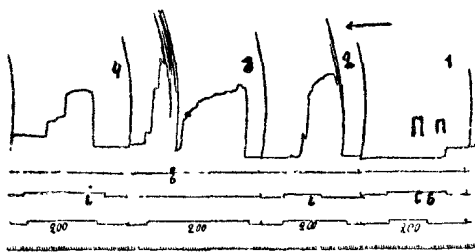


Рис 10. „Боб“. 20 I. 1917 Действие отрицательного индивидуального раздражителя — света электрической лампы (средний сигнал) на положительный индивидуальный рефлекс правой передней ноги на звук тонварнатора 200 кол. в сек. В опыте 1 сначала производится отрицательное индивидуальное раздражение — свет электрической лампы к нему присоединяется положительный индивидуальный звук тонварнатора 200 к. в 1 сек. и последний не вызывает рефлекса. В оп. 2 производится та же комбинация в обратном порядке. Лампа зажигается во время существующего рефлекса на звук. Последний ослабевает во время комбинации очень постепенно и, спустя 10 сек., исчезает полностью. В опыте 3 производится сочетание индивидуального рефлекса на звук тонварнатора 200 кол. с электрическим раздражением (верхний сигнал — 6 см.). В опыте 4, четыре минуты спустя после опыта 3, делается такая же комбинация, как в опыте 1. Но на этот раз рефлекс не исчезает под влиянием света; он только становится слабее.

Д. Проприоцептивные рефлексы.

Индивидуальные двигательные рефлексы образуются не только на раздражение внешних рецепторов, но и на проприоцептивные раздражения, т. е. на раздражение рецепторов мышц, сухожилий и суставов. Это явление было известно в лаборатории Павлова и Бехтерева. Пассивное поднятие ноги превращалось в индивид. сигнал к секреции или движению (Красногорский 235, Архангельский 26, Израэльсон 215).

При этом было доказано, что здесь важно именно проприоцептивное раздражение, а не раздражение кожи или раздражение глаза видом согнутой ноги. В данном случае проприоцептивное раздражение является первичным индивидуальным раздражением, и получаемые при этом индивидуальные рефлексы являются первичными проприоцептивными рефлексами. Проприоцептивные раздражения становятся индивидуальными также в том случае, если они возникают вторично под влиянием какого-либо рефлекторного движения. И это происходит при образовании каждого индивидуального оборонительного рефлекса, ибо каждый раз с основным раздражением *считается* не только индивидуальное раздражение, но и те проприоцептивные раздражения, которые возникают во время движения, вызванного первичным рефлекторным движением. Очень демонстративно проявляется индивидуальный оборонительный рефлекс на проприоцептивное раздражение, если два раза друг за другом раздражать ногу электрическим раздражением в момент опускания ноги. Собака следующий раз сейчас после опускания дает сильную общую реакцию: визжит, двигает головой и погами. Эта оборонительная реакция очевидно возникает в результате образования индивидуального оборонительного рефлекса на проприоцептивные раздражения, возникающие в момент опускания ноги (Беритов 74) (см. рис. 11).

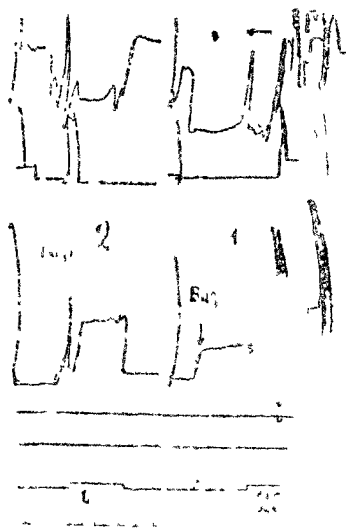


Рис. 11 „Боб“. 18. I. 1917
Образование оборонительного индивидуального рефлекса на вторичные проприоцептивные раздражения. В оп. 1 во время индивидуального звука 200 к. в 1 сек. два раза производится электрическое раздражение правой средней ноги, второй раз в момент опускания. Реакция прекращается после звука; в этот момент собака завизжала. В оп. 2 индивидуальный рефлекс на звук прекращается после звука, но сейчас же возникает новая сильная реакция: визг, сильная ориентация, общее движение.

Проприоцептивный оборонительный рефлекс в виде вторичного поднятия ноги сейчас после опускания иногда принимает вполне регулярный характер, если только электрическое

раздражение большей частью применяется многократно во время каждого сочетания. У меня электрическое раздражение продолжительностью 1—3 сек. повторялось трижды через интервал в 1—3 сек. Явление вторичного поднятия ноги особенно демонстративно получилось на „Безухе“, как показывает рис. 12.

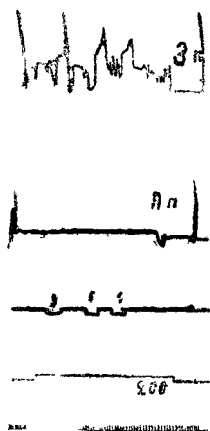


Рис. 12. „Безух“. 12. VI. 1918. Вторичный проприоцептивный рефлекс на задней правой ноге во опускание ноги Производится ряд раздражений левой задней ноги без индивидуального сигнала: сначала при 10 см. расст. кат., а затем при 8 см. Во всех случаях от электрического раздражения собака поднимает ногу и каждый раз после электрического раздражения она опускает ногу и затем вновь поднимает ее на некоторое время.

Но обычно такого рода вторичные рефлексы наблюдаются в первое время сочетания индивидуального сигнала с многократным электрическим раздражением. После нескольких дней работы рефлекс как на индивидуальный сигнал, так и на электрическое раздражение принимает характер сплошного длительного сгибания: нога после начального сильного сгибания удерживается более или менее в согнутом состоянии десятки секунд. На тех же самых животных при образовании рефлекса на данной ноге путем сочетания с однократным электрическим раздражением как индивидуальный рефлекс, так и эффект от электрического раздражения обычно протекают в виде одного или нескольких кратковременных сгибаний. Для иллюстрации приводим опыты на „Бобе“. Первоначально звук 200 к. в 1 сек. сочетался с однократным электрическим раздражением: эта работа продолжалась 1 мес. 20 дней и за это время было сделано около 500 сочетаний. В этот период работы характер рефлексорных реакций был в общем такой, как это было в первый день образования рефлекса (см. рис. 4). Но как только перешли к соче-

танию того же звука с трехкратным электрическим раздражением, рефлекс радикально изменился уже в первые дни этой работы: в первое время, сейчас же после опускания, собака вновь быстро поднимала ногу, сопровождая это визгом и общим движением. Затем визг и общее движение сходят на нет, поднятая же нога опускается не сразу, а постепенно. Вместе с тем

проприоцептивный рефлекс становится все длительнее и длительнее (см. рис. 6, 10).

Вторичные рефлексy несомненно не только всецело обуславливают последствие индивидуального рефлекса, но также должны в значительной мере благоприятствовать первичному рефлексу на первичное индивидуальное раздражение в смысле его усиления. При этом нужно иметь в виду и то, что вторичные рефлексy должны возникать не только в ответ на вторичные раздражения, но также непосредственно в ответ на первичное раздражение, именно потому, что вторичные рефлексy наступают всегда, после начала первичного раздражения.

Но, понятно, как для образования, так и вызова вторичных рефлексов не необходимы ни наличие первичного индивидуального раздражения, ни первичного оборонительного индивидуального рефлекса. Вторичные рефлексy могут образоваться и помимо них под влиянием повторных электрических раздражений (Беритов 74). Так, на „Муре“, в самом начале работы с ней, я пытался образовать рефлекс на звук тонвар. 310 к. 1 сек. путем сочетания с трехкратным электр. раздражением через длительные промежутки времени по 20—30 мин. Всего за день производилось 3—5 таких сочетаний; при чем каждый раз во время звучания электрическое раздражение повторялось через промежутки по 3—5 сек. При этих условиях индивидуальный рефлекс на вторичные мышечно-суставные раздражения образовался еще раньше образования первичного рефлекса на звучание. Электрическое раздражение стало давать рефлекс с длительным последствием уже на другой день опыта, тогда как звук 310 к. в сек. не производил никакой внешней реакции, даже ориентировочной на голове. Последняя, т. е. ориент. реакция, впервые вызывалась на звучание на третий день. На рис. 13 дается соответствующая иллюстрация из опытов на „Муре“. Опыт 1 дает тот момент, когда еще электрическое раздражение производило быстротекающие рефлексy, а оп. 2 — период образования проприоцептивного рефлекса с длительным протеканием. Здесь начальный сильный эффект прерывистого характера является прирожденным оборонительным рефлексом и возникает непосредственно от электрического раздражения, а последующий длительный эффект представляет собой индивидуальный оборонительный рефлекс, возникающий в ответ на вторичные проприоцептивные раздражения. Что этот длительный эф-

фект не зависит от звука, видно из того, что звук в отдельности не давал никакого эффекта (см. оп. 3), а электрическое раздражение в отдельности давало совершенно такие же эффекты, как в оп. 2.

Итак, при образовании индивидуального оборонительного рефлекса путем сочетания индивидуализируемого раздражения с многократным

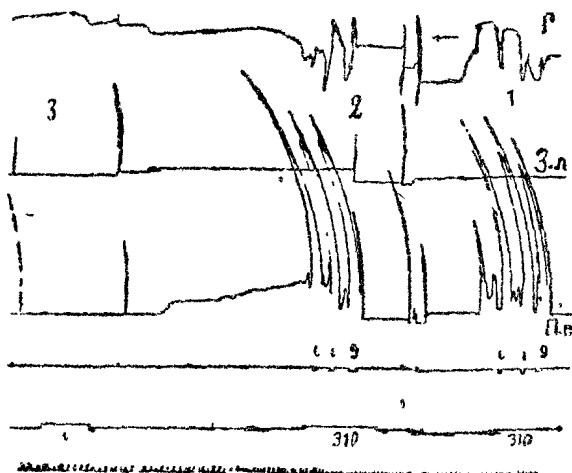


Рис. 13. „Мура“. 24. VIII. 1927. Образование проприоцептивного рефлекса на передней ноге путем применения трехкратного электр. раздражения. Второй день работы сочетания звука 310 к. в 1 сек. с трехкратным электрическим раздражением. В оп. 1 производится 4-ое по порядку сочетание, в оп. 2 — 7-ое В оп. 3 дается один звук 310 к., который не вызывает рефлекса.

электрическим раздражением наравне с индивидуальным оборонительным рефлексом на данное индивидуализируемое раздражение образуется индивидуальный оборонительный рефлекс на проприоцептивное раздражение вторичного происхождения.

В последнее время в anal. условиях опыта, Петропавловский развил на собаке длительный сгибательный рефлекс. Как в моих опытах, индивидуальное раздражение, а также основное электрическое раздражение производили длительное сгибание ноги, продолжающееся некоторое время после раздражения. Автор называет это мышечным тону-

сом, а в случае вызывания его индивидуальным раздражением — условным тоническим рефлексом (330). Но, как видно из произведенного выше анализа, это длительное сгибание есть по существу оборонительный рефлекс, вызываемый вторично индивидуальным путем, действием проприоцентивных раздражений. Собственно говоря, „условным тоническим рефлексом“ можно назвать только тот рефлекс, который был образован на почве настоящего прирожденного тонического рефлекса. В опытах Петропавловского нет ничего подобного. Длительное сгибание на электрическое раздражение, как уже указывали выше, само является индивидуальным рефлексом, да еще оборонительным.

Б. Ритмические рефлексы.

При определенных условиях двигательный индивидуальный рефлекс протекает ритмически. Нога много раз то опускается, то поднимается. Иногда фаза сгибания и разгибания следуют друг за другом довольно правильным ритмом во все время индивидуального сигнала. Но редко опускание является полным. Новое поднятие начинается еще раньше, чем нога соприкаснется с подставкой. Часто первые опускания бывают сильнее, чем последующие. От этого размах движений постепенно уменьшается и в конце течение рефлекса становится сплошным.

Ритмическое течение рефлекса наблюдается в случае сочетания индивидуального раздражения с многократным электрическим раздражением и представляет собой следствие образования проприоцентивных рефлексов вторичного происхождения (Беритов 75). После того, как образовался ритмический рефлекс, он вызывается не только индивидуальным, но и основным электрическим раздражением. Но это бывает не всегда. На „Безухе“ электрическое раздражение производит сплошное поднятие ноги во все время электрического

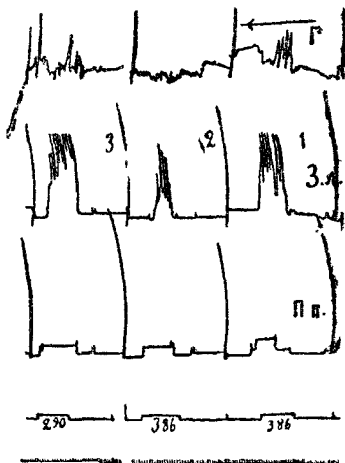


Рис. 14. „Белый“ 4. VII. 1918 г. Ритмический рефлекс на левой задней ноге в ответ на звук тонв. в 290 к. в сек. 5-ый день образования рефлекса. Генерализованное состояние. В опыте 1 и 2 ритмический рефлекс вызван необычным звуком 336 к. в сек, а в опыте 3 обычным индивид. звуком.

раздражения, в то время как индивидуальный рефлекс протекает ритмически (см. рис. 12). Но на другой собаке, на „Белом“, длительное электрическое раздражение производило такой же ритмический рефлекс, как индивидуальное раздражение (см. рис. 14). На „Бобе“ и „Муре“ картина реакции, после применения трехкратного раздражения, была иного характера: ритмический рефлекс получался только в самом начале, а затем уже шел непрерывный сплошной рефлекс (см. рис. 9, опыт 2).

Ж. „Рефлекс времени“.

„Рефлексом времени“ в лаб. Павлова называется индивидуальный слюнный рефлекс, который образуется в результате повторения основного раздражения — кормления в сочетании с индивидуальным раздражением или без него через строго определенный промежуток времени, измеряемый минутами (до 30 мин.). После 100—200 повторений слюнный рефлекс наступает сам собой без какого-либо сигнала к сроку основного раздражения. Это явление впервые наблюдалось Зеленым, применявшим основное раздражение каждые 10 минут (194). В промежутках животное нередко впадает в сонное состояние; но это не мешает наступлению рефлексов в срок, наоборот, оно благоприятствует ему. Рефлекс наступает только один раз после пред. основного раздражения, так что моментом отсчета времени является эффект, вызванный основным раздражением или соотв. индивидуальным раздражением (Феокритова 406, Стукова 385). Рефлекс времени в последнее время был получен также на черепахах. Именно Никифоровский образовал оборонительный рефлекс втягивания головы на промежуток времени 4 мин. Основное раздражение состояло в механическом раздражении головы (286).

Аналогичный рефлекс был образован мной на одной собаке. В качестве основного рефлекса был оборонительный рефлекс сгибания, вызванный электрическим раздражением кожи. Это раздражение каждый раз сочеталось со стуком метронома в обратном порядке: сперва начиналось электрическое раздражение правой передней ноги, спустя несколько секунд к нему присоединялся стук метронома, а спустя 10" оба раздражения кончались одновременно. Сочетание производилось через каждые 5 минут. Рефлекс на метроном не образовался и после 184 со-

четаний. Почему именно не образовался, об этом будет сказано ниже в одной из следующих глав. Но „рефлекс времени“ выступил явно после 40 сочетаний. Рефлекс состоял в том, что собака встряхивала головой, производила общее беспокойное движение, визжала и, наконец, поднимала правую переднюю ногу. Если в этот момент производить электрическое раздражение, то собака после электрического эффекта успокаивалась (рисун. 15). Но если электрическое раздражение не производилось, то беспокойное движение продолжалось минутами. Тоже наблюдалось по отношению к слюнным рефлексам в лаб. Павлова (Феофротова).

Павлов считает, что рефлекс времени, подобно последовательным рефлексам, образуется на след раздражения — в данном случае основного раздражения; причём этот след представляется, как состояние возбуждения. „Когда раздражитель прекращается, говорит Павлов, 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. С этой точки зрения можно понять как случаи рефлексов на перерыв раздражителя и следовых рефлексов, так и случаи рефлексов на время“ (318). Едва ли можно серьезно говорить о состоянии возбуждения, которое длится после раздражения на несколько десятков минут, и притом в такой активной форме, что любая степень интенсивности может быть сделана индивидуальным сигналом. Этому противоречит, напр., тот факт, что при образовании последовательного рефлекса не удается получить последовательный рефлекс, если индивидуализируемое раздражение предшествует активному более, чем на 2 мин. Если бы все дело было в следе от предшествующего раздражения, то последовательный рефлекс неминуемо должен был образоваться при таком интервале раздражений, ибо рефлекс времени может быть образован при интервале в 30 мин. В общей физиологии твердо установлено, что длительность возбуждения точно соответствует длительности внешнего раздражения. Раздражение кончается, кончается и возбуждение. Ц. н. с. может дать еще некоторое последствие, но оно прежде всего обуславливается постепенным вовлечением в сферу реакций все новых и новых нервных элементов в силу иррадиации возбуждения. Но это последствие обычно продолжается пол секунды или несколько секунд и оно имеет свое проявление на периферии в виде движения или секреции. Очевидно, объяснение, даваемое Павловым для образования рефлекса времени, не согласуется с общей физиологией, даже противоречит ей.

Один из учеников Павлова, Никифоровский (286), видно, не удовлетворяется этим объяснением Павлова. Он полагает, что время есть особый вид раздражителя, что „в ц. н. с. находится специальный анализатор временных связей животного с окружающей средой со своим особым центром времени“. Я себе не представляю и едва ли сам Никифоровский представляет себе ясно, что это за центр времени, что это за раздражение-время, где, напр., его рецептор!

При экспериментальном анализе образования рефлекса времени я пришел к следующему пониманию его происхождения. „Рефлекс времени“ образуется при условии применения основного раздражения, через один и тот же промежуток времени. В остальное время собака испытывает действие одной лишь обычной обстановки. В эту обычную обстановку входит не только вид

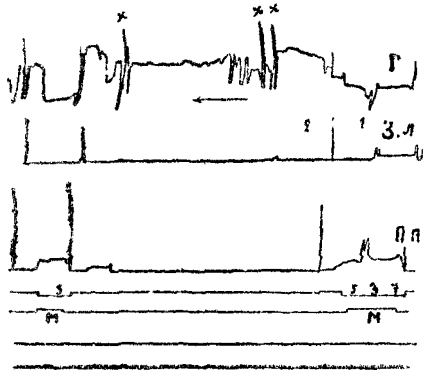


рис 15. „Боб“ 13. П. 1917 г. „Рефлекс времени“. 6й день работы. После 115 сочетаний. В опыте 1 дается сочетание основного электрического раздражения правой передней ноги (7-3-5 см.) в сочетании со стуком метронома. В опыте 2 дается поведение собаки в промежутке и к сроку. В течении первых 2х минут собака дремлет (поднягие кривой головы), затем пробуждается, встряхивает дважды головой (отмечено звездочкой), и при этом делает небольшое общее движение. Затем вновь засыпает еще на две минуты, на четвертой минуте пробуждается, встряхивает головой (звездочка) и затем поднимает правую переднюю ногу. На 5-й минуте происходит новое, обычное сочетание.

комнаты, но и стояние на ногах, связанное с целым рядом проприоцептивных раздражений, затем механическое раздражение кожи лямками и т. д. Видимо, эта обычная обстановка является индивидуальным раздражителем для „рефлекса времени“. Это видно, например, из того, что, если сначала образовать такой рефлекс в присутствии экспериментатора, а затем изолировать собаку от него в особую комнату, то существующий „рефлекс времени“ исчезает окончательно. Он вновь наступает лишь после новой долгой работы (Дерябин 158). Кроме того „рефлекс времени“ развивается по типу запаздывающего рефлекса: сначала индивидуальный „рефлекс времени“ наступает в промежутках, спустя некоторое время после предшествующего основного раздражения, и только постепенно начало рефлекса переносится к сроку основного раздражения; при этом, как при обычном запаздывающем рефлексе, так и здесь сонное состояние в неактивной фазе благоприятствует наступлению рефлекса точно к сроку. Если собака не засыпает и вообще находится в безполнойном состоянии, то в промежутке рефлекс наступает понемногу все время. Только он значительно усиливается к сроку.

Так было по крайней мере в моих опытах. Возникшее в промежутке беспокойное движение заметно усиливалось к сроку раздражения.

Был произведен специальный опыт образования запаздывающего индивидуального рефлекса на обстановку опыта. Имено, Клейтман и Крислер (228) регулярно вспрыскивали собаке морфин спустя 1-2 часа после установки в станок и тем вызывали секрецию слюны. Вспрыскивание происходило по одному разу в день. Уже после нескольких впрыскиваний слюна выделялась еще до вспрыскивания: в первое время понемногу, главным образом, во вторую часть срока, а затем сильнее и притом с самого же начала установки. Настоящий запаздывающий рефлекс не образовался, но признаки его были. Секреция усиливалась к концу срока. Повидимому этому было причиной то обстоятельство, что вспрыскивание производилось только раз в день и такая работа продолжалась на каждом животном 2-3 недели. Этот опыт Клейтмана и Крислера тем только отличается от обычного опыта образования „рефлекса времени“, что у этих авторов началом индивидуального раздражения—действия обстановки является момент установки в станок, а в опытах на время—применение основного раздражения.

IV. Изменчивость индивидуально-приобретенных рефлексов.

1. Угасание индивидуальных рефлексов.

Индивидуальный рефлекс при повторении друг за другом, без сочетания с основным раздражением, ослабевает и затем исчезает, по термину Павлова угасает (Бабкин 29, Перельцвейг 323). При угасании рефлекса меняется не только интенсивность его, но и скрытый период: последний удлиняется. Чем прочнее индивидуальный рефлекс, тем дольше его надо угасать. Слабые и молодые рефлексы угасают быстрее старых и сильных.

Так, например, в моих опытах на одной старой лабораторной собаке „Квик“, которая давно уже привыкла подолго стоять в станке, первый индивидуальный оборонительный рефлекс на ноге (на звонок) образовался после трех сочетаний. Он состоял в общем движении животного, кратковременных поднятиях ноги и повороте головы налево. После четвертого сочетания был Инд.-приобр. деятельность.

испытан рефлекс на угасание. Индивидуальный раздражитель — звонок повторялся через 2-3'. Первые два раза звонок дал обычный рефлекс, а третий раз только небольшое движение головы. Второй раз рефлекс угасался в тот же день после 14 сочетаний. Теперь пришлось повторить звонок 10 раз, и всетаки рефлекс не угас полностью. Звонок все еще вызывал ориентировочное движение и визг. На другой день вновь было испытано угасание после 27-го сочетания с электрическим раздражением. Теперь рефлекс на ногу не угас и после 30 повторений через 1-2'. Но, если рефлекс достиг большой прочности, тогда нужно применять индивидуальное раздражение сотни раз в течении многих дней без единого сочетания с основным, чтобы получить полное угасание рефлекса. (См. гл. о происхождении угасания). Индивидуальные слюнные рефлексy угасают значительно быстрее оборонительных. Обычно они угасают после 10 повторений. Нужно указать, что не только слюнные рефлексy, но и образованные на основе кормления пищево-двигательные рефлексy иногда угасают очень быстро. В одном эксперименте после пятимесячной работы с 300 сочетаниями собака шла на индивидуальный сигнал к кормушке только 5-8 раз без комбинаций с едой (Абуладзе 2).

Далее, последовательные рефлексy, которые следуют спустя значительное время после индивидуального, угасают много быстрее совпадающих рефлексов (Добровольский 159). Это зависит опять таки от прочности последовательного рефлекса. Когда пищевое раздражение производится спустя 1 мин. и более после индивидуализируемого, и потому индивидуальный слюнный рефлекс является мало прочным, он угасает после одного-двух применений; но если инд. рефлекс довольно прочен, как было в моих опытах с обор. рефлексами, когда основное, электрическое раздражение следовало вслед за индивидуализируемым спустя 30", тогда он мог быть повторен до 7 раз.

Скорость угасания сильно зависит от состояния возбудимости коры большого мозга. Угасание происходит тем труднее, чем выше возбудимость. При этом не имеет значения, чем повышение возбудимости вызвано: каким либо сильным посторонним раздражением, рубцом в мозгу, легким утомлением или по иной причине. Так, в опытах Абуладзе из моей лаборатории угасание пищево-двигательного рефлекса затруднялось при легком утомлении (21), в опытах Башмурина и Мюльберга.

из лаборатории Зеленого на оперированных собаках с эксципацией всего одного полушария угасание оборонительного рефлекса произошло после 210-605 повторов (37).

При угасании падение интенсивности индивидуальных рефлексов происходит волнообразно, как это бывает с прирожденными рефлексами при утомлении. После того как рефлекс более или менее ослаб, он впоследствии то наступает, то нет. Это волнообразное падение наблюдалось в моих опытах с двигательными рефлексами, а в последнее время отмечается и в отношении слюнных рефлексов (Крекс 233, Иванов-Смоленский 213 и др.).

Индивидуальный рефлекс угасает точно также сам собой от длительных перерывов. При этом, чем слабее, чем моложе рефлекс, тем он скорее угасает. Так, в моих опытах, рефлекс, который только что образовался после первого дня работы, не передается через 1-2 дня на третий и четвертый день, в то время как хорошо развитый старый рефлекс сохраняется месяцами.

Любой индивидуальный рефлекс может угаснуть и от разового применения индивидуального раздражения, если последнее является длительным. Так напр., в моих опытах если продолжать индивидуальное раздражение долгое время, то даже наиболее прочный рефлекс удерживается только некоторое время, не более нескольких минут, и затем постепенно ослабевает, угасает. Но такое угасание никогда не является абсолютным. Если раздражение прекратить и вновь его произвести спустя несколько минут, то рефлекс наступит с новой силой. (См. об этом ниже главу об угасании).

Индивидуальный рефлекс угасает сам собой, если угасить какой-либо другой однородный индивидуальный рефлекс (Бабкин 29, Зеленый 194). Однородными рефлексами называются такие рефлексы, которые образуются путем сочетания с одним и тем-же основным раздражением: с одним и тем-же пищевым веществом, или электрическим раздражением одного и того же участка кожи. Это явление угасания называется в лаборатории Павлова вторичным угасанием. Чем прочнее первично-угашаемый рефлекс, тем сильнее вторичное угасание другого рефлекса. Но вторичное угасание характерно отличается от первичного угасания. Через некоторый промежуток времени вторичное угасание проходит бесследно в то время, как первичное угасание проходит только частично.

2. Восстановление индивидуальных рефлексов.

Если угасание рефлекса было разовое путем длительного непрерывного раздражения или путем повторения через короткий интервал, то он может восстановиться сам собой спустя некоторое более или менее значительное время отдыха. Если же рефлекс угасался систематически подряд несколько раз без единого подкрепления основным раздражением, то отдых не достаточен для полного восстановления рефлекса. Для полного восстановления необходимо многократное сочетание с обычным основным раздражением (Перельцевейг 323). Восстановление может быть получено от применения одного основного раздражения, путем вызова какого-либо однородного рефлекса, или путем применения какого-либо постороннего необычного раздражения (Бабкин 29, Завадский 188, Подкопаев 338), но это восстановление не будет полным и окончательным. После такого восстановления рефлекс удерживается всего только несколько минут и затем вновь угасает.

3. Отношение индивидуальных рефлексов к посторонним необычным раздражениям.

Индивидуальный рефлекс чрезвычайно чувствителен к посторонним раздражениям. Всякое постороннее раздражение ослабляет и даже устраняет индивидуальный рефлекс, если только оно является необычным для той обстановки, при которой образован данный рефлекс (Бабкин 29, Васильев 135). В лаборатории Павлова было доказано, что это явление находится в связи с ориентировочной реакцией животного (Бабкин 29, Розова 363). Необычное раздражение ослабляет рефлекс тем сильнее, чем больше ориентировочная реакция животного на это раздражение. Но, как известно, ориентировочная реакция на всякое необычное раздражение при повторении последнего ослабевает, а в конце концов исчезает совсем. Соответственно и строгательное действие данного необычного раздражения с повторением ослабевает и наконец исчезает. Так, например, на рисунке 16 дается иллюстрация влияния необычного раздражения: зажигания и потухания электрической лампы на индивидуальный рефлекс на звук 200 к. в 1" (оп. 1). Звук не дает рефлекса не только во время света, но и сейчас

после него. Рефлекс наступает лишь после перерыва в 20". Этот свет применялся многократно в этот день. Он в первое время вызывал ориентировочную реакцию, потом перестал давать ее. И вот на следующий день он уже не влиял на тот же индивидуальный рефлекс — на звук (оп. 2 и 3).

Если необычный раздражитель того же качества, как и индивидуальный, то он в состоянии устранить рефлекс даже тогда, если он не вызывает ориентировочной реакции. Это наблюдалось мной в отношении звуковых индивидуальных рефлексов. Например, при образовании рефлекса на музыкальный тон тонвариатора необычные звуки метронома действовали отрицательным образом на этот индивидуальный рефлекс все время как при первом применении, так и впоследствии. Таким образом, отрицательное действие необычных звуков на звуковой индивидуальный рефлекс не исчезает от многократного повторения.

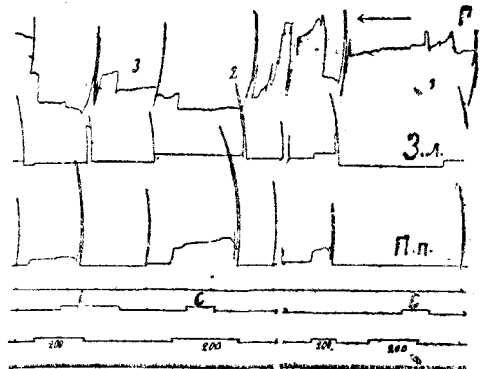


Рис. 16. „Боб“. 8. 1. 1917. Влияние постороннего необычного раздражения — света электрической лампы на индивидуальный рефлекс на звук 200 к. в 1". Опыт 1 показывает первое сочетание света со звуком. Оп. 2 и 3 дают случаи сочетания на следующий день, когда уже свет не давал никакой ориентировочной реакции. В первом опыте свет устранил индивидуальный рефлекс на звук, а в последних случаях он не повлиял на него.

Необычное раздражение действует отрицательным образом не только при совпадении его с индивидуальным раздражением, но и в том случае, если индивидуальное раздражение следует спустя некоторое время после него. Это отрицательное последствие проявляется тем сильнее, чем моложе рефлекс. В области слюнных рефлексов длительность отрицательного последствия может достигнуть многих минут (Миштовт 279-а, Былина 131). В таких же опытах над двигательными оборонительными рефлексами это последствие измеряется одной-двумя минутами. Но как только упрочивается индивидуальный

рефлекс, последний может быть вызван уже спустя несколько секунд после необычного раздражения.

Всякий раз необычное постороннее раздражение оказывает гораздо более сильное отрицательное действие на совпадающий ин-

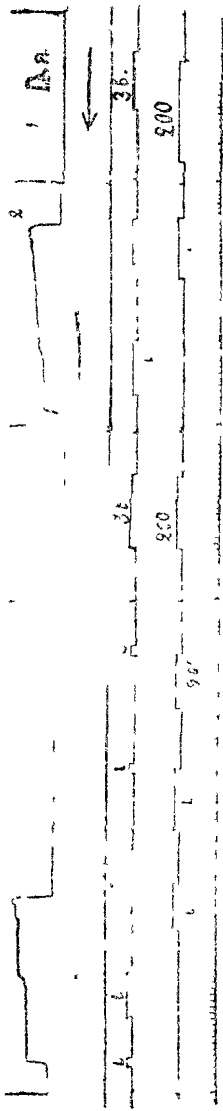


Рис. 17. „Боб“. Действие необычного раздражения электрического звонка на индивидуальный рефлекс правой передней ноги ба звук тона 200 к. в сек. В оп. 1 индивидуальное раздражение начинается после того, как ваталя звонка, и оно не дало рефлекса. В оп. 2 индивидуальное раздражение производится впервые, затем с-йчас же присоединяется звонок. Здесь индивидуальный рефлекс наступает. Он лишь немного ослабевает при повторении звонка. В оп. 3 оба раздражения производятся совершенно одновременно и не дают рефлекса. В оп. 4 звонок испытывался два раза по 1,5"; каждый раз к чему при соединяется индивидуальное раздражение, которое продолжается после него еще 10"; несмотря на это, рефлекса нет. Затем звонок испытывается во время последствие индивидуального рефлекса: первый раз он только немного ослабляет это последствие, а второй раз прерывает его

индивидуальный рефлекс, если оно начинается немного раньше индивидуального раздражения. При этом не имеет значения, насколько секунд раньше оно начинается. Но, если необычное раздражение происходит во время индивидуального, когда уже начался рефлекс, то отрицательное действие много слабее; оно проявляется через большой скрытый период и развивается с большой постепенностью. В иных случаях, в то время как при первом способе сочетания индивидуальный рефлекс устраняется полностью, при втором способе рефлекс может сохраниться без изменения (см. рис. 17). Это явление установлено было мною на индивидуальных оборонительных рефлексах и затем было подтверждено также совместно с Абуладзе и Брегадзе на индивидуальных пищеводных двигательных рефлексах.

Отрицательное действие необычных раздражений разного рода неодинаково. На собаке ориентировочная реакция на звуковое раздражение наступает сильнее и угасает менее быстро,

тем на другое раздражение. Сообразно этому звуковые раздражения действуют отрицательно дольше других. Относительно силы физиологического действия посторонних раздражений на собаку может быть принята следующая градация: сильнее всего действуют звуковые раздражения, слабее всего — термические и запаховые. Кожно-механические и некоторые световые раздражения занимают среднее положение (З а в а д с к и й 188, Р о з о в а 363).

1. Отношение индивидуальных рефлексов к дифференцированным раздражениям.

В лаборатории Павлова дифференцированными раздражениями называются те, которые в период генерализации производили рефлекс подобно индивидуальному, а впоследствии в период дифференциации перестали его давать. Обычно эти раздражители суть того же качества, как индивидуальный раздражитель. В большинстве случаев генерализация ограничивается только наиболее близкими раздражителями. Например, в моих опытах почти на каждой собаке при образовании первого рефлекса на звук тонвариатора другие звуки, как стуки метронома, звонок, а также более или менее отдаленные музыкальные тона иного тембра не давали рефлекса в стадии генерализации. На некоторых собаках отдаленные звуки того же тембра также не давали рефлекса в период генерализации.

Но как уже упоминалось, всякий раз второй рефлекс, который образуется путем сочетания с тем же основным раздражением, какое служило для образования первого рефлекса, генерализуется еще меньше. Значит, область дифференцированных раздражений чрезвычайно изменчива, но в общем очень мала.

В отношении дифференцированных раздражений было установлено, что они также оказывают отрицательное действие на индивидуальный рефлекс, и притом, чем ближе оно стоит к индивидуальному раздражению, тем сильнее это отрицательное действие (Зеленый 143, Эльяссон 450, Красногорский 235). Отношение этих раздражений в общем такое же, как и выше рассмотренных необычных посторонних раздражений. Для иллюстрации отношения дифференцированных раздражений приводится фиг. 18. В лаборатории Павлова находят основную

разницу в том, что отрицательное действие дифференцированных раздражителей не исчезает от их многократного примене-



Рис. 18 „Боб“. 20. II. 1917. Действие дифференцированного раздражения на индивидуальный рефлекс В оп. 1 сперва производится дифференцированный звук тонвариатора 512 к. в 1 сек, а три сек. позднее дается индивидуальный звук тонн. 200 к. в сек. Первый звук не дает никакой реакции, даже ориентировочной. Второй же производит обычный рефлекс — поднятие правой передней ноги и ориентировочную реакцию. В оп. 2 вновь дается индивидуальный звук, он теперь вызывает более сильный рефлекс, чем в предыдущем опыте. В оп. 3 сначала дается дифференцированный звук, затем присоединяется индивидуальный звук, который продолжается по прекращении дифференцированного звука еще 26 сек. Индивидуальный звук вызвал в самом начале только поднятие головы, но сейчас же собака постепенно опускает ее и начинает дремать. Затем делается перерыв индивидуального звука на 11 сек. После возобновления рефлекс опять не наступает. На этот раз индивидуальный звук продолжался 10 сек. и затем вновь делается перерыв на 22 сек. Теперь при возобновлении индивидуальный звук производит обычный рефлекс, но в более слабой форме, чем в предыдущем опыте. Между 2 и 3 опытом индивидуальный звук сочетался с электрическим раздражением. Этот опыт не был записан.

ния. Но, как указывалось выше, также не исчезает отрицательное действие необычных недифференцированных раздражений того же самого качества, как индивидуальный раздражитель.

Значит, между дифференцированными раздражениями и необычными посторонними раздражениями того же качества, как индивидуальный раздражитель, нет разницы в указанном смысле (см. об этом ниже).

5. Отношение одного индивидуального рефлекса к другим индивидуальным рефлексам.

В лаборатории Павлова не раз подвергалось исследованию отношение одного рефлекса к другим. Отношение однородных рефлексов друг к другу характерно отличается от отношения разнородных рефлексов. Разнородными рефлексами и называются такие рефлексы, которые образованы путем сочетания с разными основными раздражениями: разное пищевое вещество, раздражение разных конечностей. В случае однородных рефлексов совместное раздражение производит такой эффект, как одно из них в отдельности (Зеленый 194). Это обычно бывает, если оба рефлекса более или менее сильны, или один сильный, а другой слабый. Но если оба рефлекса предварительно были ослаблены, например, путем угасания, тогда при комбинации их получается настоящая суммация. Так получилось в моих опытах. (См. главу о происхождении угасания). Точно также может случиться, что совместное раздражение про-

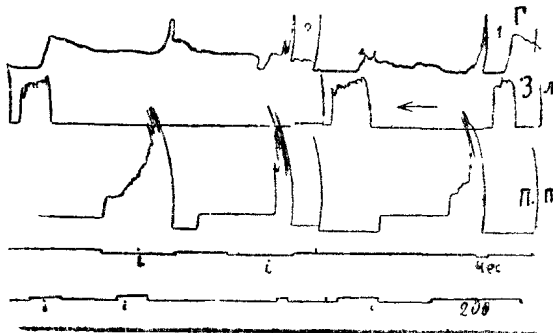


Рис. 19. Отношение индивидуального рефлекса к другим разнородным рефлексам. Один рефлекс — сгибание левой задней ноги на звук 200 к в 1 сек (200); другой рефлекс — сгибание правой передней ноги на чесание спины (чес.) В оп. 1 вызывается сначала рефлекс на звук. К нему присоединяется на короткое время чесание. Во время комбинации исчезает рефлекс задней ноги и сейчас же он наступает на передней ноге. Повторное звучание вновь дает рефлекс на левой задней ноге. В оп. 2 сначала вызывается рефлекс на чесание: сильное сгибание передней ноги. С ним на короткое время сочетается звук, что производит исчезновение рефлекса передней ноги, но при этом не наступает рефлекс на задней ноге. Такая же комбинация происходит второй раз, однако и теперь звук не производит своего рефлекса, но не устраняет существующий рефлекс на чесание. Третий раз дается звуковое раздражение в отдельности и оно вызывает обычный эффект на задней ноге.

при комбинации их получается настоящая суммация. Так получилось в моих опытах. (См. главу о происхождении угасания). Точно также может случиться, что совместное раздражение про-

изведет меньший эффект, чем одно из них в отдельности (Зеленый 194). В моих опытах это бывало, если предварительно один рефлекс угасить и потом только сочетать его с другим однородным рефлексом.

Разнородные рефлексy относятся друг к другу иначе. Одно индивидуальное раздражение действует всегда более или менее отрицательно на другой рефлекс. Это было доказано как на слюнных рефлексax (Егоров 165, Савич 366), так и опытами на двигательных оборонительных рефлексax. При комбинации обычно исчезает более слабый рефлекс. Но, если оба рефлекса одинаковой интенсивности, то могут исчезнуть оба рефлекса. (См. рис. 19). Однако бывает и так, что при этом условии наслушает как один, так и другой рефлекс вместе, но более или менее в ослабленной форме (Беритов 71, 47). Из взаимоотношений разнородных рефлексов обращает на себя внимание еще один случай: вскоре после одного сильного рефлекса в особенности в том случае, если он сочетался с основным раздражением, второй рефлекс извращается, он будет совершенно такого же характера, как первый. Это было замечено в области двигательных рефлексов как мной, так и в школе Бехтерева (Афанасьев 27, Жмыхов 206), а также в школе Павлова на слюнных рефлексax (Васильев 134).

V. Основные воззрения Павлова и Бехтерева на развитие и изменение индивидуально-приобретенных рефлексов.

1. Механизм анализаторов.

Именем анализатора обозначается сложный нервный механизм, который начинается на периферии каким-либо рецепторным аппаратом и кончается в ц. н. с., именно в высшем отделе ее — в коре больших полушарий. Его периферический аппарат служит для воспринимания внешних раздражений. Мозговой же конец его производит сложный процесс анализа воспринятых раздражений.

Прямыми опытами было установлено, что ушной анализатор собаки (анализаторы называются по имени воспринимающего аппарата: ушным, глазным, ротовым и т. д.) различает тончайшие тембры, мелкие части тонов, и притом в довольно больших пределах, доходя до 37 тыс. кол., почти как челове-

ческое ухо, которое различает тона до 40-50 тыс. в сек. (Андреев 10).

Одной из важнейших особенностей анализатора Павлов считает постепенность анализа. Данный анализатор вступает во временную связь сперва более общей, более грубой деятельностью, только затем путем постепенного дифференцирования — работа его становится тончайшей или мельчайшей.

По Павлову кора больших полушарий представляет совокупность мозговых концов анализаторов. То, что называется двигательной областью, тоже есть анализатор, который имеет отношение к рецепторам двигательных органов. Этот анализатор поэтому называется двигательным. Павлов считает наилучшим доказательством этого предположения следующий опыт: у животных образовывали индивидуальный слюнный рефлекс на проприоцептивное раздражение одного определенного сустава, вызываемое пассивным сгибанием, затем удаляли в коре соответствующую двигательную область (g. sigmoideus). После экстирпации слюнный рефлекс пропал (Красногорский 235). По Павлову двигательный эффект при раздражении коры есть тот-же рефлекс, он наступит как результат раздражения одного из рецепторных аппаратов, имеющих отношение к двигательным органам (311).

Каждый анализатор имеет в коре абсолютную центральную территорию, где „благодаря особенной конструкции (может быть более плотному размещению клеток, более многочисленным соединениям клеток и отсутствию клеток других функций) происходят, образуются сложнейшие раздражения (высший синтез) и совершается их точная дифференцировка (высший анализ)“. „Но данные рецепторные элементы (т. е. анализаторы) распространяются и дальше на очень большое расстояние, может быть по всей коре, при чем они теперь располагаются все неблагоприятнее, чем более удаляются от их центральной территории. Вследствие этого раздражения становятся все элементарнее и анализ грубее“ (311). Эта цитата из Павлова в одной своей части, которая касается синтетической функции анализатора, не совсем понятна. Под образованием сложных раздражений видимо следует понимать способность коры воспринимать сразу сложный комплекс раздражений, как одно целое. В лаборатории Павлова было поставлено несколько опытов в том направлении, чтобы выяснить, на какую сложность внешних раздраже-

ний собака может образовать индивидуальный рефлекс и на какую не может (Палладин 320, Бабкин 30-32, Фурсиков 424 и др.). Так, Палладин образовал точно дифференцированный слюнный рефлекс на такой сложный раздражитель, как охлаждение кожи плюс чесание кожи. Автор сочетал совместное действие обоих раздражителей с вливанием соляной кислоты, а действие охлаждения и чесание в отдельности пробовал много раз без сочетания. Спустя некоторое время охлаждение не давало совсем рефлекса, чесание давало более слабую секрецию, чем оба раздражения вместе. Таким образом, собака дифференцировала сложный раздражитель от его компонентов. Бабкин образовал слюнный рефлекс на последовательный ряд из четырех тонов духового каммертона. Спустя некоторое время животное не реагировало совсем на обратное следование этих тонов. Даже перестановка тонов в ряде звуков не вызывала такой реакции, как обычный восходящий ряд.

Подобные опыты были поставлены в лаборатории Бехтерева. Так, сотрудник Платонов (322) образовал двигательный рефлекс на одновременное воздействие света и звука. В начале свет и звук в отдельности точно также производили рефлекс. Но впоследствии только совместное действие их давало индивидуальный рефлекс. Из этого ряда опытов Палладина, Бабкина, Платонова и др. ясно видно, что собака владеет способностью синтезировать из одновременных и последовательных компонентов единое сложное раздражение.

В новейших работах школы Павлова доказывается, что дифференциация компонентов основывается на торможении, на образовании на них отрицательного рефлекса. Именно, авторы заключают это из того факта, что неактивные компоненты, подобно дифференцированным раздражителям, обнаруживают отрицательное последствие (Иванов-Смоленский 214-а). Затем авторы наблюдали, что при образовании комплекса из активных компонентов, последние с укреплением рефлекса на комплекс перестают быть активными (Яковлев 451).

Далее, опытным путем было доказано, что синтетическая деятельность коры большого мозга собаки значительно уступает человеку (Иванов-Смоленский 210, Фурсиков 424). Так, Иванов-Смоленский образовал у собаки слюнный рефлекс на следующий ряд звуков: шум, низкий тон, высокий

тон и звонок; было сделано до 500 комбинаций с едой. Те же звуки в измененном порядке следования — перестановка средних членов — были испытаны 200 раз без сочетания с едой. Но они все время точно также производили рефлекс, как в обычном порядке. Затем автор образовал индивидуальный двигательный рефлекс на человеке на такое же сложное раздражение. Оказалось, что здесь уже после 7 проб эти звуки при измененном порядке следования перестают вызывать рефлекс. Из этого опыта вытекает, что синтетическая способность собаки значительно уступает таковой у человека.

Нужно заметить, что Павлов высказывается о синтетической деятельности коры большого мозга не вполне ясно. Он удовлетворяется общими замечаниями. Одно общее замечание мы уже цитировали выше. В другом месте Павлов выражается следующим образом: „А ведь этот синтез и анализ исчерпывают все поведение животного. Для того, чтобы быть в равновесии с окружающим миром, надо, с одной стороны, как анализировать, так и синтезировать этот мир, потому что мир действует не только в виде простых агентов, но и в виде сложных комбинаций их, а с другой стороны, анализировать и синтезировать соответствующую деятельность организма“ (316).

Бехтерев высказывается также о синтетической деятельности коры большого мозга: „Не менее, если не более, характерную особенность деятельности высших центров я вижу в том процессе, который я называю избирательным или сочетательным обобщением. Последнее сводится к синтезу или объединению различных внешних раздражений в смысле ответа на два или несколько различных раздражений одной и той же реакцией и установлению тем самым отношения смежности между внешними раздражениями. Словом, не только анализ, но и синтез составляют неотъемлемую принадлежность высших функций нервной системы“ (95).

Итак, как Павлов, так и Бехтерев считают синтез, подобно анализу, за основную функцию коры большого мозга.

Ввиду того фактического положения, что как аналитическая, так и синтетическая деятельность обе одинаково свойственны коре большого мозга, я считаю совершенно неподходящим термин Павлова анализатор для корковых областей, ибо этот термин указывает только на аналитическую функцию коры мозга.

Бехтерев предлагает называть корковые области „сочетательно-рефлекторными“ (102), но я считаю и это название неподходящим. Под сочетательным рефлексом Бехтерев понимает индивидуальный рефлекс. Между тем кора большого мозга участвует не только в производстве индивидуальных, но также врожденных рефлексов. Некоторые из последних, напр., многие ориентировочные рефлексы, обуславливаются исключительно деятельностью коры; многие врожденные оборонительные рефлексы и многие пищевые нормально протекают не без участия коры большого мозга. Я буду называть корковые области, как это принято в общей физиологии, соответственно с их отношением к тому или другому рецептору, зрительными, слуховыми, вкусовыми, обонятельными, экстероцептивными (кожными) и проприоцептивными (мышечными) воспринимающими областями.

По Павлову каждый анализатор занимает большую территорию коры, сливаясь на значительном пространстве с другими. Этот взгляд Павлова на распространение анализатора вытекает из прямых наблюдений; например, в отношении ушного анализатора было установлено, что на собаке не только удаление слуховой сферы по Мунку, но и гораздо большей территории, а именно всей задней половины полушарий, позади *g. submoideus* до вершины *fossa Sylvii* и дальше до самого основания, не уничтожает возможности образования индивидуальных рефлексов на отдельные тоны. У таких собак теряется только способность дифференцировать более или менее сходные звуковые комплексы друг от друга, напр., восходящий ряд тонов от нисходящих (Бабкин 32). Удаление задней половины в указанных пределах точно также не устраняет вероятности образования рефлексов на зрительные раздражения.

Далее по Павлову анализаторская способность от удаления части анализатора только грубеет, и притом тем больше, чем больше территории было удалено. Так, например, если слуховой анализатор поврежден за исключением небольшого остатка, то животное дифференцирует рефлексы только на интенсивность звука. Если от звукового анализатора осталось больше, тогда на животном можно образовать рефлексы отдельно на шумы и отдельно на тоны. Если повреждение еще меньше, то можно получить рефлексы на отдельные тоны, причем чем меньше повреждение, тем больше дифференцирующая или аналитическая способность,

т. е. тем более близкие тона животное отличает (Павлов 303, Бабкин 30—32).

То же самое наблюдалось по отношению к зрительному анализатору. Если удалить небольшую часть зрительного анализатора, тогда не образуются индивидуальные рефлексы на формы предметов, но можно образовывать вполне дифференцированные рефлексы на разную интенсивность света и на вид движущихся предметов. Если в зрительном анализаторе удалена более значительная область, тогда теряется способность и на образование рефлексов на движущиеся предметы. В случае же удаления всей зрительной области в обоих полушариях исчезает возможность образования рефлексов точно также на интенсивность света (Топоров 392, Кудрин 245).

В случае удаления всей коры больших полушарий у собаки индивидуальные слюнные рефлексы не образуются вновь, а существующие пропадают совсем. В лаб. Павлова Зеленый (198) имел одну такую собаку, которая жила после операции больше года. Он пытался образовать слюнной индивидуальный рефлекс на такой звук, который вызывал двигательную реакцию — движение головы, встряхивание ушами, путем сочетания со вливанием кислоты в рот, что производило обильное слюноотделение. Обычным способом эти раздражения сочетались 324 раза и, несмотря на это, звук не сделался индивидуальным сигналом, в отдельности он не давал слюнного рефлекса. Таким образом, на собаке без обоих полушарий индивидуальный рефлекс не образовался, не смотря на то, что как индивидуализируемое, так и основное раздражение вызывали значительную деятельность ц. н. с.

Но в последнее время Зеленому с Потыревым (204) удалось как будто образование индивидуального оборонительного рефлекса на сильный звук — свисток — после удаления коры обоих полушарий за исключением небольшого участка височной доли в основании мозга и еще над *corpus striatum* на левой стороне, причем он образовал только этот рефлекс. На зрение, запах, на прикосновение ему не удалось получить индивидуальные рефлексы. Точно также не развивался слюнной индивидуальный рефлекс. Все эти факты дают нам право предположить, что данный оборонительный рефлекс развился при посредстве остатков коры, а не помимо коры. Если бы подкорковые узлы или промежуточный мозг обладали функцией образования индивидуаль-

ных рефлексов, то едва ли эта функция могла выразиться исключительно в развитии оборонительных рефлексов на звуки.

Представление Павлова, что все большое полушарие есть совокупность анализаторов, иначе говоря — воспринимающих областей, не разделяется Бехтеревым (95). Он стоит на той точке зрения, что в каждой воспринимающей области имеются приводные отделы, которые воспринимают периферические раздражения, и отводные двигательные или секреторные отделы, через которые посылаются корковые импульсы к рабочим органам. Приводные отделы не возбуждаются электрическим током, а разрушение их производит утрату корковой реакции на раздражение соответствующего воспринимающего органа. Отводные корковые отделы возбуждаются током и вызывают под влиянием тока движение, сосудистый эффект или секрецию в соответствующих рабочих органах. Разрушение же отводных частей устраняет корковый эффект на соответствующих рабочих органах (Протопопов 346, Афанасьев 26).

Многие неврологи не согласны с тем положением, что вся кора больших полушарий состоит из анализаторов или воспринимающих областей и двигательных участков. По их мнению так обстоит только у низших млекопитающих. У высших млекопитающих, как обезьяна и человек, предполагается существование таких областей, которые не обладают воспринимающей функцией и не производят анализа внешних раздражений. У обезьян такие области занимают одну треть всей коры, у человека две трети. Вот этим областям авторы приписывают по преимуществу ассоциативные или сочетательные функции, а также образование единого психического, которое находит свое выражение в особом переживании предмета, понятия, мысли и т. д. (Блуменгау 106, К. Гольдштейн 152). Но подробно об этом смотри ниже.

2. Механизм временных связей.

Из факта образования нового рефлекса на какое-либо индифферентное раздражение, благодаря сочетанию его с деятельным, вытекает само собой, что при этих условиях между внешними раздражителями и деятельностью того или другого рабочего органа возникает определенная связь. Так как эта связь по существу временна и она развивается при определенных ус-

ловиях и держится, пока эти условия продолжают держаться то поэтому Павлов дал ей название временной связи. Она противопоставляется той постоянной связи, посредством которой происходят прирожденные реакции организма в ответ на воздействие внешнего мира. Образование временной связи представляется таким образом: „Если новое, ранее индифферентное раздражение, попавши в большие полушария, находит в этот момент в нервной системе очаг сильного возбуждения, то оно начинает концентрироваться, как бы прокладывая себе путь к тому очагу и дальше от него в соответствующий орган, становясь таким образом раздражителем этого органа. В противоположном случае, если нет такого очага, оно рассеивается, без заметного эффекта по массе больших полушарий“ (Павлов 267). Эта цитата взята из более ранних сообщений Павлова (1911 г.). Но на этом воззрении автор пребывает до сегодняшнего дня. Аналогичная цитата, приведенная во введении настоящей монографии о происхождении временной связи, взята из последних сообщений (1927 г.). По этой цитате происхождение временной связи, проще выражаясь, объясняется тем, что очаг сильного раздражения (т. е. возбуждения—И. Б) отвлекает к себе другие более слабые раздражения.

Почему именно происходит это явление отвлечения, благодаря каким физиологическим законам нервной деятельности, об этом Павлов не говорит. Но Бехтерев, который вполне разделяет эту точку зрения Павлова, находит возможным для этого закона следующее объяснение: „В возбужденной области происходит трата энергии, благодаря чему происходит как бы нарушение потенциала между соседними невозбужденными или менее возбужденными областями и более возбужденными, причем к последним притекают возбуждения из функционально-связанных с ними областей“. Эту энергию Бехтерев именуется „нервным током“. Но что такое этот нервный ток, об этом Бехтерев высказывается чрезвычайно неопределенно: „нервный ток является лишь производным явлением, представляющим собой квалифицированный вид раздражительности клеточной протоплазмы“. В основе нервного тока, по мысли автора, лежат процессы ионизации. Из рассуждений по этому вопросу видно, что этот нервный ток в конце концов тот же процесс возбуждения (95). Почему именно после одного или нескольких таких притяжений образуется временная связь с очагом сильного воз-
Инд.-приобр. деятельность.

буждения, Павлов не говорит ничего. Бехтерев высказывается и по этому поводу, но очень неопределенно: „Всякое новое возбуждение уже пробивается на прежнюю однажды пройденную дорогу, благодаря образовавшемуся пути наименьшего сопротивления“ (95). Временная связь по представлениям Павлова и Бехтерева образуется только от очага слабого раздражения, она может быть только одного направления. Только слабый раздражитель может стать индивидуальным сигналом определенной деятельности. Следовательно, по представлениям Павлова и Бехтерева не мыслимо образование временной связи от очага сильного возбуждения к слабому так, чтобы сильное раздражение становилось индивидуальным сигналом определенной слабой деятельности. „Направление раздражения (подразумевается процесс возбуждения—И. Б.), говорит Павлов, определяется относительной силой тех центров, которые взаимодействуют друг на друга“ (304).

По первоначальному учению Павлова все рабочие механизмы центральной нервной системы, которые управляют той или другой деятельностью организма, лежат вне коры большого мозга — в головном и спинном мозгу. Таковы, например, секреторные и двигательные аппараты, с которыми непосредственно связаны анализаторы. Значит, согласно этому утверждению, индивидуальный рефлекс осуществляется путем установления временных связей между корковыми анализаторами и некорковыми нервными центрами. Это представление о составе рефлекторной дуги не разделялось Бехтеревым; по его мнению в дугу индивидуального рефлекса входят кроме анализаторов или воспринимающих областей еще ответные корковые центры, напр. секреторные для слюнной секреции, двигательные для движения ног, для дыхания и т. д. [Протопопов (346), Афанасьев (26)]. Однако Бехтерев допускает возможность образования индивидуальных рефлексов без участия ответных корковых центров. Основываясь на опытах своего ученика Белицкого, он думает, что индивидуальный слюнный рефлекс на звуки и на свет должен происходить через ответные корковые слюноотделительные центры, слюнной же рефлекс — на вкусовые и запаховые раздражения помимо корковых, прямо через некорковые слюнные центры (195).

Характерно, что еще раньше, до создания Павловым своего учения о механизме сложно-нервной деятельности, один

из его учеников, Бабкин, в 1904 году считал необходимым участие вкусового анализатора, как высшего ответного коркового центра в слюнных индивидуальных рефлексах. Временная связь, по мнению Бабкина (29), устанавливается в пределах коры больших полушарий между вкусовой областью и другими высшими областями: слуха, зрения и т. д. Автор исходит из того соображения, что раз вкусовое раздражение каждый раз возбуждает высший центр, который несомненно существует в коре наравне с высшими центрами слуха, зрения и т. д., то временная связь в секреторных индивидуальных рефлексах не должна устанавливаться помимо этого вкусового центра.

Означенный взгляд поддерживался Бабкиным еще в 1911 году. Впоследствии же он видимо изменил его, ибо в книге своей о внешней секреции, писанной в 1914 году, он повторяет общепринятый взгляд Павлова (33).

В течение десятка лет после Бабкина, лишь немногие ученики высказывались за участие коркового вкусового анализатора в слюнном индивидуальном рефлексе. Так, Кашеринова (227) в 1908 году всецело применяет ту схему рефлекторной дуги, которая дается Бабкиным. Затем та-же схема, но несколько в менее определенной форме намечается Перельцвайгом в 1907 г. (323). Этот автор проводит аналогию между центром, который воспринимает ротовое, т. е. вкусовое раздражение, и известными воспринимающими центрами коры, как например, слуховыми, и находит, что воспринимающий ротовый центр является общим звеном для „условных“ и „безусловных“ слюнных рефлексов. Однако, логическая последовательность требует признания локализации ротового центра подобно всем высшим воспринимающим центрам в коре больших полушарий. Но почему-то автор этого вывода не делает.

Однако, в позднейшее время ученики Павлова, видимо, решительно склоняются в пользу неперменного участия вкусового анализатора, или так называемого в лаборатории Павлова мозгового конца ротового анализатора. По крайней мере, в некоторых диссертациях, например, Петровой 1914 г. (324) и Дерябина 1916 г. (158) признается вероятность того предположения, что временная связь в индивидуальном слюнном рефлексе устанавливается между анализатором индивидуального раздражения и мозговым концом ротового анализатора.

В новейшее время это мнение было подтверждено учениками Павлова экспериментальным путем. А именно Фурсиков и Юрман в 1925 (427-а) показали, что по удалении двигательной области на одной стороне не образуется оборонительный индивидуальный рефлекс на противоположной ноге путем сочетания с электрическим раздражением этой ноги. Если применять сильное электрическое раздражение, тогда на условный сигнал образуется оборонительная реакция. Но обычно она начинается движением неповрежденной стороны. Отсюда авторы заключили, что временная связь образуется исключительно между воспринимающими областями коры условного и безусловного раздражения. Но как постановку опыта, так и вывод нельзя считать оригинальным. Все это еще раньше было сделано в лаборатории Бехтерева (Протопопов, Афанасьев). В одной работе в 1917 г. Бехтерев совершенно определенно высказывается за образование рефлекса путем установления связи между воспринимающими областями различных функций (94). По его словам сочетательный рефлекс отдергивания задней лапы на звуковое раздражение образуется в результате установления связи между слуховым участком в височных долях, который возбужден звуком и тем воспринимающим участком коры в центральных извилинах, который возбуждается одновременно электрическим раздражением кожи задней ноги. Удаление этого участка достаточно, чтобы совершенно прекратить индивидуальный рефлекс. Высказанное здесь мнение Бехтерева точно такое, какое было Бабкина еще в 1904 г. и позднее у Петровой и Дерябина. Следовательно, сейчас я не вижу никакой разницы между воззрениями Бехтерева, с одной стороны, и новейшими воззрениями учеников Павлова, с другой стороны, относительно рефлекторной дуги индивидуального рефлекса. К этому еще нужно прибавить, что по отношению к слонным индивидуальным рефлексам Бехтерев даже в последнее время не отрицает возможности образования временных связей между корой и некорковыми частями мозга, именно в том случае, если удалены соответствующие ответные части коры большого мозга.

3. Закон иррадиации и концентрации возбуждения.

Павлов разделяет общераспространенное мнение, что возбуждение, раз возникши в полушариях, неизбежно распространяется, т. е. иррадирует в них (302). Автор называет иррадиацию первым законом раздражения. Правильнее было бы сказать, законом возбуждения. Павлов часто употребляет раздражение вместо возбуждения. Этой иррадиацией между прочим авторы объясняют образование временной связи и генерализацию индивидуального рефлекса. Именно возбуждение от индивидуализируемого раздражения, иррадируя в коре, не только достигает коркового очага основного раздражения, но и других корковых очагов во всей соответствующей воспринимающей области и даже распространяется за пределы ее. Благодаря этому к очагу сильного возбуждения от основного раздражения должны привлекаться возбуждения также из этих вторично возбуждаемых участков, отчего очаг сильного возбуждения вступает во временные связи со всеми этими участками. В результате близкие необычные раздражения через эти связи вызывают рефлекс, который поэтому становится генерализованным.

При дальнейшем изучении индивидуальных рефлексов это понимание иррадиации возбуждения оказалась недостаточным. Ведь генерализованное состояние, раз оно установилось, продолжается днями и неделями. Это противоречит понятию об иррадиации возбуждения, как вообще о быстропротекающем процессе. Поэтому, в противоположность данной выше иррадиации, которую авторы прозвали динамической, было выдвинуто совершенно новое представление статической иррадиации возбуждения (Анреп 15) или еще стационарной (Розенталь 359). По этому представлению существует особое состояние иррадиации возбуждения, которое является постоянным, неменяющимся в течении более или менее продолжительного времени и не зависит от периферического раздражения. Когда, например, образовался индивидуальный рефлекс на раздражение определенного участка кожи, такой же рефлекс вызывается и от других новых участков. По мере удаления новых раздражаемых участков от обычного величина рефлексов убывает. Вот это явление впервые привело Анрепа к мысли о статической иррадиации возбуждения. Именно автор предположил, что из очага индивидуального раздражения возбуждение распространя-

ется в коре больших полушарий и здесь оно удерживается более или менее долгое время, обуславливая тем самым генерализацию рефлекса.

Не может быть сомнения в том, что такое понимание иррадиации возбуждения в корне противоречит тому, что нам известно из общей физиологии нервной системы насчет иррадиации возбуждения. Последняя возникает и существует, пока есть периферическое раздражение, или пока центральный очаг возбуждения находится в действии. Означенное же генерализованное состояние продолжается все время, несмотря на отсутствие периферического раздражения, равно как какого-либо центрального очага возбуждения. Значит, функциональное состояние коры, которое обуславливает генерализацию, не должно представляться вообще возбуждением или иррадиацией возбуждения.

За генерализацией следует дифференциация рефлексов. Сначала более отдаленные необычные раздражители перестают давать рефлекс, а потом более близкие. Отсюда заключают, что иррадиация возбуждения, которая вызывает генерализацию, не сохраняется без изменения. Область распространения возбуждения постепенно ограничивается. Сначала иррадируемое возбуждение перестает достигать более отдаленных участков коры, а затем и более близких. Отсюда возникает понятие концентрации возбуждения. Итак, сначала происходит иррадиация возбуждения, затем его концентрация (Павлов 304, 310).

Далее авторы полагают, что эта концентрация возбуждения происходит не сама собой, а при помощи „дифференцировочного торможения“ (300). Именно, по их мнению с течением времени при повторении одного определенного индивидуального раздражения сначала в более отдаленных, а затем все в более и более близких участках коры вместо возбуждения возникает торможение. От этого сначала более отдаленные необычные раздражители, а затем, все более близкие перестают давать рефлекс; теперь эти раздражители вместо возбуждения вызывают торможение. Значит, дифференциация рефлекса достигается именно благодаря этому торможению. По этой причине данное торможение было названо дифференцировочным.

Однако при анализе других случаев иррадиации и концентрации возбуждения Павлов дает иного рода объяснение. Автор приводит такой факт из опытов Егорова: у собаки были образованы два слюнных рефлекса: сахарный, т. е. выработанный

ный путем сочетания с едой сахара, и мясной, т. е. выработанный на еде мяса. Если вскоре после сахарного (так мин. 5—10 спустя) попробовать мясной, то последний рефлекс окажется почти нормальной величины. Но при более поздней пробе мясной рефлекс окажется более или менее задержанным. Только на третьей и четвертой пробе он медленно будет достигать прежней силы. Даже на другой день мясной рефлекс может быть еще в известной степени задержан и окончательно оправится только на 3-й день. Автор объясняет так это явление: „Надо представить себе, что когда был применен сахарный рефлекс, этот последний, представляя собой рефлекс значительной силы, не удержался на клетках сахарного центра, а разлился по значительному району пищевого центра, т. е. раздражение от этого рефлекса оказывалось и в других отделах пищевого, вкусового центра. Поэтому, если вскоре после этого пробуются мясной рефлекс, то он дает эффект, ибо в мясном центре существует еще раздражение, разлитое из сахарного центра; но когда прошло известное время, начал действовать закон концентрации, раздражение начало собираться к сахарному центру, тогда этот сильный центр отвлекает раздражение из мясного центра и рефлекс этого последнего оказывается заторможенным“ (302). Из этой цитаты следует, что иррадируемое из сахарного центра возбуждение захватывает мясной центр. Это возбуждение продолжается многие минуты и даже часы. Оно лишь в течении дня и более с большой постепенностью само собой концентрируется около сахарного центра. Мясной рефлекс при этом не наступает, но не в силу подобного выше торможения, а благодаря отвлечению возбуждения из мясного центра к сильно возбуждому сахарному центру. Это явление также называется авторами торможением, но только в ином смысле. Здесь мы имеем случай так называемого внешнего торможения, о чем речь будет идти ниже.

Представление Бехтерева насчет иррадиации возбуждения при генерализации и дифференциации рефлекса буквально такое-же, как у Павлова. По его словам, вслед за „первоначальным распространением возбуждения следует в дальнейшем обратная волна торможения, которая, начинаясь с более отдаленных частей скалы родственных раздражений, постепенно достигает ближайших частей“ (38). Иначе говоря, постепенное ограничение волны возбуждения Бехтерев также объясняет

развитием торможения, ведущего к постепенной дифференциации рефлекса. „Таким образом, заключает автор, не в иррадиации и концентрации возбуждения заключается основной закон деятельности мозговой коры, не в них сущность самого процесса, а в правильной смене возбуждающих влияний тормозящими, и наоборот, тормозящих возбуждающими, причем иррадиация и концентрация являются лишь прямым следствием смены возбуждения или торможения“ (95).

В учении Павлова мы находим такие представления, которые развиваются Иорданом (Jordan 216-217), Укскулем (Uexküll 395) и их сотрудниками насчет нервных процессов высших беспозвоночных животных. Так, например, по Иордану, наравне с быстропротекающим процессом возбуждения у этих животных существует длительно протекающее активное состояние, которое у них также называется стационарным. Подобно тому, как стационарное активное состояние создает, согласно учению Павлова, вокруг себя область торможения, так точно по Иордану стационарное активное состояние регулирует состояние возбуждения других органов, то понижая, то повышая в них активное состояние. Вообще в своих учениях торможение покоится на непосредственном влиянии возбужденных областей друг на друга. Сам Иордан находит большое сходство своего учения с учением Павлова. Приведенные выше общие черты сходства обоих учений были указаны им. Но что любопытно, как свидетельствует Иордан, сам Павлов на Международном Конгрессе физиологов в Грбнингене заявил, что его попытка объяснить высшие нервные явления опирается на результаты исследования беспозвоночных животных!

Но я должен указать, что собственно говоря все сходство в учении Павлова и Иордана скорее терминологического характера, чем по существу. Для ясности я изложу представление Иордана о стационарном возбуждении и об его роли в координации движений. Под стационарным активным состоянием Иордан понимает непрерывное движение частичек протоплазмы, связанное с высоким обменом веществ в ганглиозных клетках высших нервных центров. Это активное состояние, подобно ваготонусу по отношению к сердцу, существует все время, но только степень его меняется от времени до времени и через это каким-то неизвестным образом высшие центры регулируют движения животного. Именно, „чем выше оно, т. е. активное состояние в нервных центрах, тем дольше должен быть также обмен веществ на периферии, тем возбужднее животное, тем живее спонтанное движение. Чем ниже активное состояние центров, тем больше исходящая из них координация тормозит соответ. явления на периферии“ (217). Иордан выработал себе это представление на основании такого рода фактов: если у улитки (*Amphixia* или *Helix*) удалить головной ганглий, то происходит понижение порогов периферического раздражения и наступают непрерывные неавтороможные движения; и, если удалить ножной ганглий, тогда ножка съезживается, затвердевает, т. е. наступает максимальный тонус. Отсюда автор заклю-

чает, что мозговые ганглии в норме находятся в таком пониженном активном состоянии, что они тормозят фазные движения, а ножной ганглий в норме тормозит тонус ножки. Далее, если в головном ганглие усилить активное состояние действием хлористого натрия, тогда животное становится более подвижным, если же, наоборот, смазать его кокаином и тем понизить его активное состояние, тогда животное перестает двигаться. Аналогичная картина получается при смазывании ножного ганглия хлористым натрием и кокаином: в первом случае тонус усиливается, а во втором ослабевает. Причем все это взаимодействие представляется не прямо между мускулатурой ножки и нервными центрами, а через периферическую нервную сеть ножки. Именно, автор полагает, что тонусом и движениями ножки непосредственно заведует периферическая нервная сеть, как вполне автономная система, а деятельность этой сети регулируется деятельностью вышележащих центров по довольно простому принципу: когда, например, в ножном ганглие активное состояние почему-либо нарастает, тогда оттуда активное состояние переходит на периферическую нервную сеть и вследствие этого на ножке тонус и движение становятся сильнее. Когда же в ножном ганглие активное состояние сильно понижается, или становится ниже уровня периферической сети, тогда, наоборот, активное состояние из этой сети переходит в ножной ганглий, и от этого ножка теряет тонус и способность к движениям, значит она тормозится. Вся эта концепция коротко обозначается гипотезой выравнивания расходуемой энергии.

Сравнивая эту гипотетическую концепцию Иордана с учением Павлова о взаимодействии центров, едва ли можно усмотреть что-нибудь общее по существу. Я здесь отмечу кардинальное расхождение в отношении движения энергии из одного центра в другой. По Павлову, когда какой-либо центр приходит в сильное активное состояние, то сейчас же ведет к уменьшению или полному понижению возбудимости, т. е. торможению всех окружающих пунктов, и даже привлекает к себе возбуждение из других физиологически менее сильных центров. У Иордана же как раз наоборот. Затем, по Павлову как „стационарное активное состояние“, так и быстропротекающее возбуждение одного центра ведет к торможению других, а по Иордану только „стационарное активное состояние“ участвует в регуляции активного состояния других центров. Я думаю, отмечаемая Иорданом и его учеником Сегааром (368) общность учения Павлова о высшей нервной деятельности млекопитающих животных и учения их о нервной деятельности беспозвоночных вытекает из недостаточной осведомленности этих авторов насчет учения Павлова.

4. Внешнее и внутреннее торможение.

По Павлову и Бехтереву всякое явление отрицания индивидуального рефлекса обусловлено торможением, причем в настоящее время признается два типа торможения: внешнее и внутреннее торможение.

К внешнему торможению относят отрицательное действие посторонних необычных раздражителей на индивидуальный рефлекс, затем действие электрического раздражения или какого-либо пищевого вещества на индив. рефлекс, или, наконец, одного пищевого инд. рефлекса на другой. Механизм этого торможения по словам Павлова заключается в следующем: „Если какой-нибудь другой пункт центральной нервной системы приводится в деятельное состояние соответствующими внешними или внутренними раздражениями, то это сейчас же ведет к уменьшению или полному исчезновению возбудимости центра нашего условного рефлекса, т. е. наш условный рефлекс слабеет или временно совершенно перестает обнаруживаться“ (305).

Как мы указывали выше, отрицательное действие, производимое необычными посторонними раздражениями, стоит в определенной связи с ориентировочной реакцией. Отсюда следует, что в создании внешнего торможения возбуждение центров, производящих ориентировочную реакцию, играют первенствующую роль. Чем сильнее ориентировочная реакция, тем сильнее торможение индивидуального рефлекса. То же самое следует сказать насчет тормозящего действия пищевого безусловного или условного раздражителя. Чем больше возбужден „пищевой центр“ путем данного раздражения ротовой полости, тем сильнее торможение последующего индивидуального слюнного рефлекса, образованного путем сочетания с каким-либо другим ротовым раздражением (Савич 366). Также действует разрушительное электрическое раздражение на слюнный рефлекс (Ерофеева 169). Во всех этих случаях, по учению Павлова, происходит одно и то же явление: сильно возбужденный центр тормозит другие центры и перетягивает к себе возбуждение из этих центров (292).

В этом понимании торможения, именуемого внешним, имеется несколько пунктов, совершенно непонятных с точки зрения общеизвестной физиологии нервной системы. 1) Совершенно непонятно, как деятельное состояние, вызванное каким-либо раздражением, может вызвать понижение возбудимости в соседних центрах. На основании общеизвестных фактов следовало бы ожидать как раз наоборот. Возбуждение должно irradiровать в соседние центры и тем самым повысить здесь возбудимость. 2) Далее, если допустить, что в определенных случаях

возбуждение от внешнего раздражения не иррадирует в соседние центры, что, наоборот, тормозит их, то тогда непонятно, каким это образом возбуждение „пищевого центра“ индивидуального рефлекса отвлекается к очагу внешнего раздражения. Тогда вообще не должно было происходить возбуждение „пищевого центра“ индивидуального рефлекса.

Павлов находит, что подобное внешнее торможение имеет место в области прирожденных рефлексов. Часто приводится всем известный факт Гольтца об устранении квакательного рефлекса при болевых механических раздражениях кожи [Павлов (304), Ерофеева (169), Дерябин (58)]. Но, как показал Шлоссер (447), в этом случае квакательный рефлекс прекращается потому, что он становится невозможным, благодаря замыканию голосового аппарата во время локомоции. Значит, мы здесь имеем дело с конкуренцией двух противоположных иннерваций в двигательных нейронах голосовых мышц: с одной стороны из координирующего аппарата квакательного рефлекса, который производит открывание голосового аппарата, а с другой из локомоторного координирующего аппарата, который вызывает его замыкание. Следовательно, здесь мы не имеем подавления деятельности координирующего аппарата квакательного рефлекса под влиянием локомоции.

Внутреннему торможению приписываются: угасание рефлекса (Коган 230), дифференциация его (Красногорский 235), запаздывание его (Потехин 345, Завадский -188), недействительная фаза последовательного рефлекса (Гроссман 155), отрицательные рефлексы (Лепорский 259-а) и сон (Павлов 313, Бирман 104). Во всех этих случаях основное условие для их наступления одно и то же: когда условное раздражение применяется некоторое время или постоянно (в последнем случае при совершенно определенном условии) без сопровождения безусловным, оно перестает давать рефлекс благодаря развитию внутреннего торможения. Характерной чертой внутреннего торможения Павлов считает его большую лабильность, так как все эти явления торможения устраняются под влиянием каких-либо посторонних раздражений, которые вызывают ориентировочную реакцию. Рефлекс перестает тормозиться, или, как говорят в лаб. Павлова, происходит расторможение заторможенных рефлексов.

Внутреннее торможение, каждый вид его, наделено свойством иррадиации и концентрации подобно возбуждению. Здесь, в процессе внутреннего торможения, это правило выступает, по словам Павлова, еще отчетливее и неоспоримее, чем в процессе возбуждения (305). Так, например, утверждают, что при угасании торможение впервые возникает в той области коры, которая воспринимает угасаемое раздражение, но отсюда оно иррадирует в другие воспринимающие области, а затем снова концентрируется в исходной воспринимающей области, исчезнувши на других местах (Горн 154). Особенно хорошо выступает это явление, по мнению авторов, при изучении угасания или дифференцировочного торможения на кожно-механическое раздражение. Если, например, образовать одинаковые слюнные рефлексы на раздражения разных кожных участков и дифференцировать раздражение одного участка, систематически повторяя его без сопровождения безусловным раздражителем, то после каждого применения дифференцированного раздражения будет происходить ослабление рефлексов с других деятельных участков кожи, причем с дальнейшего участка в большей мере, чем с ближайшего. В течении нескольких минут величина рефлексов будет возвращаться к норме и это произойдет тем раньше, чем дальше отстоит испытываемый участок от участка дифференцированного раздражения. Не только концентрация, но и иррадиация торможения происходит с большой постепенностью. В опытах Когана (230) полное торможение в отдаленной точке получалось на одной собаке через 20", а через 15" и 25" оно было уже слабее; у другой собаки полное торможение в отдаленной точке получалось только через 3 мин., а у третьей через 4—5'. Но только иррадиация угасательного торможения продолжается несколько меньше времени, чем концентрация: наиболее отдаленные точки освобождаются от торможения у первой собаки через минуту, а у последней спустя 15—20 минут.

Происходящее в период недействительной фазы запаздывающего и последовательного рефлекса внутреннее торможение также не остается на месте: оно иррадирует по всей коре, производя общее торможение коры. Сонливое состояние, наблюдаемое в этой фазе, рассматривается, как проявление этого торможения. „Сон, по выражению Павлова, есть торможение, распространившееся на большие районы полушарий, на все полушария и даже ниже—на средний мозг“ (313).

Однако, в самое последнее время выставляется новое представление, по которому иррадиация и концентрация не есть неотъемлемое свойство процесса торможения. Этим свойством он обладает только в определенных условиях. Так, например, Подкопаев (335) находит, что торможение не иррадирует во время „тормозного условного раздражения“: „Процесс внутреннего торможения, возникший в коре больших полушарий под влиянием тормозного условного раздражителя, остается строго концентрированным в очаге своего возникновения во все время, пока действует этот тормозящий раздражитель“. Наоборот, по его наблюдениям, в это время происходит повышение возбудимости на периферии очага процесса торможения. При этом автор совершенно не сознает, что эта новая концепция в корне противоречит существующему учению о внутреннем торможении. Автор делает свое заключение, например, на основании того факта, что при угашении одного рефлекса другой однородный рефлекс оказывается более или менее угашенным только в том случае, если он производится спустя некоторое время после угашения первого. Если же другой однородный рефлекс производится во время раздражения, на которое индивидуальный рефлекс перед тем был угашен, тогда первый ослабевает только немного, скрытый период даже, наоборот, уменьшается.

Кроме того предполагается, что, если образовать ряд сильных совпадающих рефлексов, торможение не распространяется, а остается в „узких строго локализованных границах“. Наличие возбуждаемых очагов сильно препятствует иррадации торможения. Благодаря этой особенности, можно образовать запаздывающий рефлекс, так что животное не будет впадать в сонливое состояние (Петрова 327, Павлов 313). Каждый раз, если в перемежку с этим тормозным раздражением вызывать какой-нибудь другой совпадающий или вообще сильный рефлекс и сочетать его с основным раздражением, сон исчезает, ибо наличие других возбужденных очагов препятствует распространению тормозного процесса (Павлов 313).

Подобно иррадации возбуждения, различают динамическую иррадиацию торможения, к чему относят явление иррадации угасательного торможения, дифференцировочного торможения, т. е. такой иррадации, которая происходит в течении нескольких минут. Кроме того признают статическую иррадиацию торможения. Это особенное состоя-

ние, которое создается вокруг дифференцированного очага возбуждения при дифференциации рефлекса, благодаря чему все близкие раздражения также производят торможение, подобно тому, как специально дифференцируемые раздражения (Фурсигов 421).

Природа внутреннего торможения представляется авторам чрезвычайно неясно. Павлов рассматривает внутреннее торможение, как явление истощения нервных элементов. „От продолжительного раздражения истощается данный пункт и в нем наступает как-то в связи с истощением состояние недейтельное, сна“ (т. е. внутреннего торможения—И. Б.). „Это состояние недейтельности в виде сна, происшедшее в данной клетке, не остается только в ней, а распространяется все дальше и дальше и, наконец, захватывает не только полушария, но спускается и на нижние отделы головного мозга“. Следовательно, нервные клетки, которые не работали, „переживают экстремно состояние, подобное состоянию работавшей, тратившейся клетки“ (313).

В возникновении внутреннего торможения при данных условиях Павлов видит определенную биологическую ценность. Этим торможением постоянно корректируется и совершенствуется сигнализационная деятельность больших полушарий. „Если в данное время сигнальный условный раздражитель повторно не сопровождается безусловно-деловым раздражителем, то он, как убыточный, напрасно вызывающий трату энергии, на время лишается физиологического действия“. Из этой цитаты, а также из других видно, что торможение не представляется активным процессом, требующим траты энергии подобно возбуждению. „За время тормозного периода, оставаясь свободной от работы, клетка восстанавливает свой нормальный состав“. Но в других случаях Павлов высказывается совершенно наоборот, что торможение, подобно раздражению, т. е. возбуждению, есть функция нервных клеток, представляет собой определенную фазу физико-химического процесса, происходящего в этих клетках под влиянием многочисленных раздражений. Но характерно, что безусловное раздражение, фактически более деятельное, по мысли Павлова благоприятствует переходу клетки в тормозное состояние в меньшей мере, чем всякое другое раздражение. Безусловный раздражитель даже задерживает торможение, вызванное другими раздражениями. Вся эта концепция внутреннего торможения полна противоречий: то оно

активный процесс, то оно абсолютный покой, то оно возникает от всякого более длительного и частого раздражения, то оно задерживается в своем развитии таким наиболее деятельным раздражением, как безусловный раздражитель.

Бехтерев, который принимает воззрение Павлова о внешнем и внутреннем торможении, высказывается о природе внутреннего торможения таким же образом, как Павлов. „Так, возбуждение того или другого органа приводит к утомлению, т. е. развитию в нем процессов торможения“ (95).

Ясно, как внешнее, так и внутреннее торможение ничего общего не имеет с известным в общей физиологии торможением. По внешнему состоянию общей физиологии торможение, как оно проявляется в прирощенных двигательных рефлексах, есть активный процесс. Подобно возбуждению торможение наступает быстро и быстро же проходит. Так же быстро, как возбуждение, торможение иррадирует из своего первоначального очага на другие части (Sherrington 438—439, Meltzer 273, Ухтомский 400, Беритов 41—42, 45).

В настоящее время многие авторы высказываются более определенно за активную природу торможения, считая его проявлением секреции особого тормозящего вещества в области нервных окончаний (Самойлов 366-а, Sherrington 443-а). Сверх того, объяснение внутреннего торможения содержит в себе глубокое противоречие: истощение или утомление одного пункта коры большого мозга, выражающее процесс торможения, распространяется на другие совершенно неработавшие клетки. Это противоречит всем известным фундаментальным свойствам живой системы. Правда, наступление сна в значительной мере облегчается утомлением. Но, конечно, здесь речь может идти не об иррадиации истощения или утомления из одной маленькой группы клеток, которая в течении нескольких минут возбуждается каким-либо внешним раздражением, например, одним музыкальным тоном. Если бы это было так, тогда нельзя было понять, почему наличие сильных очагов возбуждения мешает распространению торможения. В этом случае, рассуждая физиологически, истощение или утомление должно было быть много больше и тем самым еще скорее должен был наступить сон.

В одном из последних сообщений Павлов (314) рассматривает возбуждение и торможение с точки зрения изменений возбудимости в отдельных точках коры. Он считает возможным

представлять торможение как явление особой отрицательной возбудимости. Если условное раздражение перестает вызывать рефлекс по какой-либо причине, напр., в результате угасания, то оно превращается по Павлову в тормозящий акт. В этом случае по его словам корковые участки теряют свою прежнюю положительную возбудимость и приобретают новую отрицательную возбудимость. По существу это новое воззрение, конечно, совершенно не отличается от прежнего: отрицательная возбудимость представляет собой только новое обозначение понятия „состояние торможения“.

В последнее время в школе Павлова усматривают некоторое родство между внутренним и внешним торможением. К этому взгляду пришли исходя из общеизвестного факта, что, если какое-либо необычное раздражение регулярно сочетать с угасаемым положительным рефлексом, то угасание происходит скорее, а само необычное раздражение приобретает свойство отрицательного индивидуального сигнала, именно оно начинает устранять другой однородный рефлекс. Первоначально постороннее раздражение дает ориентировочную реакцию и так отрицает положительный рефлекс. В этом видят проявление внешнего торможения. Но это постороннее раздражение со внешним торможением не расстраивает процесса угасания, которое считается проявлением внутреннего торможения, а наоборот благоприятствует ему. Впоследствии же, когда постороннее раздражение устраняет положительный рефлекс, оно само не дает никакой ориентировочной реакции. В этом случае постороннее раздражение выступает, как условный тормоз, который считается проявлением внутреннего торможения. След., внешнее торможение не только не мешает внутреннему, но само превращается во внутреннее (Симкин 370, Скипин 371, Майоров 271, Петровский 329). К аналогичному заключению авторы приходят на том основании, что после раздражения ротовой полости отвергаемыми веществами можно наблюдать т. наз. парадоксальное изменение нервной деятельности (см. об этом ниже), как после угасания или дифференцировки, физиологическое действие которых представляется автором, как внутреннее торможение (Анохин 14). Но это заключение несомненно неправильно даже с точки зрения учения Павлова. Постороннее раздражение, дающее ориентировочную реакцию, устраняет, как известно, „условный тормоз“, дифференцировку. А это означает, что постороннее раздра-

жение со своим внешним торможением прекращает внутреннее торможение, растормаживает, как говорят в школе Павлова. А здесь по отношению к угасанию это же постороннее раздражение ведет совершенно иначе, не растормаживает внутреннего торможения, а, наоборот, усиливает его. Очевидно, эти явления не могут быть истолкованы согласно учению Павлова без противоречий.

5. Явление сукцессивной индукции.

Мы указывали выше, что смена генерализации рефлекса дифференциацией обуславливается по Павлову и Бехтереву тем, что вслед за иррадиацией возбуждения следует концентрация его, благодаря развитию внутреннего торможения вокруг коркового очага возбуждения индивидуального раздражения. Такое толкование, конечно, поневоле порождает вопрос, почему происходит так: почему возбуждение определенных точек мозга заменяется торможением? Павлов и его ученики думают, что это есть проявление особого закона контрастов нервной деятельности. Они предполагают наличие своеобразного закона, согласно которому возбуждение создает вокруг своего очага торможение (Павлов 304, Ерофеева 169). В последнее время это же предположение именуется „сукцессивной индукцией“ т. е. предполагается, что возбуждение центрального очага индуцирует вокруг себя торможение (Фуршиков 420). Термин „сукцессивная индукция“ была взята у Шеррингтона, которым он первоначально обозначил следующее явление из области прирожденных рефлексов: на децеребрированных животных с повышенным экстензорным тонусом раздражение в рецептивном поле сгибания ноги производит во время раздражения сгибательный оборонительный рефлекс, а после раздражения—усиленное тоническое разгибание той же ноги. Шеррингтон объяснил это индукцией возбуждения со стороны торможения в заторможенных во время раздражения разгибательных центрах (488, 441). Это мнение Шеррингтона не оправдалось при экспериментальном анализе данного явления. При некоторой небольшой децеребрированной ригидности усиленное тоническое разгибание после упомянутого выше раздражения наступает, если только положение головы по отношению к туловищу и положение лабиринтов в пространстве

Инд.-приобр. деятельность.

благоприятствует экстензорному тонусу раздражаемой ноги. Если же, наоборот, эти положения благоприятствуют сгибательному тонусу, тогда то же раздражение производит после сгибательного оборонительного рефлекса сгибательный тонус. На основании этого и целого ряда других фактов мною было сделано заключение, что смена противоположных рефлексов происходит не в силу какого-то особого закона индукции, присущей центральной нервной системе, а в силу того, что периферическое раздражение производит одновременно с оборонительными рефлексами — тонические. Оборонительные рефлексы протекают быстро и прекращаются вскоре после раздражения, тонические же рефлексы продолжают по прекращении раздражения еще некоторое время. Таким образом, алгебраическая сумма эффекта обоих рефлексов получается только во время раздражения. После же раздражения и по прекращении оборонительного рефлекса наступают тонические, благодаря их большой продолжительности (Беритов 43, 53, 63).

Ученики Павлова взяли гипотетическое предположение Шеррингтона и применили его к объяснению сложных явлений индивидуальной деятельности. Но и в этом применении они не вполне следовали Шеррингтону. Последний автор имеет в виду смену антагонистических процессов исключительно в одном и том же пункте мозга, в одних и тех же спинальных аппаратах. А у Павлова и учеников возбуждение или торможение одного пункта индуцирует противоположный процесс в других функционально связанных с ним пунктах мозга. Это различие в понимании сукцессивной индукции указывается и Павловым (314). Однако, впоследствии нашли и такие факты, к которым стали применять сукцессивную индукцию в точном смысле Шеррингтона (Фурсиков 422).

Авторы указывают на разные случаи сукцессивной отрицательной и положительной индукции. Так, Фурсиков находит, что ослабление индивидуального оборонительного рефлекса сейчас после оборонительного рефлекса, вызванного электрическим раздражением, есть проявление отрицательной сукцессивной индукции. Тот факт-же, что при запаздывающих рефлексах собака засыпает в недействительной фазе, а затем пробуждается с признаком общего легкого возбуждения: переминается с ноги на ногу, чешется, облизывается — авторы считают проявлением положительной сукцессивной индукции.

дии (422). Проявлением этой индукции считается также тот факт, что сейчас после дифференцированного раздражения условный рефлекс нарастает, а уже потом наблюдается его ослабление. Значит, дифференцировочное торможение сначала индуцирует возбуждение (Фурсиков 421, Кренс 234, Шасти 435). То же самое утверждает Подкопаев насчет угасательного торможения (335). „Дело, следовательно, говорит Павлов, представляется в следующем виде: для образования изолированных в коре очагов раздражения и торможения сперва требуется наличие соответствующих раздражений, но когда эти очаги образовались, для их поддержки, их прочности выступает индукция, как добавочный механизм“ (314).

Сукцессивная индукция кладется в основу всякой иррадиации и концентрации процесса возбуждения и торможения. „Когда в коре возникает какой-нибудь процесс, говорит Подкопаев, то сначала индукции—процесса обратного знака—или вовсе нет или она развита слабо, возникая при том на самой отдаленной территории. В этой фазе основной процесс, например, торможение, обладает максимальной иррадиацией. Затем, по мере повторения основного процесса, индукция делается интенсивнее и возникает уже ближе к исходному пункту основного процесса, иррадиация которого теперь стала меньше. Наконец, когда основной процесс, путем ряда повторений, сильно укрепился, мы имеем налицо индукцию, вспыхивающую в непосредственной близости к пункту основного процесса, который в этой стадии уже почти вовсе не иррадирует“ (333).

Сукцессивная индукция представляется автором, как временное, фазовое явление при установке новых отношений в нервной деятельности. Например, положительная индукция возникает после полного развития тормозного процесса и исчезает после его основательного упрочения (Павлов 317, Шасти 435). Но эта индукция иногда протекает волнообразно. Так, в период дифференцировки, т. е. образования дифференцированного торможения можно наблюдать несколько фаз: сначала положительная индукция, затем она исчезает и сменяется торможением, которое в данном случае именуется „последовательным“, наконец, вновь положительная индукция, которая вновь и окончательно сменяется последовательным торможением (Шасти). По Павлову все факты свидетельствуют, что не только в случае индукции, но вообще „изменения возбудимости различ-

ных пунктов коры под влиянием внешних раздражений, специально под влиянием торможения, происходят волнообразно как во времени на одном и том же пункте, так и в пространстве на разных пунктах в одно и то же время". Но эта волнообразность выступает не всегда, она то есть, то нет. Это, мол, говорит Павлов, зависит от разных факторов, от типа нервной системы, от установки новых отношений в коре под влиянием внешних раздражений, от вида установки.

Однако, очень часто авторы не находят там явления индукции, где она должна быть непременно по их представлениям. Так, Купалов (248), намереваясь изучить положительную и отрицательную индукцию, предпринял такой опыт. У него была собака с 5-ю положительными слюнными рефлексам и 4-мя отрицательными на кожно-механические раздражения. Приборчики для раздражения кожи, числом девять, были расположены от бедра до плеча, при чем каждый нечетный служил для положительного сигнала, а каждый четный для отрицательного. Автор предпринял четыре серии опытов: 1. После раздражения одного четного, отрицательного участка сейчас же раздражался другой четный. Нужно было ожидать положительного эффекта от второго раздражения в силу индукции от первого. Но ни разу второй участок не дал положительного эффекта. 2. После раздражения нечетного, положительного участка, испытывался четный, отрицательный участок (по 15 сек. каждый участок, рефлекс же был отставлен на 30 сек.). Нужно было ожидать укрепления отрицательного рефлекса (отрицательная индукция), но вышло так: существующая слюнная секреция в одних случаях ослабевала или даже сразу обрывалась, а в других случаях не менялась совсем. 3. Сначала раздражается один положительный участок, а затем сейчас же другой положительный участок (по 15 сек.). Здесь следовало ожидать уменьшения секреции на второе раздражение в силу отрицательной индукции, а вышло наоборот: почти всегда получалось резкое увеличение положительного эффекта. 4. Только в одной серии, когда положительный участок раздражался сейчас же после отрицательного, получался ожидаемый результат: положительный сигнал дал повышенный эффект—положительная индукция. Но я думаю, и в этом случае дело происходило как при последовательном возбуждении двух положительных эффектов: раздражение отрицательного участка производит повышение возбудимости в силу

иррадиации возбуждения в соседних рефлекторных дугах положительного рефлекса, тем более, что у отрицательного и положительного рефлекса некоторые элементы рефлекторных дуг являлись общими. Поэтому второе раздражение должно было производить повышенный секреторный эффект. По всему этому я нахожу, что данное исследование Купалова является хорошим экспериментальным опровержением сукцессивной индукции, как закономерного явления.

Обычно, после дифференцированного отрицательного раздражения увеличенная секреция на положительный сигнал наблюдается только в том случае, если последний сигнал следует вслед за дифференцированным раздражением, спустя же некоторое время или не действует совсем или даже, наоборот, уменьшает секрецию (Нарбутович 284, Иванов-Смоленский 214а и др.). Но и эта увеличенная секреция обуславливается исключительно своеобразными условиями опыта. В лаб. Павлова всякое взаимодействие индивидуальных рефлексов изучается при помощи отставленных рефлексов (отставление на 30 сек.), у которых скрытый период обычно является большим. Так, в опытах Нарбутовича в большинстве случаев скрытый период реакции на кожно-механическое раздражение, судя по приведенным протоколам, чаще всего был от 14 до 22 сек. Реже больше или меньше. При этом, чем длиннее был скрытый период, тем меньше было количество выделенной слюны, т. е. за остаток времени до срока еды выделялось тем меньше слюны. После дифференцированного кожно-механического раздражения, оно давало рефлекс с очень укороченным скрытым периодом: чаще всего через 1—3 сек. Сообразно с этим и слюнная секреция была увеличена, ибо до срока еды оставалось больше времени. Я думаю, что это ускорение секреции происходило от того, что дифференцированное раздражение производило повышение возбудимости в определенных корковых элементах, а именно, в корковых секреторных центрах и затем в корковых элементах, воспринимающих основное раздражение ротовой полости, которые участвуют в производстве положительных рефлексов.

В моих опытах с оборонительными или пищево-двигательными рефлексами мне не приходилось наблюдать что-либо подобное положительной индукции. Очевидно, потому что обычно мы работали совпадающими индивидуальными рефлексами.

Характерно, что Павлов и другие авторы все вышеприведенные представления о сукцессивной индукции и внутреннем торможении считают фактическими отношениями, а не интерпретацией этих отношений. О физиологической природе этих отношений Павлов выражается следующим образом: „Что до толкований (фактических отношений И. Б.), до представления их внутреннего механизма, то в этом отношении сейчас ничего определенного нельзя сказать, кроме того, что таковы свойства, общие и специальные, коры больших полушарий“... „Пока все остается темным и распространение тормозного процесса и явление взаимной индукции, и многие другие из вышеописанных явлений, а больше всего переход положительной возбудимости в отрицательную и обратно“ (314).

6. О фазовых изменениях корковой возбудимости.

Один из учеников Павлова, Разенков (350), заметил, что если дифференцированное раздражение непосредственно сменить положительным индивидуальным рефлексом, то это обстоятельство обуславливает определенное функциональное изменение п. н. с. Если у собаки были разные однородные рефлексy, то на другой день после означенного сочетания, все рефлексy оказывались исчезнувшими или наступали только намеки на них. Потом они стали давать рефлексy, но так, что сильные раздражители, которые раньше давали сильные рефлексy, теперь дают слабые эффекты, а слабые раздражители теперь стали давать сильные эффекты. А спустя много дней, рефлексy уравнились. Это явление впервые было отмечено Разенковым (цитиров. по Павлову 318), а затем и другими. Первая фаза изменения рефлекса, выражающаяся в падении силы всех рефлексов, называется тормозящей, вторая фаза парадоксального изменения силы рефлексов—парадоксальной. Последний термин взят у Н. Введенского, который называл этим именем одну из фаз парабноза, именно, когда более частое и сильное раздражение давало меньший эффект, чем более редкое и слабое раздражение. Третья фаза изменения, когда все рефлексy уравнивались, авторы называют уравнивательной. Вслед за этой фазой Разенков заметил еще одну фазу, когда максимальные условные рефлексy получились от раздражений средней силы, а от раздражений более слабой и более высокой силы рефлексy

получались значительно меньше или даже не наблюдалось никакого действия.

Однако, те фазовые изменения рефлексов, как это сообщает Разенков, отнюдь не являются характерными для так называемого „срыва“ корковой деятельности. Уже его ученик Чувачев (432), повторив опыты своего учителя, не вполне оправдал их. Он сначала образовал у одной собаки рефлекс на метроном 160 уд., звонок, свет и колодку, причем нормально метроном и звонок давали сильные рефлексy, а свет и колодка слабые. Но после дифференцировочного раздражения (80 ударов метронома) автор наблюдал то одну, то другую фазу изгращения. Вообще эти фазы наблюдались не всегда и не все подряд. Затем автор выработал условные рефлексy разной силы на раздражители одного качества: на слабый и сильный звонок, на слабый и сильный свет. И после метрономного дифференцировочного раздражения получалась та же картина: слабый свет и слабый звонок давало больший эффект, чем сильный свет и звонок.

Полное явление „срыва“ было описано Рикманом (354) в результате очень сильного внешнего раздражения, от чего собака рванулась вперед, поднялась на задние ноги, уперлась передними, загнула голову назад и так осталась неподвижной с затрудненным дыханием и напряженным состоянием всей мускулатуры. После такого сильного возбуждения всей нервной системы, все условные раздражители потеряли свое слюнотечное действие и вызывали бурную двигательную реакцию. Рефлексy появились лишь на третий день, но при этом слабые раздражители давали больше секреторного эффекта, чем сильные раздражители. Лишь на четвертый день установились нормальные отношения.

Однако, „срыв“ корковой деятельности отнюдь не всегда сопровождается фазовыми изменениями. Так, Соловейчик (375) наблюдал настоящий „срыв“ с полным прекращением рефлексов, когда он изменил обычно заведенный порядок следования индивидуальных сигналов в течении одного опытного дня на обратный порядок. На другой день уже при обычном порядке только первые два сигнала дали некоторый секреторный эффект, остальные дали нуль. Индивидуальная секреторная деятельность восстанавливалась медленно в течении девяти дней. Но, при этом, характерно, никаких фазовых изменений не на-

блюдалось. Как до „срыва“, так и после него метроном давал наибольший рефлекс, свет наименьший, а свисток и кожно-механические раздражения занимали среднее положение.

Точно также в моих опытах с оборонительными рефлексами „срыв“ индивидуальной деятельности часто наблюдался в связи с сильными электрическими раздражениями, в особенности в течении второго часа опытного дня, когда сабака беспокоится в станке и делает попытки к освобождению. В этот период сначала исчезают дифференцировки, но в некоторых случаях и все молодые индивидуальные рефлексы. Кроме того, нами наблюдалось ослабление и даже исчезновение индивидуальных оборонительных, а также пищево-двигательных рефлексов, образуемых по методу свободных движений, в связи с тонкой дифференциацией ближайших к индивидуальному сигналу необычных раздражителей, или компонентов из комплексного раздражения. Как в первом, так и во втором случае, чтобы восстановить оптимальную нормальную деятельность нужно было дать животному отдых в несколько дней и более. Но во всех этих случаях мы замечали только, что слабые, наиболее молодые рефлексы исчезали скорее старых, прочных рефлексов, и восстанавливались с течением времени позднее последних.

Отдельно парадоксальную фазу наблюдали, кроме Чукачева и другие авторы, напр., Анохин (14) наблюдая ее после угасания одного рефлекса на раздражение умеренной силы по отношению к другим однородным рефлексам. Более сильные рефлексы ослабевали больше слабых рефлексов (парадоксальная фаза); причем это наблюдалось как в том случае, когда индивидуальные раздражения были одного качества, так и в случае разного качества.

Для того, чтобы получить извращение рефлексов не необходимо, чтобы положительный рефлекс следовал непосредственно вслед за дифференцированным раздражением, как в опытах Разенкова. Авторы наблюдали извращение положительных рефлексов спустя несколько минут после него, т. е. во время последовательного торможения. Уже опыты Чукачева производились таким путем. Затем Виноградов (143) наблюдал парадоксальную фазу во время последовательного торможения. Наконец, Бирман (105) наблюдал парадоксальную и уравнительную фазу в период пробуждения от экспериментального сна. Именно, он усыплял собаку многократным применением диффе-

ренцированных тонов и затем пробовал сначала слабые индивидуальные раздражители, а затем сильные. Все рефлексы оказывались уменьшенными, но сильный раздражитель, испробованный после многократного испытания слабого, давал меньше слюны, чем было в предшествующем рефлексе на слабый раздражитель. Отсюда автор заключает о существовании „парадоксальной и уравнивающей фазы в нормальных физиологических условиях“.

Однако, впоследствии некоторые авторы не наблюдали у собак в связи с применением положительного сигнала вскоре после дифференцированного не только полного „срыва“, но и какого либо нарушения обычной картины нервной деятельности. Так, напр., Петрова (328), Строганов (383), Нарбутович (283), специально исследуя влияние дифференцировки, не получили тех характерных изменений, которые описал Разенков. Эти авторы объясняют свою неудачу характером нервной системы подопытных собак, что у них были собаки с „уравновешенной“, „сильной“, „деловитой“ нервной системой. Очевидно, собаки Разенкова и др. обладали „слабой“, „неуравновешанной“, „неделовитой“ нерв. системой. Характерно, что Нарбутович не наблюдал даже уменьшения секреции на следующий за дифференцированными раздражениями положительный раздражитель. У него, наоборот, получилось увеличение слюнной секреции на этот раздражитель.

В нашей лаборатории не раз удавалось наблюдать у собаки как длительное многодневное, так и кратковременное ухудшение вообще индивидуальной деятельности в связи с частым применением дифференцировки. Но при этом никаких фазовых изменений нервной деятельности в смысле четырех фаз Разенкова не приходилось замечать.

Точно также мы не наблюдали той или другой фазы в отдельности после применения какого либо положительного сигнала сейчас после дифференцировки, хотя такие опыты ставились на каждой собаке. Это, конечно, еще не означает, что наблюдения Разенкова и некоторых других авторов не отвечают действительности. Поэтому я считаю нужным высказаться по поводу наиболее типичных явлений „срыва“.

Прежде всего следует указать, что в опытах Разенкова и некоторых других авторов причины, приведшие к „срыву“ и его фазовым изменениям нервной деятельности, не имеют ни-

чего общего с наркозом и вообще с парабитическим действием внешних агентов на нервное волокно. Так, напр., в опытах Разенкова „срыв“ последовал после разовой смены неактивного дифференцированного раздражения активным. Оба раздражения являлись обычными индивидуальными раздражителями, один отрицательный, другой положительный. Ни в какой мере, как в отдельности, так и в следовании друг за другом, они не могли создать парабитическое состояние корковых элементов. Далее, этот „срыв“ наступает в своей развитой форме не сейчас-же после опыта и не в день опыта, а лишь на следующий день, т. е. спустя 24 часа после определенного внешнего воздействия и он продолжался в течении 10 дней. Такое фактическое положение ни в коем случае не может говорить за то, что в коре больших полушарий создано за время данного действия парабитическое состояние или что-нибудь подобное. Наконец, в эти дни все индивидуальные рефлексy на свет, звуки, кожно-механическое раздражение оказались совершенно подавленными. Очевидно, по мнению Павлова, Разенкова и др., вся кора должна была находиться в парабитозе. Между тем эта собака вне экспериментальной комнаты вела себя, как совершенно нормальная с массой определенных движений на свет, звуки и т. д. Да и в самой камере она двигалась и ела подаваемую пищу, как совершенно нормальная собака. Судя по этим фактам, кора не должна была быть вообще в состоянии парабитоза. Она функционировала нормально. Можно было думать, что специально те корковые участки впали в парабитоз, которые воспринимали индивидуальное раздражение. Но и для этого нет никакого основания. Нужно иметь в виду, что Разенков имел дело с кожным анализатором. Между тем рефлексy исчезли как на кожное раздражение, так и на свет и на звуки. Итак, не может быть никакого сомнения в том, что те характерные изменения рефлексy, какие наблюдаются во время „срыва“, ни в коем случае не могут быть обусловлены парабитическим состоянием нервных центров.

Собственно говоря, когда авторы пытаются охарактеризовать состояние центров собаки во время „срыва“, не считаются с настоящей концепцией Н. Е. Введенского насчет парабитоза нервного волокна (139). Все авторы, в частности Разенков, так представляют себе состояние коры больших полушарий: когда предлагают центральной нервной системе „до-

вольно трудную встречу раздражительного и тормозного процесса, с которой нервная система не может справиться, тогда получается „срыв“ и все последующие изменения нервной деятельности являются результатом „нарушения баланса между возбуждением и торможением“. При этом такое состояние нервной системы считается патологическим, резким заболеванием нервной системы, т.-наз., травматическим неврозом. Но характерно, это „заболевание“ в определенных случаях при повторении того же опыта, который его вызвал, не углубляется, а, наоборот, ослабевает. Так, в опытах Разенкова а второй и третий раз данный опыт произвел более кратковременное нарушение нервной деятельности, а четвертый раз не вызывал никаких нарушений. Автор думает, что „нервная система путем тренировки... приспосабливается к предъявляемым ей задачам“ (350). Это гипотетическое представление о „срыве“, об явлении „фазовых изменений нервной деятельности“, собственно говоря, не уясняет самого механизма происхождения их, т. е. физиологической природы, и ничего общего не имеет с учением Введенского о парабозе. Это есть лишь своеобразное формулирование фактов в терминах Введенского, но в гипотетических представлениях Павлова. Если бы к этим явлениям подходили иначе, а именно, с точки зрения общей физиологии ц. н. с., толкование этих явлений могло бы быть построено совершенно по иному.

Для примера я постараюсь проанализировать некоторые явления „срыва“ нервной деятельности.

Разенков, между прочим, наблюдал фазовые изменения вследствие экстирпации дуг. сог. *capitatus* левого полушария (351). В этом случае явление парадоксальной фазы он получал после необычного раздражения правого бока колюшкой, т. е. на стороне, противоположной оперированному полушарию. Собака приходила в сильное возбуждение и после этого метроном и другие индивидуальные раздражители производили сильные двигательные эффекты и слюна выделялась также больше. Также действовал в это время свет и покалывание левого бока. А вот свисток—сильный раздражитель—наоборот, производил слабый эффект. Автор объясняет усиление эффекта на слабые индивидуальные раздражения тем, что предварительное возбуждение от раздражения правого бока, суммируясь с существующим возбуждением в рубце, сильно иррадирует по коре и это в свою оче-

редь сильно повышает возбудимость вообще коры. Таким образом, „когда мы наносим тот или другой условный раздражитель, раздражитель этот падает на повышенную возбудимость соответствующего анализатора, в результате чего и получается большой эффект“ (351). Это объяснение точно отвечает общей физиологии и согласуется с нашими представлениями о работе коры мозга. Но вот то явление, что свисток дает не усиленный, а, наоборот, ослабленный эффект, объясняется уже согласно Введенскому: „Очевидно, в данном случае, говорит Разенков, мы имеем парадоксальную стадию нервных клеток“ (351). Значит, свисток как бы производит перераздражение или такое учащенное и усиленное возбуждение временных связей, которое ведет к их парализу, к уменьшению внешнего эффекта. Я думаю, что эта гипотеза требует доказательств, а автор не приводит никаких. Гипотеза дается исключительно по аналогии. Между тем явление просто можно объяснить тем, что свисток, как сильный раздражитель, дает сильную ориентировочную реакцию. Это производит в свою очередь еще большее повышение возбудимости в коре, а потому индивидуальный рефлекс должен был несколько ослабнуть, как это вообще бывает при действии необычного постороннего раздражения на индивидуальный рефлекс.

После ухудшения состояния собаки в связи с экстирпацией, Разенков получил индивидуальный рефлекс только на раздражение средней силы, а слабые и сильные не давали, а потом после второго эпилептического припадка—рефлекс вызывался только сильным раздражителем—свистком. Лишь после раздражения правого бока (поврежденной стороны) рефлекс вызывался и метрономом. Автор объясняет это явление уже другой гипотезой: „В рубце находится сильный очаг возбуждения, который и индуцирует торможение в других пунктах коры большого мозга, где слабые раздражители—свет, колодка и метроном 120 уд. не в силах преодолеть торможение, не смогут вызвать и возбуждение, а только самый сильный раздражитель—свисток это торможение преодолевает“. Прежде всего нужно отметить, что это объяснение противоречит вышеприведенному. Там возбуждение в рубце иррадируя в коре, повышает возбудимость последней, а здесь—возбуждение в рубце локализуется в рубце же и дальше не идет, а почему то создает торможение вокруг рубца. Я думаю, что с ухудшением состояния

мозга возбудимость понизилась и это обусловило исчезновение рефлексов на слабые раздражители и сохранение на сильный раздражитель.

Чукачев наблюдал описанные им парадоксальные изменения рефлексов в условиях сильного повышения возбудимости в коре большого мозга. „До метрономной дифференцировки животное было спокойно; начиная же со времени дифференцировочного раздражения собака совершенно меняется: чрезвычайно сильно визжит, неистово воеет, все тело животного судорожно подергивается, собака вертится в станке, скребёт лапой и выказывает чрезвычайно сильные явления общего возбуждения. При этом такое состояние животного наблюдается не только во время применения дифференцировочного раздражителя, но в некоторых опытах и в течении всех остальных раздражителей, прекращаясь лишь на время действия условного и безусловного раздражителя и снова возникая с прекращением подкармливания“. Очевидно, при таком состоянии собаки он должен был получить такое же парадоксальное действие индивидуальных раздражителей и по той же причине, как Разенков, на оперированной собаке с рубцом в коре мозга.

Я не пытаюсь объяснить самого основного наблюдения Разенкова, именно, наступление полного срыва на одной собаке после одной лишь быстрой смены неактивного дифференцированного раздражения активным индивидуальным сигналом. Я думаю, что здесь смена является одним из многих условий, и возможно, что она даже не является существенным условием. Вот, наприм., Соловейчик наблюдал исчезновение всех индивидуальных рефлексов, благодаря изменению обычного порядка их следования в течении опытного дня. Но разве все дело здесь в изменении порядка! Соловейчик сообщает, что он придерживался в течении двух месяцев исключительно одного нарочито заведенного порядка, при чем все это производилось в одной и той же обстановке. Заведенный порядок прочно, был связан с данной обстановкой. Таким образом, каждодневный отрезок поведения собаки в экспериментальной камере является одним неразрывным актом поведения с определенным комплексом временных связей. Соловейчик, подкрепляя индивидуальные сигналы в обратном порядке следования, тем самым заново перестроил существующие временные связи на новый лад, согласно новым условиям опыта, и тем способствовал к созда-

нию нового индивидуального поведения в экспериментальное время. Отсюда можно думать, что отсутствие индивидуальных рефлексов на следующий день уже при обычном порядке сочетания является результатом взаимного действия временных связей, образованных при том и другом порядке следования индивидуальных сигналов. В работе Разенкова нет подробных данных для такого суждения, а кроме него никто другой не наблюдал такого „срыва“ исключительно в связи с дифференцировкой и быстрым следованием за ним положительного сигнала.

Итак, в рассмотренных случаях мы имеем дело прежде всего с такого рода происхождением „срыва“: 1) он получается очень часто благодаря применению сильных раздражений в обычной обстановке опыта, в силу чего возбудимость ц. н. с. оказывается повышенной не только в первый день опыта, но и в следующие дни, ибо, начиная с этого дня, обстановка опыта делается индивидуальным сигналом к сильной оборонительной реакции (многократное сильное основное раздражение, сильное внешнее раздражение, операционное повреждение коры мозга); 2) затем „срыв“ получается в силу образования многочисленных временных связей противоположного характера, как это бывает при подкреплении индивидуальных сигналов в необычном для них следовании.

Мы не пытались сейчас проанализировать случаи „срыва“ в связи с угашением, или дифференциацией рефлекса или экспериментальным сном. Во всех этих случаях определенную роль играют обратные временные связи, о которых речь будет ниже. А потому и объяснение такого рода явлений „срыва“ мною будет дано ниже.

В заключение я должен указать на один методический недостаток в работах школы Павлова над изменением рефлекторной деятельности. Авторы судят о силе физиологического действия индивидуальных раздражителей по величине слюнной секреции. Такое умозаключение в корне не верное. Величина слюнной секреции, как и двигательной, зависит не только от силы самого раздражителя, но прежде всего от числа сочетаний, от условия сочетания с основным раздражителем, от количества уже образованных рефлексов. Подбрав соответствующие условия при любом индивидуальном раздражителе можно добиться большой двигательной или слюнной секреции. Но если

получится одинаковая величина секреции на разные раздражители, то это еще не означает, что мы имеем дело с одинаково прочными рефлексам. Прочность рефлекса определяется прежде всего числом сочетаний. При всех прочих равных условиях рефлекс окажется тем сильнее, чем больше было подкреплений. Только в случае одинаковости числа подкреплений и еще одинакового характера сочетаний прочность рефлекса может зависеть от характера индивидуальных раздражений, а также от того, который раз образуется данный рефлекс данным основным раздражением, первый раз или второй раз. Вот, например, в моих опытах на одной собаке после образования рефлекса на музыкальный звук тонвариатора Штерна 200 к. в 1 сек. был образован рефлекс на стуки метронома. Рефлекс образовался быстро и уже после немногих сочетаний стал таким же сильным по амплитуде и длительности, как рефлекс на звук 200. Мы имеем два рефлекса одинаковые по величине. Но прочность их была весьма разная. Под влиянием дифференцированного или другого внешнего раздражения метрономный рефлекс устранялся скорее, чем рефлекс на звук 200. Отсюда можно было заключить о „парадоксальном“ действии постороннего раздражения на данные рефлексы, ибо физиологическое действие ударов метронома можно считать выше музыкального звука 200 к. Но фактически все дело в том, что поступательные временные связи новообразованного рефлекса на метроном были менее развиты, чем старого рефлекса на звуки 200, а потому под влиянием постороннего раздражения деятельность их легче поддается отрицанию, чем более прочных связей старого рефлекса. В чем именно это отрицательное действие заключается, об этом я не буду говорить здесь. Этому вопросу посвящена ниже специальная глава.

В опытах учеников Павлова не принимались во внимание все эти сложные условия, а потому изменения рефлекторной деятельности под тем или другим внешним влиянием могли носить то парадоксальный, то уравнильный, то иной характер. А за отсутствием соответствующего экспериментального анализа этой сложной нервной деятельности они были принуждены прибегать к тому гипотетическому толкованию, которое было дано Введенским для объяснения эффектов нервно-мышечного препарата.

7. Принцип доминанты проф. Ухтомского.

В последнее время проф. Ленинградского Университета Ухтомский выдвинул одну теорию, которая должна регулировать всю нервную деятельность, всех этажей нервной системы. Она состоит в следующем: „Достаточно стойкое возбуждение, протекающее в центрах в данный момент, приобретает значение господствующего фактора в работе прочих центров: накапливает в себе возбуждение из отдельных источников, но тормозит способность других центров реагировать на импульсы, имеющие к ним прямое отношение“ (402). Эта теория была названа автором принципом доминанты.

Теория доминанты была впервые опубликована 19 апреля 1923 года, когда она была доложена Ленинградскому обществу естествоиспытателей. В этом же году появилась она в печати. С тех пор о ней писали много как сотрудники Ухтомского, так и другие. Теория имела решительный успех, так как на нее ссылаются и на нее опираются даже представители других школ, как, например, Шнирман (446) из школы Бехтерева. На нее указывают, как на явление высокого значения, психоневрологи, напр. Залкинд (191), Протопопов (347) и психологи, как Корнилов (232), и объясняют, опираясь на эту теорию, многие явления из области как врожденных, так и индивидуальных рефлексов.

Учение доминанты содержит известным образом два момента. Первый момент должен выражать общую черту деятельности ц. н. с., контрастность ее: на ряду с возникновением очага стойкого возбуждения в одних центрах, другие оказываются заторможенными в своей ближайшей работе. Вторым моментом является привлечение к доминирующему очагу возбуждения вновь возникающих возбуждений из самых различных центральных приборов, как синергических, так антагонистических.

Первый момент, а именно контрастность нервных процессов в центральной нервной системе, не является оригинальным. Эта же контрастность выставляется Павловым, как основной закон корковой деятельности. Этим объясняют Павлов и его школа дифференциацию рефлекса и целый ряд других явлений из области индивидуально-приобретенной рефлекторной деятельности.

Как доказательство „правила сопряженного торможения“ или контрастности первичных процессов авторы приводят известные факты из области антагонистических иннерваций скелетной мускулатуры. Так, напр., ими приводятся факты, подробно изученные проф. Ухтомским, что в моменты акта глотания и дефекации мышцы задних конечностей испытывают торможение. Это видно из того, что если во время глотания и дефекации раздражать электрическим током двигательную зону задних ног в коре больших полушарий, то на этих ногах наступают более или менее ослабленные против нормы, заторможенные движения. Этому явлению в свое время автор давал такую оценку: „Нет никакого основания ограничивать сферу реципрокной иннервации областью анатомических, механических антагонистов (сгибатели — разгибатели, абдукторы — аддукторы. И. Б.). В такие же реципрокные отношения могут становиться и другие, очень разобщенные между собой центры, когда они регулируют определенное состояние какого-нибудь органа“.

Я также имел случай наблюдать целый ряд аналогичных явлений. Так, при сильном раздражении задних корешков пояснично-крестцовой части спинного мозга (кошка), которое вызывает движение хвоста, вся мускулатура задних ног тормозится, т. е. одновременно с возбуждающей иннервацией мышц хвоста происходит тормозящая иннервация мышц задних ног, как синергистов, так и антагонистов. Затем, при раздражении тех же корешков было обнаружено, что когда движется основание хвоста, тогда происходит торможение верхушки его, и, наоборот, при движении верхушки тормозится основание (Беритов 67).

Во всех исследованных мною случаях, как и в опытах Шеррингтона и других, имеем дело с одновременным возникновением торможения и возбуждения в одних и тех же координирующих аппаратах спинного и головного мозга, и затем с одновременным влиянием торможения на одни двигательные органы, и возбуждения на другие. Не было ни одного случая, который бы указывал на то, что торможение от одного координирующего аппарата переходит на другие координирующие и через это тормозится деятельность последних. Правда, случается, что во время раздражения других рецептивных полей рефлекс на данном двигательном органе не наступает или ослабевает, в некоторой степени, но основанием для этого является не уменьшенная деятельность соответствующего координирующего аппарата. Инд.-приобр. деятельность.

рата, а заторможенное состояние двигательных нейронов для этого двигательного органа (Беритов 45, 64, Sherrington 438).

Авторы приводят еще другого рода наблюдения в подтверждение первого момента принципа доминанты. А именно, Виноградов (144) наблюдал, что при стрихнинном отравлении *partis brachialis* спинного мозга лягушки рефлекторная деятельность задних ног на раздражение кислотой ослабевает, а именно, удлиняется скрытый период реакции по методу Тюрка. На этом основании автор утверждает, что „одновременно с сильным повышением возбудимости в области передних конечностей сгибательный рефлекс задних конечностей... испытывает резко выраженное и закономерно развивающееся торможение“. Здесь я не буду касаться правильности фактического наблюдения. Как это видно из работы Беритова и Нивинской (55), возбудимость задних ног может совершенно не измениться при наличии сильного стрихнинного повышения возбудимости в плечевой области мозга. Стрихнинное отравление само по себе не вызывает возбуждения, а ведет за собой только повышение возбудимости. Если отравленное стрихнином спинномозговое животное (т. е. такое, которое не способно к произвольным или спонтанным движениям) поместить под колпаком, для того, чтобы не было над ним сотрясения воздуха и вообще была исключена возможность какого-либо механического раздражения, то животное умрет от стрихнинного отравления без единого судорожного движения (Baglioni 34). По воззрению Виноградова созданный стрихнином очаг повышенной возбудимости, подобно самому возбуждению, тормозит способность прочих центров реагировать на раздражение, имеющее к ним прямое отношение, что, конечно, абсолютно непонятно с общепедагогической точки зрения.

Следует еще отметить, что под „стойким возбуждением“, которое становится господствующим и через это производит торможение других центров, Ухтомский понимает не обычное возбуждение, протекающее ритмически, а то возбуждение, которое, по Введенскому, наступает в наркотизированном парабистотическом участке, как „стойкое, неколеблущееся возбуждение“. Автор в специальной статье выясняет все сходство „стойкого возбуждения“, становящегося доминантным с парабистотическим состоянием нерва. Он же указывает там на сходство его с тем длительным возбуждением (Dauererregung), которое Уэсколь имеет в виду в отношении беспозвоночных и которое именуется у Иор-

дана активным состоянием (Aktivitätzustand) нервных центров (404).

Но в учении Еведенского о парабозе „стойкое, неколеблущееся возбуждение“ есть гипотетическое представление, созданное им для объяснения того ненормального, предсмертного состояния, которое наступает в нерве под влиянием вредных агентов. Затем только он стал объяснять этой гипотезой всякого рода угнетение нервной деятельности, как периферическое, так и центральное. Он, например, объяснил так то явление угнетения, которое наступает от частых и сильных раздражений в нервно-мышечном препарате, а также в стрихнизированной рефлекторной аппарате. Между тем целым рядом исследований было выяснено с полной убедительностью, что явление угнетения в означенных условиях, а также все характерные явления парабозического участка зависят от рефракторной фазы: всякий раз, когда частота нервных импульсов под влиянием раздражения увеличивается в такой степени, что каждый новый импульс возникает еще во время относительной рефракторной фазы, неизбежно происходит ослабление нервных импульсов, а следовательно и ослабление периферического мышечного эффекта (Беритов в 69), Kato 224—226, Adrian 4, K. Lucas 263, Tiedemann 388 и др.). По всему смыслу фактического материала парабозическое или пессимальное состояние, т. е. то, что представляется Ухтомскому, как „стойкое возбуждение“, является ничем иным, как состоянием пониженной активности в результате пониженной возбудимости. В одном случае это состояние создается действием яда, а в другом, действием рефракторной фазы, т. е. неполным восстановлением возбуждаемой системы после каждого возбуждения. При таком понимании, конечно, „стойкое возбуждение“ господствующего очага, которое определяет все поведение организма, не может иметь ничего общего с пессимальным или парабозическим состоянием нервной системы.

В учении Иордана и Уксюля под длительным возбуждением подразумевается активное состояние, совершенно отличное от обычных явлений возбуждения. Как уже указано выше, школа Иордана полагает, что когда высший центр приходит в такое активное состояние, тогда наблюдается усиленное возбуждение низших соподчиненных центров, когда же, наоборот, высший центр лишается „активного состояния“, тогда другие центры оказываются заторможенными. Следовательно, согласно учению Иордана, „стойкое возбуждение“ одного центра является причиной усиленной деятельности других центров, а по учению Ухтомского происходит как раз наоборот. Правда, один из учеников Иордана—Сегар (368) описывает и такое явление, когда „активное состояние“ одного центра является поводом торможения других. А именно, он наблюдал, что у ракообразных это усиленное „активное состояние“ головного или подглоточного центра приводит к торможению брюшной цепочки клешневых нервных узлов. Природа взаимного действия центров у беспозвоночных, как говорят сами авторы, является еще совершенно темной. Во всяком случае они отказываются объяснить это по Ухтомскому в смысле отвлечения возбуждающих им-

пульсов из одного центра к другому. Отсюда ясно, что ссылка Ухтомского на „Dauererregung“ безпозвоночных ни в какой мере не может быть признана удачной, подкрепляющей учение доминанты.

Второй момент теории доминанты, т. е. правило отклонения посторонних возбуждений к доминирующему очагу возбуждения, как указывалось выше, уже был формулирован Павловым, как основной закон, много лет раньше; в тех же самых выражениях и в том же смысле Бехтерев повторил его, а за ними и их многочисленные ученики. Они все имеют в виду индивидуально-приобретенные рефлексy, т. е. индивидуально-приобретенную деятельность коры большого мозга. Ухтомский же и его ученики выводят это правило центральной деятельности из области спинальных и вообще врожденных рефлексов. Поэтому необходимо самостоятельно рассмотреть второе правило доминанты и его фактические обоснования из области врожденных рефлексов.

Одним из оснований служит сделанное проф. Ухтомским наблюдение, что во время акта глотания и дефекации раздражение коры, долженствующее вызвать движения задних ног, не дает эффекта на этих ногах или дает его в ослабленной против нормы форме, но зато усиливает существующий акт глотания и дефекации. По теории доминанты возбуждение двигательной зоны задних ног в коре больших полушарий обычно идет в спинно-мозговые центры задних ног, но не идет совсем в центры глотания и дефекации. Но когда эти последние приходят в активное, в возбужденное состояние, тогда тоже корковое возбуждение не направляется более в спинно-мозговые центры задних ног, а направляется в центры глотания и дефекации. Но правильно ли такое представление? Возбуждение какого-либо участка в коре больших полушарий, как общеизвестно, не ограничивается одним раздраженным участком. Оно сейчас же распространяется по всей коре. С этим явлением сталкивается каждый исследователь нервной деятельности. Значит, возбуждение, вызванное раздражением коры, распространяется по всей коре и естественно достигает также двигательных участков глотания и дефекации. Так бывает как при низкой возбудимости последних центров, так и при их высокой возбудимости в момент глотания и дефекации. Как распространяется возбуждение: по каким путям и с какой интенсивностью — это определяется функциональным состоянием проводящих путей, а не состоянием тех цен-

тров, куда возбуждение приходит. Если же мы наблюдаем на периферии усиление существующего эффекта данного раздражения под влиянием побочных раздражений, то это объясняется тем, что соответствующий возбужденный очаг, если только он не утомлен, владеет повышенной возбудимостью (Беритов 45, 64). Так, например, после каждого акта глотания в центрах глотания возбудимость оказывается выше нормы в течении 20 сек. (сверхнормальная фаза Иза я м а 207). Возбуждение, иррадируемое из корковой двигательной зоны задних ног, нормально является недействительным в отношении двигательных участков глотания, однако оно может стать действительным, если оно достигает этих участков, когда они находятся в состоянии повышенной возбудимости в связи с их возбуждением. В таком случае иррадируемое возбуждение произведет в корковых центрах глотания и дефекации добавочное возбуждение и это, в свою очередь, приведет путем усиления деятельности координирующих аппаратов глотания и дефекации к усиленному периферическому эффекту. Но, конечно, при этом обычный эффект на задних ногах от раздражения их двигательной зоны будет более или менее заторможен. Именно, раздражение двигательной зоны задних ног произведет усиление деятельности в координирующем аппарате глотания и дефекации. Вследствие этого не только усилится периферический акт глотания и дефекации, но одновременно усилится тормозящая иннервация задних ног из того же координирующего аппарата глотания и дефекации. Поэтому двигательный эффект раздраженной зоны на этих ногах должен ослабнуть более или менее значительно. Следовательно, возбуждение двигательной зоны задних ног распространяется к координирующим аппаратам задних ног, лежащих в поясничном отделе спинного мозга, в период глотания и дефекации точно так же, как и в отсутствии их. Но только возбуждающие импульсы, исходящие из этих аппаратов по направлению к одной группе мышц, не достигают в полной мере этих мышц в период глотания и дефекации, ибо в это время двигательные нейроны этих мышц испытывают торможение из координирующих аппаратов глотания и дефекации.

Другое основание для второго момента теории доминанты находят в одном из произведенных мной наблюдений. После отравления стрихнином координирующих аппаратов потирания, заложенных у лягушки в поясничной области, в грудных сегмен-

тах и в первом поясничном сегменте, раздражением рецептивного поля сгибания можно вызвать рефлекс потирания (41, 42, 59). Этот факт толкуется Ухтомским и его учениками как наиболее демонстрирующий случай отвлечения посторонних возбуждений в очаг повышенной возбудимости. Таким образом, здесь уже не очаг возбуждения, а очаг повышенной возбудимости действует привлекающе на слабые посторонние возбуждения. Но я не только наблюдал наступление рефлекса потирания при раздражении рецептивного поля сгибания, но, сверх того, я подверг это явление подробному экспериментальному анализу и в точности выяснил его происхождение. Именно, было установлено следующее: при электрическом или механическом раздражении рецептивного поля сгибания возникает деятельность не только в отравленных стрихнином координирующих аппаратах потирания, но и в нормальных аппаратах сгибания. Возбуждение охватывает одновременно координирующие аппараты того и другого рефлекса. Но реципрокные иннервации из нормального координирующего аппарата сгибания сравнительно слабы, поэтому они легко угнетаются под действием сильных иннерваций из отравленного координирующего аппарата потирания. Иногда бывает, что сравнительно слабое раздражение в рецептивном поле сгибания действительно дает чистый рефлекс потирания. Но опять-таки дело здесь не в изменении направления возбуждения от одного центра к другому. Так случается при очень высокой чувствительности координирующего аппарата потирания. При слабом раздражении возникшее периферическое возбуждение может не вызвать деятельности в координирующих аппаратах сгибания с нормальной возбудимостью, но в то же время вызовет ее в аппаратах потирания, благодаря их высокой возбудимости (41—42).

Аналогичное объяснение должно быть дано явлению извращения рефлексов, которое наблюдали Виноградов и Конрад в лаборатории Ухтомского (146) при кислотном раздражении небольшого участка кожи в области рецептивного поля потирания спинно-мозговой лягушки. Первым характерным результатом явилось „повышение возбудимости препарата по отношению ко всем раздражениям, падающим на рецептивное поле потирания“. Раздражения, которые раньше не давали эффекта, теперь дают рефлекс потирания. Затем все раздражения данного рецептивного поля давали один и тот же

эффект, направленный на потирание раздраженного участка, а в некоторых случаях даже раздражение рецептивного поля сгибания давало этот-же рефлекс потирания. Авторы конечно говорят о „сензорной спинно-мозговой доминанте“. Фактически же здесь мы имеем повышение возбудимости во всем координирующем аппарате потирания и в особенности в той части его, которая наиболее интимно связана с раздраженным участком кожи. Под влиянием этого раздражения происходит здесь повышение возбудимости, как в опытах Введенского при раздражении чувствующего нерва (142). Вследствие этого всякого рода раздражения того же или другого поля дают рефлекс потирания по такой-же причине, как это имеет место при стрихнинном отравлении координирующего аппарата рефлекса потирания.

Несколько позднее Ухтомский счел нужным несколько видоизменить формулировку своего второго момента теории доминанты. „Доминанта, говорит он, не есть центр сильного возбуждения, а центр, наиболее легко отзывающийся на дальние волны и очень легко суммирующий в себе возбуждение по их поводу“: „Суммирование же возбуждения в определенном центре сопряжено с торможением в других центрах“... „Но нельзя не видеть, что сопряженное торможение возникает не так, что будто возбуждение „отливает“ (дренажируется) от тормозного к возбуждающемуся, но так, что возбуждающееся развивает свое влияние на тормозное“ (404). Автор не желает более называть доминирующий центр — очагом сильного возбуждения. Судя по данной характеристике, это — очаг повышенной возбудимости. Этот очаг не отвлекает возбуждения из других участков, но, судя по смыслу цитаты, сам при возбуждении тормозит деятельность последних.

В теории доминанты самая главная идея состоит в том, что все поведение животного определяется главенствующим доминирующим очагом возбуждения. „Совокупная работа центров, говорит Ухтомский, — определяется подвижно тем, куда в данный момент переносится господствующий очаг возбуждения“ (402). Отсюда и произошло название доминанты. Эта идея по существу не оригинальна. Она взята у психологов: в каждый данный момент поведение субъекта определяется господствующим психическим процессом, а в сознании нормального субъекта, как известно, в каждый данный момент один какой-нибудь пси-

хический процесс является господствующим. Этим объясняется единство сознания, и т.-наз. детерминирующие тенденции. А в е н а р и у с, например, указывает, что центральная нервная система владеет способностью реагировать только на более существенные раздражения, пренебрегая всеми менее существенными. Она этого достигает путем „самоустановки“, которую автор также называет доминантой. Психолог Титченер даже пытается дать этому явлению физиологическое объяснение: „Если перевести этот факт на физиологические термины, то можно сказать, что возбудительные процессы, лежащие в основании представления цели, вызывают детерминирующие тенденции: они открывают известные нервные пути и закрывают другие, так что следующие возбуждения находят свой путь проложенным“ (388-а). Эта же идея ярко выступает в работах Павлова и Бехтерева на основании изучения индивидуальных рефлексов, а также в моих, хотя несколько в ином виде, на основании изучения спинальных прирожденных рефлексов.

Она была высказана мной в 1917 году, как вывод из экспериментального анализа спинальных и вообще прирожденных рефлексов, и тогда же была доложена физиологическому съезду в Ленинграде. Вот как было сформулировано тогда положение о биологической роли доминирующего очага повышенной возбудимости: „Мне кажется, только благодаря повышению возбудимости одних центров преимущественно перед другими возможна координированная реакция нормального животного на весь сложный мир внешних и внутренних раздражений. Ибо только при этом условии может произойти, что деятельность ц. н. с. в каждый данный момент будет направлена на реагирование на то раздражение, которое произведет наибольшее повышение возбудимости в соответствующем центре, и что другие раздражения меньшей силы и продолжительности не только не будут мешать более или менее координированному проявлению этой деятельности, но даже, наоборот, будут ему благоприятствовать расширением своего влияния на данный центр“ (44).

В этой цитате достаточно ясно и точно выражается биологическое значение возникновения очага повышенной возбудимости: его определяющая роль в характере деятельности всей ц. н. с. и тем самым в поведении животного.

VI. Закон сопряженной иррадиации возбуждения.

Путем изучения индивидуально-приобретенных двигательных рефлексов на собаках мной был формулирован следующий закон индивидуальной нервной деятельности. Из каждого возбужденного очага возбуждение иррадирует по всей коре больших полушарий, но интенсивность возбуждения в каждом данном нервном пути, начинающемся от возбужденного очага, зависит не только от степени возбудимости этого пути, но также от степени возбудимости всех остальных, начинающихся от него же путей, а именно, возбуждение иррадирует по данному наиболее возбудимому пути тем сильнее, чем выше его возбудимость и чем ниже возбудимость всех остальных путей. Эта закономерность мной была названа законом сопряженной иррадиации возбуждения. Некоторые результаты исследования индивидуальных рефлексов вместе с вытекающим из них законом сопряженной иррадиации возбуждения излагались мной в ряде статей (49, 71 и 73).

В настоящей главе сначала будут изложены те экспериментальные данные об индивидуальной деятельности ц. н. с., из которых логически вытекает закон сопряженной иррадиации возбуждения. Затем перейдем к выяснению того, можно ли применить этот закон к природной рефлекторной деятельности. Наконец, мы займемся выяснением морфологических и физико-химических оснований закона сопряженной иррадиации возбуждения.

1. Закон сопряженной иррадиации возбуждения, как основной закон индивидуально-приобретенной деятельности ц. н. с.

Как указывалось выше, при образовании первого индивидуального двигательного рефлекса обращает на себя внимание следующее явление. Каждый индивидуальный рефлекс представляет собой в самом начале своего развития очень сложную реакцию. В ней принимает участие почти весь двигательный аппарат организма. Но, с течением времени, когда рефлекс достаточно развился, последний постепенно упрощается и, наконец,

ограничивается одним двигательным органом. Так, например, при образовании индивидуального двигательного рефлекса на какой-либо звук (путем сочетания его с электрическим раздражением передней ноги, т. е. путем сочетания с оборонительным рефлексом сгибания), сначала индивидуальный рефлекс на звук наступает в виде общих движений на всех ногах, кроме того вызывается сильное ориентировочное движение головы, стон и учащенное дыхание. Но впоследствии, одновременно с укреплением индивидуального рефлекса, происходит сильное упрощение рефлекса: обычный звуковой раздражитель производит только лишь сгибание правой передней ноги, т. е. той, которая подвергалась электрическому раздражению, и еще небольшое ориентировочное движение головы (Бехтерев 91, Беритов 71). Из этого характерного факта вытекает следующая закономерность для корковой деятельности: каждый раз, когда данный возбужденный очаг известной воспринимающей области не связан развитыми нервными путями преимущественно с каким-нибудь корковым участком, тогда возбуждение иррадирует в коре больших полушарий более или менее равномерно и благодаря этому может производить внешний эффект через все корковые двигательные участки. Но, как только данный возбужденный очаг связывается развитыми нервными путями преимущественно с одним двигательным аппаратом раздражаемой ноги, тогда возбуждение распространяется преимущественно по этим, более развитым путям к данному аппарату, и только через него производит внешний двигательный эффект.

Однако локализованное действие индивидуального раздражителя не сохраняется все время без изменения. Оно обычно исчезает при повышении возбудимости вообще в коре больших полушарий. Это, например, бывает после сильного электрического раздражения той или другой ноги, или же случается после долгого стояния в станке, когда животное начинает визжать и беспокойно двигаться, с целью освободиться из станка. В этих случаях ответная реакция на индивидуальное раздражение опять усложняется: она вновь наступает через разнообразные участки коры. Но это состояние временного характера и само собой

исчезает с течением времени, с успокоением животного, после того, как возбудимость вообще в коре больших полушарий возвратится к норме. Этот факт в свою очередь прямо указывает на то, что индивидуальный раздражитель только тогда вызывает локальное действие определенного двигательного органа, если нервные пути, ведущие от коркового очага индивидуального раздражителя к соответствующему корковому двигательному аппарату, обладают большей возбудимостью, чем другие пути.

Отсюда уже укаключаем, что первоначально, при образовании индивидуального двигательного рефлекса все пути, отходящие от коркового очага индивидуального раздражения, обладают более или менее одинаковой возбудимостью, и потому в этот период работы рефлекс является очень сложным, захватывающим все двигательные органы. Впоследствии же, в связи с развитием определенных нервных путей, ведущих к корковому двигательному аппарату раздражаемой ноги, возбудимость этих путей становится выше всех остальных путей. Вследствие этого эффект индивидуального раздражителя ограничивается преимущественно раздражаемой ногой.

Но в начале образования рефлекса возбудимость всех путей, ведущих из очага индивидуального раздражения к двигательным участкам коры, является более или менее повышенной. Об этом свидетельствует факт наступления сильных порывистых движений в ответ на слабейшее индивидуальное раздражение. Впоследствии же только возбудимость некоторых путей, а именно тех, которые ведут к корковым очагам, воспринимающим электрическое раздражение; и к двигательному аппарату раздражаемой ноги, удерживается на высоком уровне или еще более повышается, а возбудимость всех остальных путей, наоборот, понижается. Об этом же свидетельствует тот факт, что позже, с укреплением индивидуального рефлекса, даже сильнейшее индивидуальное раздражение может вызвать совершенно изолированный эффект: изолированное движение ноги и небольшое движение головы. Все другие двигательные органы остаются при этом в полном покое. Вот это явление, что с момента укрепления рефлекса возбуждение распространяется только через временные связи индивидуального рефлекса, а через другие перестают распространяться, привело меня впервые к формулировке вышеприведенного правила сопряженной иррадиации возбуждения. Это правило нервной деятельности было названо мной

законом сопряженной иррадиации возбуждения потому, что по смыслу этого закона иррадиация возбуждения по наиболее возбудимому пути совершается определенным образом сопряжена с иррадиацией его по всем остальным путям.

С точки зрения закона сопряженной иррадиации возбуждения, одновременно с повышением возбудимости в одних путях, которые исходят из данного очага, непременно должно происходить понижение ее в других, исходящих из того же очага. Повышенная возбудимость поддерживается в данном пути, если последний регулярно подвергается деятельности, и через это регулярно развивается. А чем интенсивнее эта деятельность, тем больше развивается путь, тем больше повышается возбудимость. Поэтому если из всех нервных путей, отходящих от данного очага возбуждения, один путь развивается особенно сильно, его возбудимость становится особенно высокой, тогда возбуждение иррадирует по этому пути сильнее, чем по другим путям; а чем меньше будет возбуждение иррадиировать по этим другим путям, тем меньше будут развиваться эти пути, тем ниже станет их возбудимость.

Закон сопряженной иррадиации возбуждения, вместе с основными законами прирожденной рефлекторной деятельности является совершенно достаточным для понимания любого явления из области индивидуальных рефлексов.

Очень возможно, что кортикальная иррадиация возбуждения всегда является сопряженной, ибо нельзя себе представить, чтобы у взрослых животных хотя бы одна точка была связана со всеми другими точками коры посредством совершенно одинаково возбудимых путей. Только у новорожденных корковая иннервация может быть несопряженной. Я говорю—может быть, ибо и у новорожденных определенные точки коры больших полушарий должны быть соединены с некоторыми другими точками коры более возбудимыми нервными путями. Во-1-х, в силу неодинакового филогенетического развития нервных путей, одни точки должны быть связаны между собой более развитыми прирожденными путями, чем другие, напр., корковый участок, воспринимающий раздражения кожи одной ноги, должен быть связан более развитыми нервными элементами с корковым двигательным аппаратом данной ноги, чем других ног; во-вторых, онтогенетическое развитие разных нервных элементов коры происходит на раз-

ных стадиях эмбриональной и постэмбриональной жизни (Flechsig 171). Между тем известно, что возбудимость нервных элементов, очень низкая на первой ступени эмбрионального развития, постепенно нарастает по мере развития эмбриона, и в этом развитии несомненно одни элементы опережают другие (Volaffio и Artou 109).

2. Закон сопряженной иррадиации возбуждения в отношении прирожденной рефлекторной деятельности.

Закон сопряженной иррадиации возбуждения был мной формулирован при изучении индивидуально-приобретенных рефлексов. Но мне казалось в первое время, что тот же закон иррадиации применим в некоторой мере к прирожденной рефлекторной деятельности как головного, так и спинного мозга. Мы здесь также видим, что в норме возбуждение распространяется преимущественно по одним определенным путям и вызывает на периферии определенный внешний эффект. Значит, в норме любая часть спинного и головного мозга связана с определенными частями более интимно, более развитыми нервными путями, чем со всеми другими. Функционально эти связи должны отличаться друг от друга в отношении степени возбудимости. Те нервные пути, через которые вызывается внешний эффект в ответ на данное раздражение, несомненно более доступны для распространения возбуждения, благодаря их более высокой возбудимости, чем все другие пути, которые могут быть возбуждены тем же периферическим раздражением. Но, разумеется, при повышении возбудимости в тех нервных центрах спинного и головного мозга, с которыми связываются эти другие, побочные пути, данное периферическое раздражение имеет возможность вызвать внешний эффект и через эти побочные пути (Беритов 64). Повышение возбудимости в тех или других центрах вызывается нормально путем периферических раздражений. Как известно, возбуждение нервных элементов сопровождается повышением возбудимости, которое продолжается некоторое более и менее значительное время после раздражения (Steinach 378, Graham Brown 116, Беритов 61, 70). Так, например, поворачивание шеи направо к туловищу, т. е. раздражение рецепторов шейных мышц и сухожилий, происшедшее от растяжения последних на левой стороне шеи, вызывает сле-

дующий тонический рефлекс: на правой стороне, куда обращена морда животного, передняя и задняя конечность разгибаются, наоборот, на другой стороне обе конечности сгибаются. Если поворачивание шеи происходит медленно, с большими предосторожностями, чтобы при этом не было сильных раздражений кожи на шее, тогда означенный тонический рефлекс не наступает. Но наступает с обычной интенсивностью, если после такого поворачивания шеи приложить к животному какое-либо раздражение, все равно где. Если, например, раздражать заднюю ногу щипком, то, наравне с защитным рефлексом сгибания, наступит вышеописанный тонический рефлекс, отвечающий данному положению шеи. Значит, медленное поворачивание шеи, т. е. раздражение рецепторов определенных мышц и сухожилий, хотя и не вызвало рефлекса, но произвело повышение возбудимости в координирующих аппаратах определенного тонического рефлекса. Благодаря этому, возбуждение от раздражения ноги, распространившееся по спинному мозгу, приводит в активное состояние не только координирующий аппарат защитного рефлекса сгибания задней ноги, но и координирующий аппарат определенного шейного тонического рефлекса, где возбудимость была повышена более всего в данный момент (Беритов в 43, 63).

Приведу другой пример. Один из учеников профессора Павлова, Демидов (156) подметил следующее явление на собаке, у которой была удалена передняя половина больших полушарий. Спустя несколько месяцев после операции сильно повысилась рефлекторная возбудимость на кожно-механические раздражения. Чесание около ушей, на плечах, на внутренней поверхности передней ноги производило чесательный рефлекс на задней ноге. Если раздражение этих участков является слабым, чесательный рефлекс может не наступить. Но если в это время производить не сильное звуковое раздражение, то во время совместного раздражения чесательный рефлекс наступал. Если он уже был в слабой форме, то он с присоединением звука значительно усиливался. Таким образом, звуковое раздражение, которое в норме не способно давать чесательного рефлекса, производит его при наличии субминимального или минимального раздражения кожи в соответствующем рецептивном поле. Характерно, что чесательный рефлекс наступал и помимо сочетания с механическим раздражением, если только звуковое раздражение являлось очень сильным или если перед тем

несколько раз вызывался чесательный рефлекс. Анализируя эти факты, не трудно понять физиологическую природу данного явления. В норме необычный звук, как бы он ни был силен, не дает чесательного рефлекса. Он может давать лишь ориентировочные рефлексy: поворот головы и глаз в сторону звука. Но на данной собаке возбудимость координирующих аппаратов, в частности, чесательного рефлекса сильно была повышена после разрушения передней половины большого мозга. А благодаря применению механического раздражения в рецептивном поле чесания возбудимость координирующих аппаратов этого рефлекса (в грудном и шейном отделе спинного мозга) была повышена особенно сильно. Поэтому периферическое возбуждение, вызываемое звуком, не только производило соответствующий ему ориентировочный рефлекс, но и чесательный рефлекс в силу распространения возбуждения по всему мозгу и активирования им наиболее легко возбудимого координирующего аппарата чесания.

Повышенная возбудимость в определенных элементах центральной нервной системы может быть вызвана точно также искусственно, например, путем локального отравления их стрихнином. Если на спинно-мозговом препарате лягушки локально отравить стрихнином координирующий аппарат рефлекса потирания, который лежит в 6 — 7 сегментах спинного мозга, тогда раздражение в поле сгибания произведет рефлекс потирания точно также, как рефлекс сгибания (Беритов 41, 59). Подобное явление мы наблюдаем и при отравлении определенного двигательного участка в коре больших полушарий. В этом случае все деятельные раздражения коры, а также на периферии могут производить такой эффект, как если бы раздражение прилагалось одновременно и к отравленному участку коры (Беритов 44, Amantea 8). В случае же очень слабого раздражения реакция может наступить исключительно из отравленного участка. Иначе говоря, раздражение настолько слабо, что оно не в состоянии вызвать периферический эффект через соответствующий нормальный участок коры, но в состоянии вызвать его в силу иррадиации возбуждения через тот участок коры, где возбудимость была повышена стрихнинным отравлением (Беритов 44).

Итак, нормально возбуждение распространяется в спинном и головном мозгу по совершенно

определенным путям с такой интенсивностью, что оно вызывает внешний эффект. По другим же путям возбуждение распространяется в слабой мере; оно через них не дает внешнего эффекта, если только каким-либо образом не была здесь повышена возбудимость.

Из этого положения мной было сделано заключение, что иррадиация возбуждения протекает сопряженно точно также во время прирожденной деятельности спинного и головного мозга.

Однако, в настоящее время я не считаю это умозаключение правильным. Дело в том, что иррадиация возбуждения по тем или другим прирожденным нервным путям не определяется степенью возбудимости этих путей. Ведь основная характеристика сопряженной иррадиации возбуждения заключается в том, что распространение возбуждения в одном нервном пути зависит не только от возбудимости данного пути, но и от возбудимости всех остальных путей: чем сильнее возбуждение распространяется по данному наиболее возбудимому пути, тем слабее оно протекает во всех остальных путях. Определенные факты говорят против такого характера иррадиации возбуждения в прирожденных нервных путях. Так, напр., известно, что иррадиация возбуждения по прирожденным нервным путям не изменяется по существу под влиянием каких-либо внешних условий, как, например, какого-либо постороннего раздражения. В этом отношении прирожденная рефлекторная деятельность характерно отличается от индивидуальной. Как мы указывали выше, под влиянием необычного постороннего раздражения индивидуальный рефлекс может ослабнуть и даже исчезнуть. В отношении прирожденной деятельности мне не известен такой факт, который бы указывал на нарушение обычной филогенетически установленной иррадиации возбуждения под влиянием каких-либо раздражений, не нарушающих структуры центральной нервной системы. В некоторых случаях бывает, что наступает исключительно необычный рефлекс. Но это происходит при том условии, если раздражение очень слабое, а некоторые координирующие аппараты обладают очень высокой возбудимостью. И при этом условии, периферическое возбуждение по обычному распространяется к соответствующему координирующему аппарату с большею интенсивностью, чем к подобным аппаратам других рефлексов. Если при этом возбудимость соответствующего коор-

динирующего аппарата была низкая, обычный рефлекс не наступает. Но он может наступить из других координирующих аппаратов, где возбудимость была настолько высока, что они приходят в активное состояние под влиянием более слабой побочной иррадиации возбуждения.

Итак, главные филогенетически хорошо развитые прирожденные нервные пути настолько сильно отличаются от других побочных путей, что, под влиянием каких-либо раздражений, соотношение в степенях их возбудимости не подвергается существенному изменению. Поэтому установленный филогенетическим путем тип иррадиации возбуждения не изменяется под влиянием индивидуального опыта.

Отсюда мы должны заключить, что сопряженная иррадиация возбуждения в том самом смысле, как она характерна для корковой деятельности, не свойственна всей центральной деятельности головного и спинного мозга.

3. Попытка объяснить сопряженную иррадиацию возбуждения.

Распространение возбуждения по закону сопряженной иррадиации не может происходить в пределах одного нейрона. Это противоречило бы закону возбуждения, согласно которому возбуждение распространяется в нервных элементах всегда с максимальной интенсивностью. Правда, возбуждение может распространяться по разным ветвям одного и того же нейрона с разной интенсивностью, если только степень морфологического развития или функциональное состояние этих ветвей не одинаковы, и сообразно с этим степень их возбудимости не одинакова. Но, во всяком случае, распространение возбуждения по наиболее возбудимой ветви не должно влиять на распространение возбуждения по другим, менее возбудимым ветвям.

Закон сопряженной иррадиации возбуждения был выведен путем изучения индивидуальной деятельности сложного сплетения нейронов, и потому нужно предположить, что такое распространение возбуждения обуславливается индивидуально-приобретенными свойствами этого сплетения. Закон сопряженной иррадиации — Инд.-приобр. деятельность.

диации возбуждения формулируется совершенно так же, как закон ветвления электрического тока в системе проводников разного сопротивления. Сила тока в данном проводнике разветвленной системы тем больше, чем меньше сопротивление данного проводника и чем больше сопротивление во всех прочих проводниках взятой системы. Это обстоятельство заставило меня искать объяснение закона сопряженной иррадиации возбуждения в условиях распространения биоэлектрических токов нервных элементов в нервной же ткани.

Можно утверждать, что все нервные пути в ц. н. с. образуют замкнутые круги, т. е. что каждая клеточная группа не только отдает нервные отростки к другим клеточным группам, но также получает их от тех же клеточных групп. В этих нервных кругах нейрофибриллы и нейроплазма осевых цилиндров и нервных клеток обладают электрическим сопротивлением почти в 5 раз меньше, чем оболочки нервных волокон и поверхностные протоплазматические перепонки клеток и их окружающая нейроглия. Известно, что электропроводность всех живых тканей очень низкая. Это зависит от того, что если даже протоплазма клеток, из которых составляются ткани, представляет собой относительно хороший проводник, зато оболочки, протоплазматические перепонки совершенно или, вернее, почти совершенно лишены электропроводности (Höber 181). Специально о нервных волокнах известно, что их сопротивление в продольном направлении значительно меньше, чем в поперечном, что безусловно зависит от того, что при пропускании тока в поперечном направлении нервного ствола электрический ток должен пройти через большее число дурно проводящих перепонок, чем в продольном направлении.

Как известно, со времени Германа (Hermann 177) многие физиологи, как Кремер (Cremer 133), Гассер (Gasser 150), Гильдемейстер (Gildemeister 151), Лилли (Lillie 262) защищают с большим основанием ту теорию, что биоэлектрический ток возбужденного участка является существенным звеном в распространении процесса возбуждения. Именно, этот ток при своем распространении возбуждает соседние еще невозбужденные участки. Кроме того, путем изучения скорости распространения возбуждения я пришел к выводу, что и переход возбуждения от одного нейрона к другому должен происходить путем раздражающего действия биоэлектрического тока нервных окон-

чаний одного нейрона на тело и дендриты другого (Беритов в 81). К аналогичному заключению пришел Бремер (113-а) насчет перехода возбуждения от окончаний двигательного нерва на мышечную клетку. Но мне кажется на основании определенных фактов, что биоэлектрический ток возбужденного нервного элемента не только влияет определенным образом на близлежащие невозбужденные части, но и на дальше лежащие нервные образования. Это должно происходить благодаря тому, что биоэлектрический ток замыкается в означенных нервных кругах главным образом через осевые цилиндры, как в системе проводников. Это проведение тока происходит чисто физически со скоростью света независимо от распространения возбуждения. Это должно иметь место при каждом возникновении биоэлектрического тока и даже в том случае, если возбуждение не распространяется, т. е. от первично возбужденного нейрона не переходит на другие. Естественно, биоэлектрический ток будет проводиться в нервных кругах малого сопротивления с большей силой, а в нервных кругах большего сопротивления с меньшей силой, и он будет производить в них такие же физиологические изменения, какие бывают при действии вообще электрического тока.

Конечно, биоэлектрический ток возбуждения будет проводиться в некоторой мере также через промежуточное вещество нервного сплетения, именно через лимфу, кровь и нейроглию. Но биоэлектрический ток возникает в осевом цилиндре, который изолирован от названного промежуточного вещества путем плохо проводящих оболочек и протоплазматических перепонок, поэтому он должен распространяться предпочтительно через фибриллярную массу и ее окружающую нейроплазму. Нужно при этом иметь в виду, что оболочки представляют поляризирующие образования, а это уменьшает интенсивность и крутизну нарастания биоэлектрических токов при их прохождении через оболочки; этим самым должно сильно уменьшиться их раздражающее действие на соседние нервные образования (Gildemeister 151).

Согласно господствующему мнению физиологов, возникновение биоэлектрического тока возбуждения в нервных волокнах зависит от нарушения электрического равновесия под влиянием накопления разнородных ионов на поверхности наружных полупроницаемых оболочек. Если бы ток действия был обусловлен только этим, то концепция о распространении биоэлектри-

ческого тока возбуждения преимущественно по нервным путям встретила бы непреодолимые трудности. Но мне кажется, что это представление авторов верно постольку, поскольку дело идет о биоэлектрическом токе самого раздраженного участка при применении электрического раздражения к цереброспинальному нервному стволу. Но ведь возбуждение возникает и проводится, а также биоэлектрический ток возбуждения возникает и проводится не только в нервных волокнах с мягкотными оболочками, но и в таких нервных элементах, где нет этих оболочек: напр., в нервных окончаниях, нервных клетках и дендритах, а затем в безмякотных нервных волокнах. Вот поэтому я нахожу, что биоэлектрический ток при естественном возбуждении нейрона путем проведения не обуславливается нарушением электрического равновесия на наружных оболочках нервных элементов, а нарушением электрического равновесия в области нейроплазмы и нейрофибриллы, где нейроплазма со своим ячейстым строением представляет собою перепончатую массу вокруг нейрофибрилл. Совершенно подобное предположение дает Эмбден (Embden 167) насчет мышцы. Он находит, что полупроницаемые перепончатые пограничные слои мышцы суть ничто иное, как сама саркоплазма, а не сарколемма и вообще оболочка клетки. С этими пограничными слоями автор связывает как проницаемость клетки, так и процесс возбуждения и утомление. Значит, при проведении возбуждения в нейроне биоэлектрический ток возбуждения возникает в осевом цилиндре в силу нарушения электрического равновесия от перераспределения ионов на полупроницаемых перепонках нейроплазмы. Поэтому этот ток имеет возможность распространяться по нейрофибриллярной массе по преимуществу.

Характерно, что развитие изолированных нервных путей, повидимому, стоит в связи с развитием мягкотных оболочек нервных волокон. На это указывает напр. Эдингер (Edinger 166) и Минковский (276). По Минковскому на 2 — 4 месячных человеческих зародышах нельзя наблюдать изолированных рефлексов. Рефлекторная деятельность на этих зародышах имеет чрезвычайную тенденцию иррадиировать и обобщаться. Минковский считает возможным, что это зависит от эмбриональной особенности структуры нервной системы. По Минковскому эмбриональная нервная система характеризуется недостатком мягкотных оболочек в спинном мозгу и в нервных ство-

дах. Они развиваются впервые на 4-ом месяце зародышевой жизни. Далее известно, что упражнение, т. е. функциональная деятельность благоприятствует развитию мягкотных оболочек. По мнению Эдингера (166) процесс воспитания покоится на том, что в коре большого мозга развиваются новые мягкотные пути в связи с упражнением из неразвитых безмякотных нервных элементов. И действительно, по наблюдениям Амбронна и Гельда (8-а) на кроликах известно, что толщина мягкотной оболочки находится в зависимости от функции: мягкотная оболочка нервных волокон становится толще от деятельности последних. Если например, зашить глаза новорожденным кроликам, то волокна зрительного нерва образуют оболочки позднее и слабее, чем в нормальных условиях. Все эти факты и воззрения подкрепляют мое мнение о роли мягкотных оболочек в изолированном проведении электрического тока. Если мягкотные оболочки играют существенную роль в изолированном проведении возбуждения по названным путям, то они должны точно также обусловить изолированное проведение электрического тока в этих нервных путях.

Сопротивление цепи нейронов к проведению биоэлектрического тока возбуждения, который возник в каком-либо нервном элементе, должно быть обусловлено длиной нервного пути, поперечником осевых цилиндров и в особенности проницаемостью протоплазматических перемычек нервных окончаний; далее, расстоянием между нервным окончанием одного нейрона и телом клетки другого, т. е. шириной синапса и, наконец, концентрацией ионов в этом синапсе. Следовательно, чем короче нервный путь, чем толще осевой цилиндр, чем более проницаемы для ионов протоплазматические перемычки нервных окончаний, чем тоньше синапсы и чем больше концентрация ионов в последних, тем меньше сопротивление данного нервного пути, а, значит, тем с большей силой распространится здесь биоэлектрический ток.

Допустим теперь, что в нервном сплетении один нейрон оканчивается на поверхности нескольких других нейронов. При возбуждении данного нейрона биоэлектрический ток распространяется в этом нервном сплетении наиболее сильно вдоль того круга нейронов, сопротивление которого меньше всего, и соответственно он распространится в других нервных кругах значительно слабее. Как указывалось выше, многие авторы предполагают, что биоэлектрический ток в ближайшей точке своего

возникновения, благодаря микроскопическим расстояниям, достигает такой интенсивности, что он является причиной перехода возбуждения от возбужденного участка к соседнему невозбуждаемому участку в результате раздражения последнего под влиянием этого тока. Но, конечно, биоэлектрический ток должен действовать характерным образом и на весь нервный путь, через который он проводится. Именно, под влиянием этого тока должна увеличиться концентрация ионов, преимущественно одновалентных, как в синапсах, так и вообще на протоплазматических перепонках данного круга. Это обусловит по Гёберу (180) и Эббеку (162) разрыхление протоплазматических перепонки и тем оно будет благоприятствовать как интенсивности, так и скорости проведения процесса возбуждения. Но биоэлектрический ток распространяется из данного нервного элемента в разных нервных путях нервного сплетения не с одинаковой силой. Сообразно этому изменение в распределении ионов и разрыхление протоплазматических перепонки в нервных путях малого сопротивления, т. е. там, где биоэлектрический ток распространяется с большой силой, должны происходить сильнее, чем в путях большого сопротивления. Вследствие этого иррадиация возбуждения в данном нервном круге нервного сплетения будет тем сильнее, чем меньше будет его сопротивление к проведению электрического тока и чем больше это сопротивление во всех других кругах.

Итак, можно утверждать с большим основанием, что сопряженный характер иррадиации возбуждения обуславливается физико-химическими изменениями, которые возникают в нервных кругах путем распространения биоэлектрического тока возбуждения.

Но от чего может зависеть разница нервных путей относительно их физико-химических свойств, которые определяют их различную электропроводность?

Прежде всего мы должны принять во внимание то морфологическое изменение, которое наблюдается по исследованиям Агдура (Agduhr 5) в нервных элементах в связи с тренировкой животных. Этот автор показал на мышах, что при кратковременной тренировке значительно нарастает число нервных клеток в ганглиях, также число толстых нервных волокон, и затем значительно увеличивается нейрофибриллярная масса в нерв-

ных элементах. В наблюдениях Агдура мы находим также подтверждение предположений Циглера (Ziegler (434), Ферворна (408) и др. насчет морфологического субстрата функционального изменения нервных элементов при их продолжительной деятельности. Это морфологическое изменение должно решительно влиять на сопротивление к проведению электрического тока в смысле его уменьшения.

Далее, как, Эббек утверждает, разрыхленный во время возбуждения нервный участок после его восстановления, т. е. после процесса возбуждения, сохраняет такого рода скрытое последствие, благодаря которому при возобновлении раздражения разрыхление перепонки становится глубже и держится дольше времени, чем было в предыдущий раз. Этим автор объясняет общеизвестное явление повышения возбудимости в нервном элементе после процесса возбуждения. Повидимому, последствие разрыхления в цепи нейронов тем значительнее и глубже, чем чаще и сильнее возбуждаются эти элементы. Поэтому можно предположить, что при определенных условиях проницаемость протоплазматических перепонки в сильно деятельной цепи нейронов больше и соответственно этому сопротивление ее к проведению тока меньше, чем в других цепях нейронов.

Отсюда мы можем заключить, что в наиболее деятельных нервных путях как при рожденных, так и индивидуальных рефлексов нейрэфибриллярная масса и нейроплазма нервных элементов, а также проницаемость их протоплазматических перепонки должны быть больше, чем в других менее деятельных нервных путях. Соответственно этому и электрическое сопротивление нервных путей здесь должно быть меньше, чем в других путях.

Кроме того можно принять, что при усилении деятельности наступает еще одно характерное морфологическое изменение, которое Ариенс Капперс (Ariens Kappers) установил по отношению к филогенетическому развитию нервных путей. „Если в нервной системе происходит много раздражающих разрядов, то рост главных дендритов, а также удлинение клеточного тела происходит в том самом направлении, откуда притекает к клетке наибольшее число раздражений. Этот вырост или удлинение имеет место только между сочетанно-раздраженными центрами.

Одновременное или последовательное возбуждение центров, т. е. временно сочетанные возбужденные состояния, играют также важную роль в образовании нервных связей осевых цилиндров“ (19); а именно, осевые цилиндры вырастают в том самом направлении, „в котором действует ток раздражения“, говорит автор, но вернее было бы сказать, в каком распространяется процесс возбуждения. Тот физико-химический процесс, который лежит в основе этого явления, автор называет нейробиотаксисом (18—19). В виду этих морфологических изменений, связанных с деятельностью, я склонен думать, что когда цепь нейронов находится в состоянии возбуждения, тогда узкое пространство на месте перехода от одного нейрона к другому, так наз. синапс, благодаря взаимному влечению нервных элементов, согласно закону нейробиотаксиса, становится еще более тонким. Это уменьшение промежуточного слоя безусловно приведет к повышению электропроводности и, значит, к улучшению проведения возбуждения в данной цепи нейронов. Сам Ариенс Капперс не раз подробно останавливается на том, что филогенетическое развитие нервных связей происходит подобно развитию ассоциативных, т. е. временных связей в индивидуальной жизни, что закон нейробиотаксиса аналогичен закону образования ассоциации, ибо одновременные или последовательные раздражения не только вызывают определенные ассоциации в нашей психике, но и определенные материальные изменения в нервной системе (20—21). Итак, нужно думать, как в прирожденных нормально функционирующих рефлекторных дугах, так и во временных связях индивидуальных рефлексов синапсы между нейронами должны быть тоньше, чем в прочих цепях нейронов. Соответственно электропроводность упомянутых рефлекторных дуги временных связей должна быть больше, чем остальных нервных путей.

Морфологическое развитие нервных элементов, которое наблюдается в связи с усиленной деятельностью, сопровождается их функциональным развитием, как это думал Вернике (Wernicke) в своих „Основах психиатрии“ (147). Прежде всего, рост нейрофибриллярной массы означает увеличение возбуждаемой системы, ибо, как показал Бете (Bethe), возбуждение распространяется в нервных волокнах через нейрофибриллы. Далее, в последнее время было установлено, что толстые нервные во-

локна, которые, значит, содержат больше нейрофибриллярной массы, проявляют более высокую возбудимость. Именно, хронаксия, которой измеряется степень возбудимости, тем меньше, чем толще нервное волокно (Lapicque et Legendre 254-a). Затем, было также установлено, что и проведение возбуждения есть функция толщины нервных волокон, что скорость проведения тем больше, чем больше диаметр нервного волокна (Gasser and Erlanger 150-c). Сверх того мной было показано, что в волокнах скелетной мышцы возбудимость больше всего там, где имеется наиболее развитая перитерминальная сеть саркоплазмы, которая составляет возбудимую систему мышцы. Там-же процесс возбуждения протекает сильнее всего (Беритов 69-a). Этими фактами хорошо подтверждается выставленное мною в одной из своих последних работ положение, что степень возбудимости, интенсивность возбуждения и скорость проведения возбуждения зависят от величины возбудимой системы (Беритов 70).

Возбудимая система реагирует на раздражение возбуждением и проводит его всей своей потенциальной энергией, всем своим запасом. Поэтому процесс возбуждения в нервных путях бывает тем интенсивнее, чем больше в них нейрофибриллярной массы. Но так как с процессом возбуждения усиливается и биоэлектрический ток возбуждения, то и разрыхляющее действие этого тока, распространяющегося по нервным путям чисто физически, на полупроницаемые плазматические перепонки нервных элементов становится сильнее. Вследствие этого возбуждение в хорошо развитых рефлекторных дугах должно переходить из одного нейрона на другой тем быстрее, чем лучше морфологическое развитие рефлекторных дуг. След., морфологически более развитые нервные пути, через которые вызываются нормальные прирожденные и индивидуальные рефлексы, точно также функционально развиты лучше всех: возбудимость их выше, процесс возбуждения интенсивнее, скорость проведения возбуждения выше, а передача возбуждения от одного нейрона к другому должна происходить легче.

Итак, мы полагаем, что в нервном сплетении коры большого мозга от каждой возбужденной группы клеток возбуждение распространяется во всех нервных отростках их, как в нервном стволе, со скоростью около 80 метров в 1 сек. (у теплокровных).

Специальным исследованием было показано, что при оптимальных условиях корковой работы возбуждение распространяется с означенной скоростью не только в пределах каждого нейрона, но и в каждой цепочке корковых нейронов, т. е. во всем нервном сплетении (Беритов 81). Биоэлектрический же ток возбуждения должен распространяться от каждой возбужденной группы клеток и нервных отростков во всем сплетении со скоростью света. Только благодаря разным сопротивлениям нервных кругов данного сплетения этот ток будет проходить через один нервный круг с большей интенсивностью, чем через другие. А именно, в нервном кругу малого сопротивления он будет проводиться тем сильнее, чем меньше его сопротивление и чем больше сопротивление других кругов. Под влиянием биоэлектрических токов точно так, как это бывает под влиянием постоянного тока, происходит катодическая поляризация, которая производит разрыхление синаптических и вообще плазматических перепонок. Это разрыхление естественно должно случиться в том нервном кругу, где биоэлектрический ток проводится с большей силой, в большей степени, чем в других нервных кругах. Сообразно с этим синапсы хорошо проводящего нервного круга должны быть более подготовлены для передачи возбуждения от отростков первично возбужденного нейрона на другие нейроны, чем синапсы других нервных кругов. Когда, значит, возбуждение из первично возбужденных клеток достигает синапсов, плазматические перепонки которых были более разрыхлены, тогда эти перепонки легче поддаются быстрому повышению проницаемости, необходимому для передачи возбуждения, чем синапсы с менее разрыхленными перепонками в нервных кругах большого сопротивления. В последних, наоборот, разрыхление перепонок усиливается под влиянием биоэлектрического тока настолько мало, что возбуждение, irradiровавшее из первично-возбужденного элемента, не будет в состоянии передаваться к другим нейронам.

Однако я думаю, что биоэлектрический ток не при всех условиях играет существенную роль в irradiации возбуждения по преимуществу в нервных кругах малого сопротивления. Если возбужденная точка ц. н. с-мы связана хорошо развитыми индивидуально-приобретенными нервными путями только с одним ответным нервным аппаратом, если, след., в сильно упражняемом

нервном пути синапсы очень тонки и плазматические перепонки очень проницаемы, то возбуждение, иррадиировавшее из этой точки, может передаться в этом нервном пути от одного нейрона к другому и без помощи биоэлектрического тока. Одновременно возбуждение не произведет никакого эффекта через другие нервные пути, ибо, благодаря широким синапсам и малой проницаемости плазматических перепонки, оно будет не в состоянии перейти от одного первично-возбужденного нейрона к другому, к невозбужденному нейрону.

4. Роль биоэлектрических токов в морфологических и функциональных изменениях нервной системы по Капперсу и Лэшли.

Гальванотропическая поляризация нейрона по Ариенс Капперсу. В связи с выяснением филогенетического и онтогенетического развития центральной нервной системы А. Капперс также пришел к мысли о существенной роли биоэлектрических токов в морфологическом развитии нервной системы, а именно в перемещении нервных клеток и в образовании нервных связей между ними. Каждый нейрон следует признать более или менее поляризованным, как если бы через него проходил гальванический ток по направлению от осевого цилиндра к дендритам, ибо внутри осевого цилиндра, а также на его поверхности щелочных хлоридов больше, чем где-либо, а в дендритах и теле клетки находятся кислые нуклеиновые соединения в виде телес Ниссля. Вследствие этого, по мнению Капперса, когда по близости данного нейрона создается электрическое поле в связи с возникновением „центра раздражения“ (т. е. возбуждения по нашему пониманию И. Б.), то дендриты и тело клетки этого нейрона направляют свой рост по направлению к „центру раздражения“ и в то же время к центру отрицательного электрического потенциала. Находящиеся в клетках и дендритах кислые продукты переносятся с помощью катафореза к этому центру, как к катоду. Осевой цилиндр, наоборот, растет в противоположном направлении, в сторону от раздраженного центра в направлении убывания электрического потенциала.

В случае одновременного действия нескольких центров раздражения на данную клеточную группу, осевые цилиндры последней вырастают по направлению равнодействующих сил биоэлектрических полей, по одному осевому цилиндру от каждой клетки. Дендриты же вырастают от каждой клетки по направлению к каждому центру, причем главные дендриты и тело клетки направляются в сторону наибольшего раздражения.

Для образования новых нервных связей между двумя нервными клетками чрезвычайно важно, чтобы обе клетки находились в состоянии возбуждения. „Мы можем принять, говорит автор, что состояние возбуж-

дения, если оно возникло в начале осевого цилиндра, быстро распространяется, и ток относительно большого электрического потенциала достигает луковицы роста и через него иррадирует в стороны. Если мы теперь допустим, что в соседстве этой луковицы или телодендриев лежат две нервные клетки, из которых одна уже в раздражении, т. е. находится в состоянии ионизация, а другая нет, тогда луковица роста может оказать наибольшее влияние на уже раздраженную клетку, а эта клетка может повлиять со своей стороны на луковицу роста больше всего“ (19). Таким образом, отрицательный электрический потенциал, распространяясь вдоль осевого цилиндра, действует избирательно на ионизированные клетки, т. е. на возбужденные клетки.

Отсюда видно, что А р и е н с К а п п е р с в основу роста нервных элементов и их межцентральных связей кладет гальваностропическое действие одних возбужденных нервных клеток на другие. Эта концепция очевидно того же порядка, какая развита мною для распространения возбуждения вообще в ц. н. с. Как в одном, так и в другом случае физическому действию отрицательного электрического потенциала возбужденного нейрона на другие приписывается существенное значение: у А. Капперса в регуляции филогенеза нервной системы, а у меня в иррадиации возбуждения в уже развитой нервной системе. При этом считаю нужным отметить, что моя концепция выработалась независимо от Капперса. Концепция Капперса стала мне известна много позднее.

Теория нервной организации Лэшли. В самое последнее время (1924—1929) под влиянием вложенной выше теории А. Капперса бихевирист Лэшли (Lashley 256) также приходит к мысли о существенном регулирующем значении биоэлектрического тока возбуждения в нервной деятельности. Он исходит из положений А. Капперса, что: 1) возбуждение какого-либо центра имеет своим последствием установление разности потенциала между возбужденным центром и другим нервным агрегатом; 2) возбуждение нервной клетки обуславливается интенсивностью и направлением тока в электрическом поле в котором она лежит, ибо в электрическом поле модифицируются метаболические процессы: рост, подвижность и проницаемость клетки, а следовательно, и ее возбудимость; 3) распространение разности потенциала в нервной системе соответствует распространению возбуждения в возбуждаемых элементах, ибо мозговые оболочки, как указывает также А. Капперс, препятствуют распространению тока с поверхности этих элементов за исключением области клеток и дендритов, где микротканная оболочка отсутствует.

На основании данных положений Лэшли пытается пояснить свою теорию нервной деятельности, а именно, что определенная конечная реакция обуславливается не деятельностью одних определенных нервных элементов, а зависит в разных случаях от участия совершенно разных элементов. Автор строит довольно сложную гипотезу с целью объяснить это теоретическое представление в зависимости от действия электрического поля и состояния нервных элементов в этом поле.

5. В ы в о д ы.

На основании исследования индивидуально-приобретенных рефлексов на собаках была установлена следующая закономерность относительно иррадиации возбуждения в коре большого мозга: чем больше возбуждение распространяется из данного очага по наиболее возбудимым путям, тем меньше оно распространяется по другим менее возбудимым путям. Эта закономерность была названа мною законом сопряженной иррадиации возбуждения. Ей подчиняется только индивидуальная деятельность коры большого мозга.

В каждой системе нервных путей коры большого мозга сопряженная иррадиация меняется от момента к моменту в зависимости от меняющегося морфологического развития этих путей и их функционального изменения от внешних раздражений. Во всех остальных системах нервных путей головного и спинного мозга иррадиация возбуждения происходит всегда по одному типу, согласно прирожденной морфологической организации этих путей, и потому она здесь не может являться сопряженной.

2. Каждый раз, как при индивидуальной, так и прирожденной деятельности возбуждение иррадирует не только по наиболее развитым, хорошо специализированным нервным путям, но также по многим другим нервным путям, т. е. вообще в центральной нервной системе. Путем этой общей иррадиации и другие нервные центры могут притти в активное состояние, именно те, в которых возбудимость была почему-либо повышена в достаточной мере.

3. Сопряженный характер иррадиации возбуждения по всей вероятности обуславливается тем, что в наиболее возбудимых корковых путях нейрофибриллярной массы больше, осевые цилиндры в нервных волокнах толще, синапсы между нейронами тоньше, кроме того плазматические перепонки более проницаемы, чем в других путях. По этой причине сопротивление к проведению электрического тока в наиболее возбудимых путях меньше, чем в других путях. Благодаря этому биоэлектрический ток, который возникает при возбуждении, распространяется в данном нервном пути, еще раньше иррадиации возбуждения, тем сильнее, чем меньше сопротивление этого пути и чем оно больше во всех других путях. Вследствие этого биоэлектрический ток возбуждения оказывает разрыхляющее действие на плазматиче-

ские полупроницаемые пути с малым сопротивлением в большей степени, делая их более проницаемыми для ионов, а, значит, и для распространения процесса возбуждения, чем на таковые перепонки других путей с большим сопротивлением. Сообразно с этим иррадиация возбуждения в коре большого мозга должна происходить по тому же принципу, как распространение электрического тока в системе проводников разного сопротивления.

VII. Происхождение индивидуально-приобретенных рефлексов.

1. Рецепторная генерализация индивидуальных рефлексов.

Как указывалось выше, в начале образования индивидуального рефлекса последний является генерализованным в том смысле, что его вызывают не только обычное индивидуализируемое раздражение, но и разного рода необычные раздражения, иначе говоря—индивидуальный рефлекс наступает не только от раздражения одного определенного рецептора, но и других рецепторов того-же качества и даже других качеств. С укреплением же индивидуального рефлекса, в результате многократного сочетания раздражения данного рецептора с основным раздражением, происходит такая дифференциация рефлекса, что последний вызывается только раздражением данного рецептора. Такого рода генерализацию и дифференциацию рефлекса я буду называть рецепторной генерализацией и дифференциацией. Этим названием я хочу отличить ее от другого рода генерализации и дифференциации рефлекса, который состоит в том, что в начале образования индивидуального рефлекса последний охватывает в большей или меньшей степени почти все тело, почти весь эффекторный механизм. Например, в случае образования у собаки индивидуального оборонительного рефлекса на одной ноге первоначально на индивидуальное раздражение реагирует не только эта нога, но и другие двигательные органы: животное движет всеми ногами— оно передвигается, порывисто дышет, визжит, поворачивает голову и все тело и т. д. Но спустя несколько дней работы, то-же индивидуальное раздражение производит главным образом движение обычно раздражаемой ноги и еще небольшое движение головы.

Эту своеобразную генерализацию и дифференциацию периферического эффекта я буду называть в дальнейшем **э ф ф е к т о р н о й**.

Рецепторная генерализация индивидуального рефлекса, как это было показано мною в ряде статей, обуславливается повышением возбудимости вообще в коре и в особенности около тех самых корковых очагов, которые воспринимают индивидуальное и основное раздражение. Это повышение возбудимости есть результат повторного возбуждения этих очагов и иррадиации возбуждения из них вообще в коре. Вследствие повышенной возбудимости возбуждение, вызванное посторонним раздражением, настолько сильно иррадирует в коре, что оно в состоянии активировать все те корковые участки, в которых возбудимость была повышена особенно сильно, и прежде всего в очагах индивидуального и основного раздражения. Следовательно, постороннее раздражение должно вызвать такой же внешний эффект, как основное или индивидуальное раздражение. Естественно, чем слабее постороннее раздражение и чем дальше соответствующий ему воспринимающий очаг от очагов индивидуального и основного раздражений, тем слабее должен быть вызываемый им внешний эффект.

Когда новое, индивидуализируемое раздражение сочетается с тем же самым основным раздражением, которое уже раньше служило для образования индивидуальных рефлексов на том же животном (напр., если сначала был образован индивидуальный двигательный рефлекс на звук путем сочетания с электрическим раздражением правой передней ноги, а затем — новый рефлекс на какое-либо другое раздражение путем сочетания с электрическим раздражением той же правой передней ноги), то новый рефлекс образуется без значительной генерализации, в то время как в случае образования первого рефлекса генерализация всегда более или менее значительна. Этот факт служит хорошим подтверждением данного выше объяснения. Корковые очаги возбуждения от электрического раздражения тесно связаны путем временных связей с очагом индивидуального раздражения уже существующего рефлекса и затем путем хорошо тренированных путей с корковым двигательным аппаратом раздражаемой ноги. Поэтому при образовании нового индивидуального рефлекса путем уже примененного основного раздражения возбуждение от последнего раздражения распространяется главным

образом по этим хорошо возбудимым нервным связям и, согласно закону сопряженной иррадиации возбуждения, оно не может иррадиировать вообще в коре в такой мере, чтобы повышать здесь возбудимость до степени, достаточной для генерализации рефлекса.

В период рецепторной генерализации рефлекс может вызываться необычными раздражениями как через временные связи из очага индивидуального раздражения, так и помимо них путем общей иррадиации возбуждения непосредственно через корковый двигательный аппарат. Можно привести не мало фактов, которые будут свидетельствовать, что тот или другой корковый рефлекс может быть вызван помимо временных связей благодаря иррадиации возбуждения вообще в коре больших полушарий. Так например, если после полной дифференциации рефлекса на правой передней ноге приложить сильное электрическое раздражение к какой-либо другой ноге, которое производит бурную реакцию, то в течении нескольких минут после этой реакции индивидуальное раздражение будет производить рефлекс на другой ноге, с корковым двигательным аппаратом которой не было временных связей, а не на правой передней ноге (См. рис. 20).

Совершенно аналогичный факт дается Зальмансоном (189) при изучении индивидуальной деятельности по методу Фурсикова и Воскресенского. Он после образования индивидуального оборонительного рефлекса на левой задней лапе на стук метронома вскрыл правое полушарие и отравил стрихнином двигательную сферу правой передней ноги. После операции до отравления метроном давал слабую сгибательную реакцию, как обычно, на левой задней ноге. При отравлении же он производил сильную двигательную реакцию на правой передней ноге. Очевидно, это происходило помимо временных связей в силу общей иррадиации возбуждения и активирования этим возбуждением двигательного участка правой передней ноги, где возбудимость была чрезвычайно повышена стрихнинным отравлением. Или, напр., когда собака приходит в сильно-возбужденное состояние от повторных сильных электрических раздражений, или от долгого стояния в станке, тогда всякого рода необычные раздражения в состоянии вызвать движение той ноги, на которой рефлекс был образован, корковый двигательный аппарат которой находится в состоянии особенно высокой возбуди-

мости. В этом случае мы имеем явление того же рода, как это наблюдали Амантеа (8) и Беритов (44) при локальном стрихнинном отравлении определенной двигательной зоны. Как известно, при этом условии каждое деятельное раздражение кожи или чувствующих нервов, или разных неотравленных двигательных участков, а также раздражение звуками способны вызвать эффект из отравленного участка, благодаря тому, что возбудимость в нем была чрезвычайно повышена стрихнинным отравлением. Очевидно, и в случаях сильно-возбужденного состояния необычное раздражение дает индивидуальный рефлекс благодаря возбуждению двигательного коркового участка в силу общей иррадиации возбуждения, помимо временных связей.

Но так как одновременно возбудимость повышается в очаге индивидуального раздражения и около него в пределах соответствующей воспринимающей области, то поэтому разного рода необычные раздражения, в особенности того же качества, способны вызывать двигательный рефлекс точно также через очаг индивидуального раздражения. Значит, необычные раздражения вызывают индивидуальный рефлекс путем общей иррадиации возбуждения помимо временных связей, с одной стороны непосредственно через корковый двигательный аппарат и с другой стороны через очаг индивидуального раздражения, который уже при-

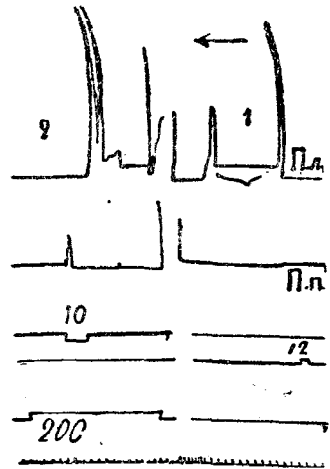


Рис. 20 „Боб“. 28. XI. 1916. Извращение индивидуального рефлекса на правой передней ноге на звук 200 к. в 1 сек. в связи с электрическим раздражением другой ноги. В оп. 1 раздражается электрическим током левая передняя нога (средний сигнал); быстро поднимается левая передняя нога, а затем сейчас же опускается и собака пытается зубами сорвать электроды. В оп. 2, спустя 10 мин. после первого опыта, звук 200 к. производит сильный эффект на левой передней ноге, вместо обычного эффекта на правой передней. Этот звук сочетается с электрическим раздражением правой передней ноги, которое вызвало небольшой эффект на ней.

водит в действие тот же двигательный аппарат посредством временных связей.

В воспринимающей области индивидуального раздражения степень возбудимости того или другого участка будет зависеть от степени функционального развития анатомических связей этого участка с очагом индивидуального раздражения. Я считаю в высшей степени вероятным, что чем ближе стоят соответствующие звуки друг к другу, тем интимнее также функциональная связь между соответствующими воспринимающими корковыми участками. Так, Бурмакин (124) в лаборатории Павлова показал, что генерализация слюнного рефлекса имеет тенденцию ограничиваться одной определенной группой звуков, к которой принадлежит данный индивидуальный звук, а именно группой тонов, шумов и стуков. Обычно впервые употребленный посторонний необычный звук вызывает данный индивидуальный рефлекс только в том случае, если последний был образован на звук из группы, однородной с данным необычным звуком в физиологическом отношении.

Кроме того укажу на мнение Мунка (281), что корковое представительство разнородных звуков разное. Впоследствии Ларионов (255) из лаборатории Бехтерева пытался доказать это путем более подробного исследования. Исследуя слуховую воспринимающую область собаки после экстирпации разных отделов из этой области, он пришел к заключению, что корковые участки, воспринимающие музыкальные звуки, располагаются в порядке их естественного положения в отношении высоты. Значит, более близкие по высоте звуки обладают более близким друг к другу корковым представительством.

Отсюда следует, что возбуждение одного определенного воспринимающего участка при всех прочих равных условиях тем сильнее влияет на тот или другой участок соответствующей воспринимающей области, чем он ближе к последнему и чем он интимнее связан с ним. А потому, и повышение возбудимости вокруг очага индивидуального раздражения будет тем сильнее в отношении данного необычного звука, чем ближе стоит этот звук к индивидуальному звуковому раздражению. Вот это обстоятельство имеет существенное значение для понимания того факта, что в период рецепторной генерализации чем более разнится данный необычный раздражитель от обычного, индивидуального раздражителя, тем слабее он производит индивидуаль-

ный рефлекс, а значительно отличающиеся раздражители не вызывают его совсем. Понятно, чем менее интимна функциональная и анатомическая связь данного коркового участка, воспринимающего необычное раздражение, с очагом индивидуального раздражения, тем менее будет повышаться в нем возбудимость под влиянием сочетания обычного раздражения с электрическим, а потому тем слабее будет влияние иррадирующего из него возбуждения на очаги индивидуального и электрического раздражения, а также на двигательные участки коры. Затем, означенное обстоятельство имеет существенное значение для понимания постепенности генерализации рефлекса. Так как в данном корковом участке необычного раздражения тем больше будет повышаться возбудимость, чем интимнее функциональная и анатомическая связь его с очагом индивидуального раздражения, то поэтому в период образования индивидуального рефлекса, чем ближе будет стоять данный необычный звук к обычному, тем скорее начнет он производить возбуждение такой интенсивности, что оно будет в состоянии путем иррадиации активировать очаг индивидуального раздражения, а также воспринимающую область и двигательные участки коры, обычно возбуждаемые электрическим раздражением.

2. Рецепторная дифференциация индивидуальных рефлексов.

Временные связи специально для данного индивидуального раздражителя образуются с некоторой постепенностью. В результате частых и сильных иррадиаций возбуждения по некоторым путям между корковым очагом, воспринимающим обычное индивидуальное раздражение, и кожно-двигательными очагами, которые вслед за ним приходят в возбуждение от электрического раздражения, устанавливаются особые интимные связи.

Как указывалось выше, рецепторная генерализация рефлекса обуславливается повышением возбудимости вокруг очага индивидуального раздражения и вообще в коре, благодаря иррадиации возбуждения из этого очага, а также из очагов, возбуждаемых электрическим раздражением. Но вот в некоторый период работы достигается значительное укрепление временных связей между очагом индивидуального раздражения и очагами основного раздражения. Этот момент становится поворотным пунктом в развитии индивидуального рефлекса, ибо согласно закону со-

пряженной иррадиации возбуждения с дальнейшим развитием означенных временных связей должно быть связано усиление иррадиации возбуждения по путям временных связей и одновременно ослабление ее по всем остальным путям. А это обстоятельство должно привести к понижению возбудимости, как вокруг начального пункта временных связей воспринимающего очага индивидуального раздражения, так и вокруг воспринимающего очага и двигательных участков, возбуждаемых основным раздражением. Вместе с этим, конечно, возбудимость должна понизиться во всей остальной коре больших полушарий. Эта тенденция локализации повышенной возбудимости лишь в первичных очагах возбуждения, конечно, приведет к тому, что с каждым новым сочетанием, в связи с большим укреплением временных связей и возбуждение конечного пункта их, двигательного участка, будет направляться все больше по пирамидным путям к периферическому органу и все меньше распространяться в коре больших полушарий.

Кроме того, с дальнейшим укреплением временных связей, в воспринимающей области индивидуального раздражения первым делом потеряют повышенную возбудимость те участки, которые были связаны наименее интимно с очагом индивидуального раздражения. Вот поэтому при образовании рефлекса на музыкальный звук, сначала шумы и более отдаленные по высоте и по тембру звуки перестают вызывать сильное возбуждение и благодаря этому перестают производить генерализованный индивидуальный рефлекс. После этого перестают вызывать этот рефлекс более близкие звуки, потому что спустя некоторое время и они застают соответствующий участок воспринимающей области в состоянии малого повышения возбудимости или даже без повышения. Рефлекторная деятельность на посторонние раздражения другого качества начинает отсутствовать благодаря одновременному понижению возбудимости во всей остальной коре.

Однако не вся рецепторная дифференцировка рефлекса может быть объяснена понижением возбудимости вообще в коре мозга, а только лишь более грубая, которая наблюдается уже в первые дни работы. Дифференцировка необычных звуков, наиболее близких к обычному звуку, как указывалось выше, является затруднительной и требует многодневной работы. Необходимо их применять изо дня в день, чтобы они перестали вызывать

рефлекс. Для понимания этого явления необходим дальнейший анализ. Близкие необычные звуки несомненно производят рефлекс не только непосредственным действием на двигательные участки, но также через временные связи. Близкие звуки, хотя и производят возбуждение в стороне от очага индивидуального раздражения, но путем иррадиации должны действовать на этот очаг и вызывать эффект через его временную связь. Это между прочим видно из того, что первичное угасание рефлекса на индивидуальный звук 200 к. путем частого повторения ведет к исчезновению рефлекса на все необычные звуки; вторичное же угасание рефлекса на необычный звук нередко также производит угасание рефлекса на обычный звук, но чаще вызывает только более или менее сильное ослабление этого рефлекса (Эльясон 450, Протопопов 346, Шевалев 437). Понятно, такое взаимодействие между рефлексами обычного и необычного звуков едва ли могло иметь место без наличия общей временной связи. Кроме того, как только необычное звучание перестает вызывать рефлекс, оно обнаруживает отрицательное действие на индивидуальный рефлекс, именно индивидуальный звук не вызывает рефлекса во время него. С другой стороны известно, что одно индивидуальное раздражение с угасшим рефлексом данной ноги обычно не устраняет однородного рефлекса той же ноги на другое раздражение. Наоборот, индивидуальное раздражение с угасшим рефлексом часто даже благоприятствует однородному рефлексу. У однородных рефлексов временные связи разные, общими для них являются двигательные участки в коре. Если бы необычный звук владел самостоятельными временными связями, тогда отношение его к обычному звуку было бы такое же, как при действии индивидуального раздражения с угасшим рефлексом на другой однородный рефлекс.

Отсюда мы полагаем, что более трудная рецепторная дифференциация близких необычных звуков как раз связана с тем обстоятельством, что они вызывают рефлекс через временную связь индивидуального рефлекса. Поэтому, дифференцировка этих звуков может произойти только в том случае, если они перестанут действовать на очаг, воспринимающий индивидуальный звук.

Руководствуясь основным принципом локализации очагов повышенной возбудимости, мы должны предположить, что такое

дифференцирование рефлекса обуславливается дальнейшим ограничением повышенной возбудимости вокруг очага индивидуального раздражения. На это указывает между прочим потребность большого времени, большого количества сочетаний для достижения максимальной дифференцировки. Эта медлительность тонкой дифференциации очевидно находится в связи с тем, что с развитием временных связей означенное ограничение возбудимости должно происходить все медленнее и медленнее, ибо возбудимость временных связей, а в зависимости от этого интенсивность происходящей по ним иррадиации, должны возрастать сначала быстро, а затем все медленнее и медленнее.

Состояние повышенной возбудимости в воспринимающей области индивидуального раздражения конечно должно препятствовать такой дифференциации рефлекса, в силу невозможности достигнуть необходимого повижения возбудимости вокруг очага индивидуального раздражения. И действительно хорошо известно по работам из лаборатории Павлова, что на собаках нервных, легко возбудимых дифференциация достигается с большим трудом (Шило 444 и др.). Это явление так же было замечено мной. На „Безухе“, на чрезвычайно подвижной, беспокойной собаке, несомненно с повышенной корковой возбудимостью, я не мог достигнуть дифференцировки на один целый тон, что обычно быстро удавалось получить на других собаках. Дифференциация также значительно затрудняется, если возбудимость повышена благодаря повреждению коры. Особенно сильно это выступает в том случае, если повреждение произошло в данной воспринимающей области. Но в известной степени это может наступить также при повреждении другой воспринимающей области (Крыжановский 239 и др.). Характерно, что на очень возбудимых собаках удается достигнуть быстрой рецепторной дифференциации путем искусственного понижения возбудимости введением в организм такого вещества, которое понижает возбудимость ц. н. с., напр., бромистого натрия (Никифоровский 285, Петрова 327-а).

Однако, дальнейшее понижение возбудимости вокруг очага индивидуального раздражения не является основным условием рецепторной дифференциации ближайших необычных раздражений. Как выше было отмечено, близкие звуки должны применяться ежедневно и очень часто, чтобы они перестали вызывать рефлекс. Следовательно, каждый раз под влиянием необыч-

ного раздражения сначала возбуждается определенный корковый очаг, а затем все элементы временных связей индивидуального рефлекса. При этом в коре должны протекать нервные процессы такого характера, как при образовании отрицательного индивидуального рефлекса, когда индифферентное раздражение систематически сочетается со слабым индивидуальным рефлексом. В последнем случае сначала возбуждается кора мозга от индифферентного раздражения, а затем все корковые элементы индивидуального рефлекса. Вследствие этого, как известно, индифферентное раздражение после нескольких сочетаний становится отрицательным сигналом по отношению к индивидуальному рефлексу. Точно также при рецепторной дифференциации рефлекса мы должны иметь дело с образованием отрицательного рефлекса: необычное раздражение становится отрицательным сигналом по отношению к индивидуальному рефлексу.

Происхождение этого явления требует специального рассмотрения. Мы до сих пор образование индивидуального рефлекса приписывали, согласно учению Павлова, возникновению временных связей от коркового очага индивидуализируемого раздражения к очагам основного раздражения, т. е. только по одному направлению от очага слабого раздражения к очагу сильного. Однако, такое представление противоречит прежде всего нашему пониманию протекания нервных процессов в коре мозга при сочетании индивидуализируемого раздражения с основным. Каждый раз при сочетании возбуждение должно иррадиировать вообще в коре мозга из всех первично-возбужденных очагов как основного раздражения, так и индивидуализируемого. Вследствие этого иррадируемое возбуждение из одного очага неминуемо должно действовать на другие очаги. В результате такого взаимодействия должны возникать временные связи как одного направления от очага слабого раздражения к сильному, т. е. поступательная временная связь, так обратного направления—от сильного очага к слабому—обратная временная связь. Следовательно, с образованием индив. рефлекса в одно и то же время будут действовать каждый раз временные связи обоих направлений. Причем в то время, как поступательные связи будут вести к определенному индивидуальному рефлексу, обратные связи будут производить отрицание этого рефлекса. (См. схем. рис. 21-а). Подробно об обратных временных связях будет изложено ниже в особом отделе; там же бу-

дет рассмотрена роль их в каждом роде индивидуальных рефлексов. Здесь мы коснулись этой проблемы, поскольку это нужно было для понимания тонкой рецепторной дифференциации индивидуального рефлекса.

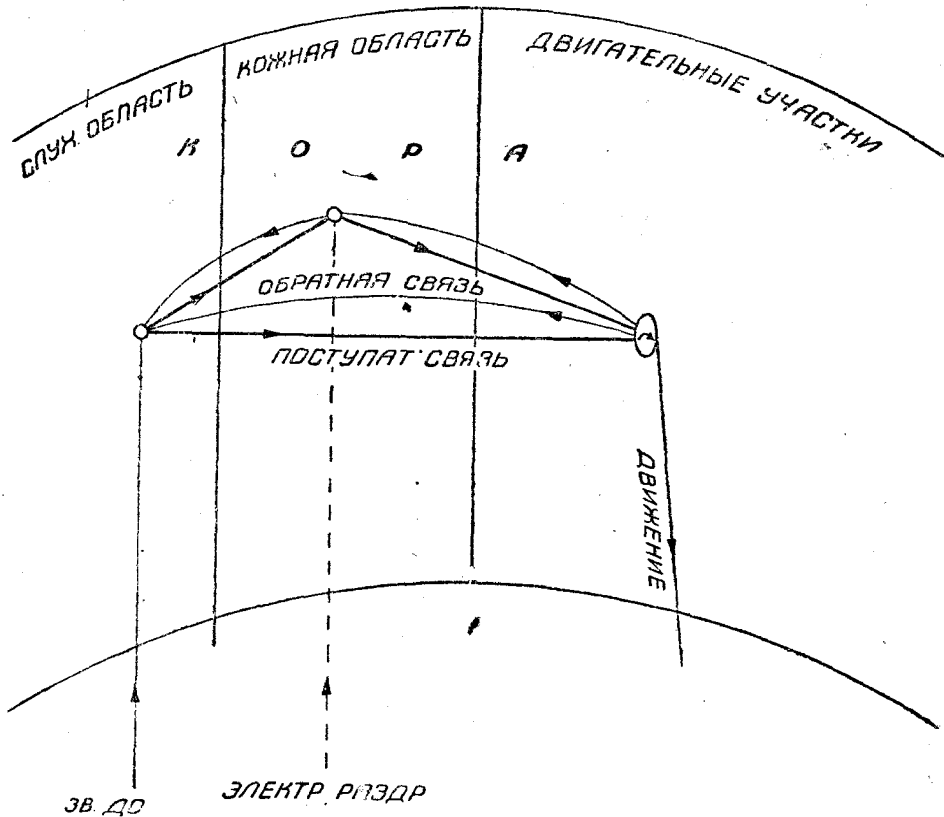


Рис. 21-а. Схематический рисунок временных связей индивидуального двигательного рефлекса на звук тонвариатора До. Даны в коре мозга один очаг возбуждения в слуховой области от раздражения звуком, другой — в кожной воспринимающей области, от основного электрического раздражения кожи и еще третий в двигательной области. Все они соединены временными связями как поступательными (более толстые линии), так и обратными (более тонкие линии). Стрелки показывают направление иррадиируемого возбуждения в этих связях.

Во время тонкой дифференцировки индивидуального рефлекса мы безусловно имеем взаимодействие между корковыми очагами необычного раздражения и теми нервными элементами, которые участвуют во временных связях обычного индивидуаль-

ного рефлекса. В результате этого взаимодействия между данными очагами возникают поступательные временные связи с одновременным развитием обратных связей от всех корковых элементов рефлекторной дуги индивидуального рефлекса к очагу необычного раздражения. Следовательно, при применении необычного дифференцируемого раздражения возбуждение поступает по поступательным связям в выше названные корковые элементы индивидуального рефлекса; отсюда же оно иррадирует как по пирамидным путям к периферическому органу, так и через обратные связи к очагу необычного раздражения. Но по условиям взаимодействия обратные связи развиваются в такой мере, что возбуждение распространяется из корковых элементов индивидуального рефлекса по преимуществу в эти связи и потому оно, согласно закону сопряженной иррадиации возбуждения, может не производить двигательного эффекта.

Наиболее яркое доказательство образования обратных временных связей при тонкой дифференциации дается в одной новейшей работе Подкопаева из лабор. Павлова (334). Этот автор образовал пищевой слюнной рефлекс на кожно-механическое раздражение путем надавливания тупых иглол, т.-наз. колодки, на голень левой задней ноги. Это раздражение не болезненное, оно не вызывает оборонительной реакции; в период же дифференциации необычных кожных участков раздражение последних вызывало двигательную реакцию, которая состояла в резких оборонительных движениях тех частей тела, где находился дифференцируемый кожный участок. Если, напр., необычное место раздражения находилось на левой передней ноге, то в момент раздражения отдергивалась эта нога, иногда эти отдергивания совпадали с ритмом раздражения. При раздражении на плече, собака резко отводила плечо, при раздражении на бедре, собака отдергивала заднюю ногу и оседала на задние ямки. Во время этих реакций, слюнная реакция отсутствовала. Словом, получалась такая картина, как если бы данные необычные кожные участки раздражались „болезненно“ или повреждающе щипанием или электрическим током. Очевидно, тактильное, не болезненное кожно-механическое раздражение стало индивидуальным сигналом к оборонительным реакциям.

Это явление могло получиться только благодаря преимущественному развитию обратных временных связей от корковых элементов обычного индивидуального рефлекса к корковым оча-

гам возбуждения от раздражения дифференцируемых участков кожи. При раздражении дифференцируемого кожного участка возбуждение соответственного коркового очага по поступательным связям вызывает деятельность в нервных элементах пищевого слюнного рефлекса. А возбуждение этих элементов иррадирует обратно через обратные связи к корковому очагу дифференцируемого раздражения. От этого здесь получается такое усиленное возбуждение, как это бывает при повреждающем раздражении соотв. кожного участка. При этом слюнная реакция отсутствует, ибо возбуждение элементов пищевого рефлекса главным образом иррадирует по обратным связям и сообразно этому, согласно закону сопряженной иррадиации, оно распространяется с субминимальной интенсивностью к подкорковым слюноотделительным центрам.

Итак, трудность дифференциации наиболее близких индивидуальному раздражению необычных раздражений состоит в том, что эти раздражения вызывают рефлекс через временные связи, которые образовались на индивидуальное раздражение. Дифференциация этих необычных раздражений зависит прежде всего от дальнейшего ограничения повышения возбудимости в области очага индивидуального раздражения и затем от преимущественного развития обратных временных связей между очагами необычных раздражений и корковыми элементами индивидуального рефлекса.

3. Вторичная рецепторная генерализация индивидуальных рефлексов.

Раз процесс рецепторной дифференциации индивидуального рефлекса зависит от понижения возбудимости вообще в коре больших полушарий и главным образом вокруг очага, воспринимающего индивидуальное раздражение, то всякое обстоятельство, повышающее здесь возбудимость, должно устранить дифференцировку, т. е. производить рецепторную генерализацию рефлекса. Это так и бывает. Вторичная генерализация уже дифференцированного рефлекса — самое обычное явление. Так, в конце опытного дня, т. е. после двух-трех часов стояния в станке, собаки всегда обнаруживали более или менее сильное беспокойство.

Иногда это выражалось в визгах и поворачивании головы к дверям. Но нередко оно проявлялось и в бурной форме, в виде порывистых общих движений. Вот в этот период, когда возбудимость животного, а значит, и коры больших полушарий должна быть повышенной, рефлекс подвергался генерализации. Генерализация оказывалась тем обширнее, чем сильнее было общее беспокойство — вплоть до наступления рефлекса на шум (Беритов 73). Или вот другой пример. По работам из лаб. Павлова известно, что отравление животного кофеином ведет наравне с повышением возбудимости к генерализации рефлекса (Никифоровский 285).

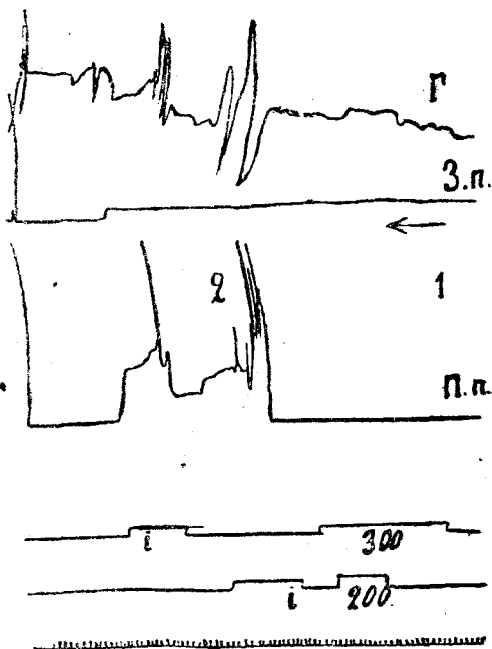


Рис. 21 б. „Боб“. Действие дифференцированного раздражения сейчас после индивидуального рефлекса. В оп. 1 необычный звук 300 вол. в 1 сек. не дает рефлекса; более того, во время него обычный звук 200 вол. также не дает рефлекса. В оп. 2, спустя несколько секунд после первого опыта, обычный звук дает рефлекс, а вслед за этим и необычный звук 300 производит значительный рефлекс.

Но рецепторная генерализация может быть вызвана очень легко искусственно на короткое время. Напр., известно из лаб. Павлова, что неожиданный сильный звук может оказаться достаточным для более или менее значительной генерализации рефлекса на несколько секунд или даже в течении десятка минут и более (Беляков 38). В условиях моих опытов очень легко генерализация вызывалась рядом быстро следующих друг за другом электрических раздражений, все равно, с обычным сочетанием или без него. Например, если с промежутком 2—5' мин. производится 2—3 раза такое электрическое раздражение, которое вызывает общее движение, то это может оказаться достаточным для генерализации рефлекса. Это, понятно, происхо-

дит потому, что с сильным раздражением связано сильное повышение возбудимости как корковых двигательных участков, так и всей коры. Явления этого рода также хорошо известны в лаб. Павлова (Зеленый 194). Характерно, что генерализация рефлекса в некоторой малой степени может быть достигнута даже путем вызова индивидуального рефлекса. Так напр., сейчас после индивидуального рефлекса на обычный звук и близкие к нему хорошо дифференцированные звуки дают рефлекс (рис. 21-b).

Итак, во всех тех случаях, когда на лицо повышенная возбудимость в коре большого мозга, рецепторная дифференциация ослабевает более или менее в зависимости от степени повышения корковой возбудимости.

4. Образование новых однородных и разнородных рефлексов.

Как уже указывалось выше, при образовании однородных рефлексов, каждый новый рефлекс генерализуется слабее предыдущего и дифференцируется значительно быстрее его. Кроме того, этот новый рефлекс протекает почти в такой форме, как старый рефлекс. Если старый рефлекс протекал длительно в связи с действием проприоцептивного индивидуального рефлекса, то и новый протекает почти также длительно. Если старый рефлекс имеет двойной характер: сначала в виде общих движений, а затем длительное изолированное поднятие ноги, то и новый рефлекс носит совершенно такой характер. Так, напр., это наблюдалось в одном случае на „Бобе“, когда после образования длительно-протекающего рефлекса на звук 200 к. в 1 сек. на правой передней ноге, мы стали образовывать рефлекс на стук метронома на той же ноге. Рефлекс образовался сразу после двух сочетаний, а после шести сочетаний он протекал совершенно также, как старый рефлекс на звук 200 к. (см. рис. 22).

При образовании же разнородных рефлексов замечено, что каждый новый рефлекс возникает и генерализуется, как первый рефлекс. При этом характерно, что всякий раз до образования соответствующего рефлекса, новый индивидуальный сигнал производит эффект уже существующего рефлекса (см. рис. 23).

При одном сопоставлении данных фактов ясно, что причина легкости образования однородных рефлексов должна заключаться в том, что мы здесь имеем дело с одними и теми же ответными двигательными участками. В этих корковых участках

возбудимость уже повышена предыдущей работой, а потому образование временных связей с этими участками должно быть сильно облегчено. А так как эти участки уже связаны с определенными воспринимающими корковыми очагами посредством хорошо развитых временных связей, а также с нижележащими координирующими аппаратами определенной ноги, посредством

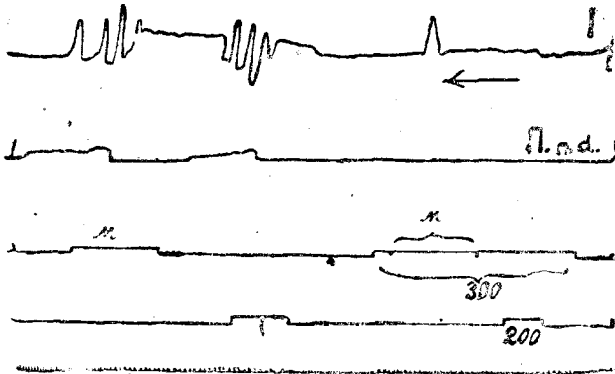


Рис. 22. „Боб“. 17. П. 19.7. Образование однородного индивидуального рефлекса на метроном 100 уд в 1 сек. на правой передней ноге. 2-й день работы, всего после 10 сочетаний. (начала испытывается влияние необычного дифференцированного звука 300 к. на индивидуальные рефлексы на звук 200 к. и на метроном. Оба рефлекса отсутствуют во время дифференцированного звука. Затем дается оба рефлекса в отдельности: сперва на звук 200 к., потом на метроном. Как ориентировочная реакция (верх. кр.), так и движение ноги (ниж. кр.) совершенно одинаковой интенсивности и продолжительности.

хорошо развитых пирамидных путей, то, понятно, иррадиация возбуждения вообще в коре должна была происходить очень слабо. Вследствие этого возбудимость в коре мозга не может повыситься в такой мере, чтобы вызвать значительную генерализацию рефлекса.

Характерные же особенности образования разнородных рефлексов должны зависеть от того, что здесь ответные двигательные участки разные. Те двигательные участки, которые возбуждались прежним основным раздражением по преимуществу, обладают высокой возбудимостью. Они поэтому в начале больше подготовлены для образования временных связей, чем двигательные участки, возбуждаемые обычно вторым основным раздражением.

А так как второе основное раздражение активизирует в силу иррадиации возбуждения как одни двигательные участки, так и другие, то вследствие этого временные связи должны были установиться скорее с первыми более возбудимыми участками, чем со вторыми.

Но для лучшего выяснения физиологической природы этих явлений я подробно останавлиюсь на анализе конкретной фактического материала.

На „Бобе“ первый рефлекс был образован на правой передней ноге на звук тонвариатора 200 к. в сек. Когда мы взялись за образование нового оборонительного рефлекса на правой задней ноге в ответ на звуки тонвариатора 400 кол. в 1 сек., а затем на чесание спины, сочетая его с электрическим раздражением этой ноги, то, как уже указывалось, в обоих случаях первоначально индивидуальное раздражение давало рефлекс на правой передней ноге. Только позднее, после многократных сочетаний, индивидуальный рефлекс стал наступать на правой задней ноге. При этом сперва вызывалось общее движение с усиленным поднятием правой задней ноги, а уже потом изолированное поднятие правой передней ноги (Рис. 23, оп. 2).

Можно было бы думать, что звук 400 к. вызывает изолированный рефлекс на передней ноге в первый день работы в силу генерализации рефлекса на звук 200 к., тем более, что на другой день промежуточные звуки 250 и 300 к., которые раньше были отдифференцированы и не давали положительного рефлекса, теперь также дают рефлекс на передней ноге. Возможно, что это так и было в данном случае. Но вот, когда в последующей серии опытов и чесание стало давать рефлекс первоначально на правой передней ноге, то это уже ни в коем случае нельзя отнести за счет генерализации рефлекса на звук 200 к. Первое чесание было испытано после 43 сочетаний звука 400 к. с электрическим раздражением, и оно не вызвало индивидуального рефлекса на ногах. Чесание стало давать рефлекс после 5 сочетаний. Затем, в этот день звонок не давал рефлекса, он, наоборот, отрицательно действовал, как на старый рефлекс на звук 200 к., так и на новый рефлекс на чесание. Очевидно, чесание производит индивидуальный рефлекс на правой передней ноге, благодаря образованию новых временных связей от очага, воспринимающего

кожно-механическое раздражение, к двигательным участкам правой передней ноги.

Образование индивидуального рефлекса сначала на правой передней ноге, а затем на задней ноге должно быть обусловлено тем, что уже электрическое раздражение задней ноги производило эффект не только на этой ноге, но также на передней ноге, и даже легче на передней, чем на задней. Именно, пороговое раздражение задней ноги вызывало только сгибание правой передней ноги. Это, разумеется, объясняется тем, что корковые двигательные участки передней ноги обладали в это время высокой возбудимостью и поэтому возбуждение, иррадиирующее из коркового очага, воспринимающего кожное раздражение, приводит в активное состояние первым делом эти двигательные участки. (Рис. 24). Более сильное кожное раздражение производило эффект в виде общих движений с сильным поднятием раздраженной ноги, именно благодаря одновременному возбуждению различных двигательных участков в коре большого мозга. Но после раздражения общее движение сменялось продолжительным поднятием передней ноги (См. рис. 24 и рис. 23, оп. 1). Очевидно, это поднятие передней

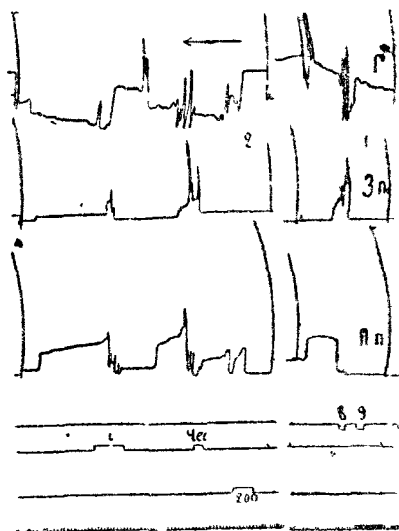
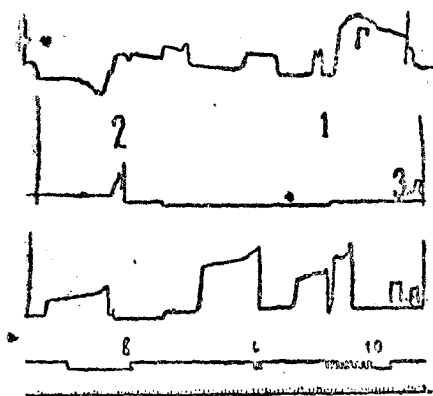


Рис. 23 „Боб.“ 21. II, 1917. Образование индивидуального рефлекса на правой задней ноге на чесание спины при наличии хорошо укрепленного индивидуального рефлекса на правой передней на звук 200 к. в 1 сек. В оп. 1 дается рефлекс от умеренного электрического раздражения правой задней ноги. Во время раздражения общее движение со значительным сгибанием правой задней ноги, а после него изолированное поднятие правой передней ноги. В оп. 2 сперва дается звук 200 к. в 1 сек. который вызывает изолированное сгибание правой передней ноги. После этого два раза пробуются чесание спины: в обоих случаях сначала наступает общее движение, а затем изолированное поднятие правой передней ноги.

ноги зависело от раступления вторичных проприоцептивных индивидуальных рефлексов, возникших во время предыдущей

работы в связи с образованием на этой ноге оборонительных индивидуальных рефлексов.

При образовании индивидуального рефлекса на задней ноге регулярно применялась такая сила электрического раздражения, которая производила означенный двойной эффект: во время раздражения общее движение с усиленным поднятием правой задней ноги, а после раздражения — изолированное поднятие правой передней ноги.



Вследствие этого индивидуализируемое раздражение должно было образовать временные связи как с участками коры, производящими первую часть рефлекса, так и с теми участками, которые производили вторую часть.

Рис. 24 „Боб“ 18. III. 1917. Извращение оборонительного рефлекса на электрическое раздражение правой задней ноги, в связи с существованием хорошо развитых индивидуальных рефлексов на правой передней ноге. В оп. 1 несколько раз прикладывается слабое электрическое раздражение к правой задней ноге (10 см. расст. кат.). Оно дает значительное сгибание на правой передней ноге, а на правой задней не дает никакого эффекта. В оп. 2 берется более сильное электрическое раздражение (8 см.); оно вызывает сначала небольшое сгибание правой задней с общим движением, а затем длительное изолированное сгибание правой передней.

Из данного анализа наблюдаемых явлений следует заключить, что первая часть индивидуального рефлекса на чесание, состоящая из общих движений, образовалась вся заново путем возникновения новых временных связей с областью коры, воспринимающей раздражение кожи задней ноги, и с разнообразными двигательными участками,

принимающими участие в рефлексе от этого раздражения. Другая же часть, изолированное сгибание передней ноги, должна быть тем самым рефлексом, который образовался после первых сочетаний через двигательные участки передней ноги. Так как в этих участках возбудимость была повышена всей предыдущей работой, то временная связь с этими

участками установилась раньше, чем со всеми остальными участками коры.

Весьма характерна разница в стойкости той и другой части рефлекса. При его повторении без сочетания с электрическим раздражением первая общая часть исчезает много раньше, чем вторая—изолированное сгибание передней ноги (Рис. 23, он. 2). Кроме того, после первого дня работы—рефлекс на чесание сохранился до следующего дня лишь в виде изолированного сгибания передней ноги. Отношение той и другой части рефлекса к посторонним раздражениям точно также неодинаково. Как во время них, так и вскоре после, первым долгом устраняется первая часть рефлекса. В таких случаях изолированное сгибание правой передней ноги наступает с самого начала рефлекса. На фиг. 25 дается соответствующая иллюстрация.

На основании этих фактов следует заключить, что временные связи, которые образуются с уже работавшей частью старой рефлекторной дуги, напр., с двигательными участками правой передней ноги, не только возникают раньше, но кроме того являются много прочнее, чем другие временные связи, которые образуются совершенно заново при тех же внешних условиях с другими двигательными участками, напр., задней ноги.

Из вышесказанного ясно вытекает, что легкость образования нового однородного рефлекса зависит главным образом от особого функционального Инд.-приобр. деятельность.

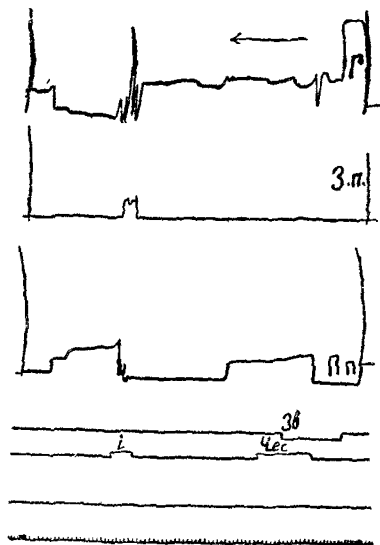


Рис. 25. „Боб“ 21. III. 1917. Влияние необычного постороннего раздражения—звонка на индивидуальный рефлекс на чесание спины. Во время комбинации чесания со звонком чесание вызывает только вторую часть рефлекса, поднятие правой передней ноги. 30 сек. позднее после звонка повторное чесание дает обе части рефлекса: общее движение с последующим изолированным поднятием правой передней ноги.

состояния конечного пункта временных связей, в нашем случае, корковых двигательных участков. Чем лучше эти участки подготовлены всей предыдущей работой, тем легче они вступают во взаимодействие и тем легче образуют временные связи.

В последнее время некоторые авторы не могли добиться сразу полной дифференциации разнородных рефлексов на симметричных конечностях. Так, Протопопов (347) вообще не мог добиться дифференциации, а Ильинский (215-а) из Института Мозга им. Бехтерева не мог получить ее, если индивидуальные сигналы брались одного и того же качества, напр., на звонки. Только после образования разнородных рефлексов на разно-качественные сигналы—звонок и свет, ему удалось получить разнородные рефлексы и на два звонка. Это, конечно, является результатом особенностей их методики. Я в своих опытах не замечал затруднений в образовании разнородных рефлексов в зависимости от того, действуют ли данные сигналы на один рецептор или на два рецептора. Но, конечно, нельзя брать два слишком уже близкие сигнала, напр., два звонка, как было у Ильинского, или два тона одного инструмента—200 и 400 к. в 1 сек. тонваратора Штерна, как было у меня в одном случае, ибо при этом условии получается генерализация индивидуального рефлекса: оба звука начинают производить один и тот же генерализованный рефлекс и потому очень трудно их отдифференцировать полностью. Разумеется, при некоторой настойчивости в работе можно достигнуть полной специализации разнородных рефлексов даже на чрезвычайно близкие звуки. Напр., Зальмансону (190) из Института Высшей Нервной Деятельности удалось сначала образовать пищево-двигательный рефлекс на метроном 76 уд. и оборонительный на ногу на метроном 144 удара, а затем путем постепенной выработки специализации при все меньшей и меньшей разнице ударов, он достиг ее при разнице 112—126 ударов, т. е. на 112 собака давала пищевую реакцию, а на 126—оборонительную.

5. Морфологические и физико-химические основы рецепторной генерализации и дифференциации индивидуальных рефлексов.

Как выше было указано, рецепторная генерализация индивидуального рефлекса наблюдается в начале образования последнего и обуславливается общим повышением возбудимости в коре большого мозга. Это зависит от того, что в начале образования индивидуального рефлекса на индифферентное раздражение корковый очаг этого раздражения не связан с каким-либо другим участком коры при посредстве морфологически хорошо

развитых нервных путей; поэтому биоэлектрический ток возбуждения, который возникает в очаге индивидуального раздражения, распространяется в нервных путях коры с более или менее одинаковой интенсивностью. От этого я полагаю, в этот период образования индивидуального рефлекса возбуждение должно иррадиировать во всей коре более или менее равномерно.

Но, как известно, проницаемость плазматических перепон живых элементов во время возбуждения больше, чем при покое (Höber 180 и др.). И, естественно, она должна быть тем выше, чем сильнее и чаще повторяется процесс возбуждения. Очаги возбуждения индивидуального и основного раздражения, а также ответные секреторные и двигательные участки должны испытывать особенно сильные и особенно частые возбуждения. Соответственно этому под влиянием данных раздражений в соответствующих им первично возбуждаемых нервных элементах будет сопротивление к электрическому току после каждого сочетания будет уменьшаться больше, чем в остальных элементах коры. Чем больше разница в сопротивлении тех и других элементов, тем с большей силой биоэлектрический ток будет направляться из данных очагов возбуждения по путям, ведущим друг к другу, чем в прочих путях. Это в свою очередь должно облегчить распространение возбуждения между этими очагами и благодаря этому произойдет более сильное развитие соответствующих связей в смысле увеличения возбуждаемой системы, повышения проницаемости протоплазматических перепон, утончения синапсов и увеличения концентрации ионов в последних. А это морфологическое и физико-химическое изменение приведет в свою очередь к дальнейшему функциональному изменению, а именно к значительному повышению возбудимости в нервных путях между очагами индивидуального и основного раздражения и к более быстрой и сильной иррадиации возбуждения в них после каждого возбуждения данных очагов.

С уменьшением сопротивления в нервных путях, соединяющих только что указанные очаги, биоэлектрический ток из этих очагов распространится главным образом через эти пути, а через все остальные нервные связи он пойдет много слабее, обуславливая тем самым ослабление возбуждения во всех остальных путях. В связи с этим и степень проницаемости и электропроводности протоплазматических перепон во всех остальных путях значительно уменьшается, тогда как раньше они были уве-

личены здесь в силу общей и более сильной иррадиации возбуждения. Соответственно этому чисто физическое распространение биоэлектрического тока может ослабеть в этих нервных путях в такой мере, что возбуждение перестанет иррадиировать по ним из очагов индивидуального и основного раздражения.

Итак, то явление, что при образовании первого индивидуального рефлекса более или менее общая равномерная иррадиация возбуждения во всей коре заменяется сопряженной иррадиацией, может быть объяснено тем, что в связи с раздражениями электрическое сопротивление первично возбужденных очагов и путей между ними уменьшается сильнее, чем в остальных нервных путях. Вследствие этого биоэлектрический ток возбуждения распространяется чисто физически из одного первично возбужденного очага к другому сильнее, чем в других нервных путях. Соответственно этому и возбуждение иррадиирует через нервные связи от одного первично возбужденного очага к другому сильнее, чем в других путях.

6. Эффекторная генерализация и дифференциация индивидуальных рефлексов.

Мы выше указывали, что при образовании первого оборотительного рефлекса путем сочетания индивидуализируемого раздражения с электрическим раздражением ноги первоначально индивидуальный двигательный рефлекс является более или менее обширным: животное не только поднимает раздражаемую ногу, но производит движения всех ног, шеи и туловища, порывисто дышет, визжит; потом спустя несколько дней регулярного сочетания, это генерализованное состояние двигательного эффекта постепенно проходит и вся индивидуальная реакция ограничивается обычно поднятием раздражаемой ноги и еще небольшим движением головы, т. е. происходит полная эффекторная, двигательная дифференциация.

Такой диффузный эффект вначале образования рефлекса бывает не при всех условиях опыта. Например, на собаках низкой возбудимости, как, напр., „Белый“, первый рефлекс обра-

зовался на правой передней ноге на звук тонв. 200 к. в 1 сек., почти без всякой двигательной генерализации: в пятом сочетании собака взвизгнула от индивидуального сигнала и в седьмом она двинула переднюю ногу совершенно изолированно. Все другие ноги оставались в покое. Также было на „Бобе“, на собаке умеренной возбудимости. Рефлекс развился на правой передней ноге на звук тонв. 200 к. в 1 сек. с самого начала изолированно. В редких случаях рефлекс наступал на этот звук и на задней правой, причем всегда он следовал после движения правой передней. Изолированному движению правой передней предшествовала ориентировочная реакция головы. Так было и впоследствии. А вот на „Квике“, на довольно подвижной собаке высокой возбудимости, первый рефлекс на передней ноге на звонок являлся очень генерализованным по своему эффекту: индивидуальный сигнал произвел в третьем сочетании ориентировочную реакцию и быстрое движение хвоста, после седьмого сочетания он дал ориентацию, выпрямление, дрожь тела и усиленное движение хвоста; после 8 сочетаний индивидуальный рефлекс усилился и ко всей этой реакции присоединилось еще передвижение. В дальнейшем этот диффузный рефлекс усилился еще больше: собака бьется в станке. Так было в первые четыре дня. Отсюда следует, что двигательный эффект на индивидуальное раздражение является тем более диффузным, чем возбудимее животное, чем выше возбудимость коры большого мозга.

Далее, генерализованный, диффузный двигательный эффект проявляется при образовании первого рефлекса на задней ноге много сильнее, чем при образовании на передней. Даже можно сказать, что при образовании рефлекса на задней ноге он наступает почти каждый раз, не только в том случае, когда он является вообще первым, но и после образования рефлекса на передней ноге. Так, на „Муре“, на собаке средней возбудимости, первый рефлекс образовывался на задней левой ноге на звук 200 к. в 1 сек. Он образовался после первого сочетания—собака смотрит налево на раздраженную ногу, а после 3 сочетаний на звук передвигается вперед; после же 10 сочетаний дает сильное общее движение. Это было в первый день работы. Также было на 2 и 3 день. Но на 4 день после 50 сочетаний за общим движением следовало изолированное поднятие левой задней ноги, а после двух недель работы звук производил изолированное под-

нятие этой ноги. А вот на „Бобе“, на собаке также умеренной возбудимости, мы образовали рефлекс на задней правой ноге после того, как был сильно развит индивидуальный рефлекс на правой передней ноге на звук тонв. 200 к. в 1 сек. и на метроном. Рефлекс на правой задней ноге образовывался на звук того же тонв. 400 к. в 1 сек. К этому времени звук 400 к. был совершенно дифференцирован. Он действовал отрицательно на рефлекс передней ноги. Новый индивидуальный рефлекс на звук 400 к. образовался быстро—уже после первых сочетаний, но он состоял в поднятии правой передней ноги. Но уже после 7 сочетаний движется точно также задняя правая нога. На другой день звук 400 дает сильное общее движение, которое всегда заканчивается поднятием правой передней ноги. При этом в этот день не только данный звук, но и другие индивидуальные звуки 200 к. и метроном дают точно такой же рефлекс, а также необычные звуки 300, 250 к., которые раньше не давали положительного рефлекса. Даже необычный звонок дал один раз такой же эффект. Но уже на третий день намечается определенная дифференциация эффектов: звуки 200 и метроном дают изолированное поднятие правой передней, а зв. 400 двойной эффект: сначала общее движение, с преимущественным участием задней правой ноги, а затем изолированное поднятие правой передней ноги. Впоследствии звук 400 к. был заменен чесанием спины и сочетали его также с электрическим раздражением задней правой. Характер рефлекса все время был двойной. Так было в течении полутора месяцев работы при 156 подкреплениях. (Для иллюстрации см. рис. 23). Из этих данных следует, что при образовании индивидуального рефлекса путем сочетания с электрическим раздражением задней ноги общий двигательный эффект проявляется в индивидуальных рефлексах много сильнее и при том он много труднее поддается дифференциации в смысле ограничения реакции раздражаемой задней ногой, чем при образовании рефлекса путем сочетания с электрическим раздражением передней ноги.

Это явление расхождения двигательных индивидуальных эффектов в зависимости от того, где производится основное электрическое раздражение, имеет по всей вероятности непосредственную связь с характером рефлекторных движений пе-

редней и задней ноги. Передняя нога производит изолированное движение много лучше задних: собака может двигать передними ногами совершенно изолированно для поддержания пищи, во время игры, при нападении, при дрессировке. Вот поэтому, если у собаки раздражается передняя нога, она отвечает на это раздражение прежде всего изолированным движением ее. Лишь потом может наступить общее движение и она может убежать. Но, если собака привязана и бегство невозможно, весь рефлекс на ногах может ограничиться сгибанием раздражаемой ноги, лишь в определенных случаях наступает рефлекс освобождения, в виде общих движений.

При непосредственном раздражении задней ноги первая реакция—не изолированное поднятие ее, а общее движение с перемещением вперед, как это всегда бывает при раздражении сзади. Когда собака привязана, она и тогда немного передвигается вперед. Но так как ляжки не пускают ее, то передвижение заменяется рефлексом освобождения. Очевидно, от этих особенностей прирожденных рефлекторных реакций передней и задней ноги зависит то характерное явление, что на передних ногах легче образуется и дифференцируется изолированное индивидуальное движение, чем на задних ногах.

Теперь перейдем к выяснению физиологической природы диффузной двигательной реакции и ее последующей локализации на одной ноге.

Одновременно с переходом общего двигательного эффекта индивидуального раздражения в дифференцированное поднятие одной ноги происходят аналогичные изменения двигательного эффекта от электрического раздражения. Первоначально этот эффект очень обширный и протекает бурно, а потом ограничивается только раздражаемой ногой. Очевидно, означенное изменение индивидуального эффекта состоит в прямой связи с изменением эффекта от основного раздражения. Как в одном, так и другом случае сначала двигательный эффект вызывался через многочисленные нервные пути из очагов индивидуального и основного раздражения, а впоследствии только через один путь, который ведет к двигательному участку коры, вызывающему сгибание раздражаемой ноги, да еще в тому участку, который производит ориентировочное движение головы. Перед нами стоит вопрос о происхождении этого изменения и первым

долгом мы должны рассмотреть: почему именно меняется двигательный эффект от основного раздражения.

Можно было думать, что это находится в связи с сильным повышением порогов раздражения. Еще в лаборатории Павлова стало известно, что раздражаемый электрическим током участок кожи с течением времени теряет свою раздражительность. Но последняя остается без особенных изменений во всей остальной поверхности тела. Собака, которая первоначально реагировала на раздражение в 11—10 см. расст. кат. сильным общим движением и воем, с течением времени совершенно переставала реагировать не только на это раздражение, но постепенно и на более сильное вплоть до 0 см. (Ерофеева 169). Это явление у меня также наблюдалось каждый раз в результате применения тока в одном и том же участке кожи. В лаборатории Павлова электрическое раздражение служило для образования на него слюнного рефлекса путем сочетания с раздражением ротовой полости. Поэтому ученики Павлова толкуют данное явление, как угнетение деятельности двигательных центров под влиянием иррадиации торможения из пищевого центра (Ерофеева 169, Савич 366 и др.). Но и на моих собаках, где пищевая реакция совершенно отсутствовала, где электрическое раздражение сочеталось с каким-нибудь индифферентным раздражением в роде звука, двигательный эффект от электрического раздражения с течением времени—иногда в продолжении всего нескольких дней—сильно ослабевал. На многих проводимых рисунках сила электрического раздражения дается 3—5 см. расст. кат., в то время как первоначальные пороги бывали 12—13 см. Во всех случаях ослабления раздражительности мне приходилось менять раздражаемый участок, чтобы не исчез или не ослаб индивидуальный рефлекс.

Теперь рассмотрим, почему именно происходит это ослабление кожной раздражительности. Кожа в раздражаемом участке постоянно бредется и нередко подвергается поранениям. Она постоянно раздражается сильным электрическим током, производящим нечто в роде обжигания. Обнаженная кожа и помимо того все время должна подвергаться значительным механическим и температурным раздражениям. Кроме того, данный кожный участок часто заболевает экземой. Все это несомненно должно способствовать к огрубению раздражаемого участка кожи. Наощупь раздражаемая кожа всегда заметно отличается от кожи свежее

бритой. Первая всегда кажется грубее, шероховатее. Эту шероховатость можно иногда заметить и на глаз. Это отвердение, огрубение несомненно обуславливается разрастанием эпителиального покрова—эпидермиса кожи, особенно образованием более толстого рогового слоя от омертвевших эпителиальных клеток. Вот это обстоятельство, мне кажется, должно играть в определенных случаях существенную роль в ослаблении электрической раздражимости кожи: от утолщения эпидермиса должна уменьшиться электропроводность поверхности кожи и потому применяемая сила тока не будет более достаточной для сильного раздражения рецепторов кожи.

Однако, это ослабление кожной раздражимости едва ли является причиной двигательной дифференциации. За это говорит прежде всего тот факт, что при общем повышении возбудимости, напр., от сильного электрического раздражения какого-либо другого участка, обычно раздражаемый участок дает диффузный эффект. Затем за это говорит также то обстоятельство, что при совершенно спокойном состоянии животного электрическое раздражение дает вполне локальное движение раздражаемой ноги при любой силе раздражения до 0 см. включительно, напр., при пороге 8—6 см. и 1—0 см. дает локальный эффект. Очевидно, если вообще кожа раздражается при 8 см., а 0 см. дает в общем такой же локальный эффект как 8 см., то причина должна лежать не в низкой раздражительности рецепторов кожи.

Электрическое раздражение кожи первоначально производит двигательный эффект через разнообразные двигательные участки коры, очевидно, путем более или менее значительной иррадиации возбуждения из коркового очага электрического раздражения по разным нервным путям. Но нервные пути, соединяющие этот очаг с двигательным участком раздражаемой ноги, а также с участком ориентировочного движения головы, должны являться функционально и морфологически более развитыми, чем все остальные пути. Вследствие этого иррадиация возбуждения из данного очага должна происходить интенсивнее всего по первым нервным путям, чем по всем другим. С этим должно быть связано дальнейшее функциональное и морфологическое развитие нервных путей, ведущих прямо к двигательным участкам сгибания раздражаемой ноги и ориентировочной реакции. Вследствие этого иррадиация возбуждения из очага элек-

трического раздражения по этим нервным путям должна уси-
литься и в тоже время, согласно закону сопряженной ирради-
ации возбуждения, она должна ослабнуть по всем остальным пу-
тям. В конце концов устанавливается такая разница в морфо-
логическом и функциональном развитии нервных путей, что
электрическое раздражение начинает производить внешний эф-
фект только через означенные пути на раздражаемой ноге и еще
на голове.

Однако с этим пониманием не вполне согласуются некоторые
наблюдения на „Безухе“ при специальном изучении влияния
повторного электрического раздражения на электро-кожную раз-
дражимость. Сначала раздражение производилось в нижней
части предплечья правой ноги. Раздражение сочеталось со зву-
ком в 200 к. в 1 сек. и повторялось регулярно через 5 мин.
Уже в первый день работы с электрическим раздражением пра-
вой передней ноги (предплечье) порог повысился от 12 см. до
10,5 см., на другой день он повысился до 6 см., а на пятый
день при 1 см. вызывались слабые эффекты. Затем постоян-
ному электрическому раздражению подвергалась левая передняя
нога в сочетании с метрономом: здесь уже в первый день по-
рог повысился от 11 см. до 1—3 см. Во всех случаях кожа
была бритая и по временам смачивалась водой. Приведенные
факты указывают, что понижение кожной раздражимости и
ограничение рефлекторной реакции может произойти очень бы-
стро, еще раньше утолщения эпидермиса. При этом характерно,
что такое быстрое понижение кожной раздражимости пред-
ставляет собой временное явление. На другой день пороги раз-
дражения для вызова сильных общих движений является более
или менее восстановленными. Лишь в результате многодневного
раздражения одного и того же кожного участка означенные по-
роги перестают восстанавливаться к началу последующего опыт-
ного дня. Это временное, быстро проходящее понижение кож-
ной раздражимости, по всей вероятности, обуславливается
парализующим или, вернее, парабитическим действием сильного
фарадического тока на рецепторы, воспринимающие повреж-
дающее, болевое раздражение. Специальными опытами на лю-
дях нами было доказано, что действительно болевая чувстви-
тельность притупляется очень быстро под влиянием сильных
электрических раздражений; причем это происходит одновре-

менно с ослаблением вызываемых ими двигательных реакций (Беритов и Дзидзишвили 83-b).

С этим предположением особенно хорошо согласуется след. наблюдение на „Безухе“: если передвинуть электроды на 1 см. выше, на новый бритый участок, электрическая раздражительность также окажется пониженной, как в обычно раздражаемом участке: 10 см. не дало рефлекса, а при 5—0 см. получились слабые эффекты. Но пробы раздражения кожи на 10 см. ниже обычного участка дали сильные двигательные эффекты: при 10 см.—значительный рефлекс с визгом, а 7 см.—сильный рефлекс с сильным визгом. Очевидно, в данном случае раздражение ближайших участков производит слабый локальный эффект, благодаря тому, что оно действует на рецепторы, более или менее парализованные петлями сильного фарадического тока. Раздражение же более отдаленных участков производит сильный диффузный эффект, как подобает раздражению совершенно свежего участка с неповрежденными рецепторами.

Итак, в результате долгого упражнения одних прирожденных нервных путей преимущественно перед другими, первые пути больше развиваются функционально и морфологически и благодаря этому генерализованный двигательный эффект электрического раздражения со временем сменяется дифференцированным.

На фоне означенного изменения нервных путей в связи с частым повторением основного раздражения происходит и подобное же изменение двигательного эффекта на индивидуальное раздражение. Первоначально временные связи образуются от очага индивидуального раздражения к очагу электрического раздражения, а также ко всем тем многочисленным двигательным участкам, которые возбуждаются через последний очаг. Впоследствии же, когда основное раздражение дает более или менее значительный эффект только на раздражаемой ноге и еще на голове, тогда соотв. временные связи к этим участкам должны развиваться особенно сильно. Все остальные связи к остальным двигательным участкам должны, наоборот, отставать в своем развитии и даже регрессировать, так как в период сочетания раздражений эти участки более не будут приходить в активное состояние.

Далее, отнюдь не всегда индивидуальное раздражение производит совершенно такой же эффект, как основное электрическое раздражение. Так, на „Муре“ электрическое раздражение задней ноги давало все время точно изолированное сгибание ноги. Между тем индивидуальный рефлекс с самого начала является очень обширным, при чем этот диффузный двигательный эффект нарастал в течении первых дней. Этого нарастания не было заметно на электрическом эффекте. Характерно, при этом, что такое изолированное движение задней ноги на другой, более спокойной собаке „Белый“ наблюдалось только при некоторой умеренной силе раздражения, именно слабое, пороговое раздражение вызывало общее беспокойное движение. Немного более сильное раздражение производило изолированное поднятие ноги. На этом основании я считаю в высшей степени вероятным, что и в тех случаях, когда нет общих движений, электрическое раздражение задней ноги вызывает возбуждение не только в корковых двигательных участках данной ноги, но и в других двигательных участках. Но только благодаря сильному сгибанию наиболее активной раздраженной ноги, другие ноги испытывают разгибательную иннервацию, чтобы удержать тело собаки от падения. От этого собака не может передвигаться или производить освободительное движение. Следовательно, индивидуальный сигнал может образовать временные связи с двигательными участками как раздражаемой ноги, так и других ног, производя через них обширную реакцию всего организма. Но, конечно и в этом случае, с течением времени верх берут в своем развитии временные связи с наиболее активными двигательными участками раздражаемой ноги и потому со временем индивидуальный рефлекс все более и более ограничивается раздражаемой ногой.

Итак, эффекторная дифференциация оборонительного рефлекса, т. е. ограничение индивидуального эффекта только раздражаемой ногой и головой, обуславливается преимущественным развитием временных связей к двигательным участкам сгибания раздражаемой ноги и ориентировочного движения головы, благодаря их преимущественному возбуждению под влиянием основного раздражения.

Характерно, что онтогенетическое развитие прирожденных спинномозговых рефлексов проходит через те же стадии эффекторной генерализации и дифференциации, как индивидуальных рефлексов. Именно, по подробному исследованию Минковского на 2—5 месячных человеческих зародышах, рефлекторная деятельность последних чрезвычайно генерализована. „Обычно на этих зародышах, в особенности на молодых (2—3 месяца) индивидах, мы имеем не изолированные рефлексы, которые ограничиваются раздраженной конечностью, но такие движения, которые охватывают все конечности, даже голову и туловище, следовательно, рефлекторная деятельность иррадирует более или менее во всем организме и при том она чрезвычайно изменчива“ (276). „Развитие зародышевых рефлексов характеризуется тем, что первоначально, по всей видимости в нерегулярных и крайне изменчивых проявлениях постепенно устанавливаются известные нормы проведения и известное ограничение иррадиации, т. е. постепенно намечаются друг за другом определенные рефлекторные зоны. В связи с этим происходит постепенное ограничение и специализация двигательных реакций и наступают рефлексы, которые по крайней мере внешне ограничиваются раздраженным членом или также другими, находящимися с первым в определенном отношении, и которые могут быть разделены на определенные категории (по Шеррингтону 277)“. Такая эволюция рефлекторных движений продолжается по Минковскому также после рождения, пока не проявятся все специализированные реакции. Таким образом, генерализованное состояние прирожденных рефлексов постепенно сменяется дифференцированным.

Такой разлитой и крайне изменчивый характер рефлекторных реакций эмбриона Минковский приписывает эмбриональной структуре спинного мозга. В спинном мозгу эмбриона не существует никаких установившихся проводящих путей в форме дифференцированных нейрофибрилл, мякотных нервных волокон, индивидуально отграниченных нейронов и т. д. Вследствие этого возбуждение в спинном мозгу распространяется более или менее по всем направлениям и может вызвать общие изменчивые реакции. „Лишь с дальнейшей дифференциацией нервных элементов (протоплазмы, нейрофибрилл, мякотных оболочек, синапсов, длинных нервных путей и т. д.) эти реакции принимают определенный и специальный характер“ (276).

Пользуясь этими данными, Минковский пытается объяснить точно также генерализацию и дифференциацию индивидуальных рефлексов. По его предположению в коре большого мозга взрослых людей еще существуют элементы, которые по своей структуре и характеру своих функций стоят ближе к зародышевым элементам (внешний и в особенности внутренний зернистый слой), чем другие, более высоко дифференцированные элементы (в особенности пятый и шестой слой); первые слои являются носителями иррадирующей и генерализованной, т. е. зародышевой формы условных (т. е. индивидуальных) рефлексов, в то время как последние слои соответствуют их специализированной, концентрированной, развитой форме (277).

Но с таким предположением автора едва ли можно согласиться. Генерализация рефлекса не есть особенность мало дифференцированной

эмбриональной нервной ткани. Минковский сам отмечает, что у взрослых может получиться через совершенно дифференцированный спинной мозг более или менее генерализованный рефлекс. Точно также генерализация индивидуального рефлекса наблюдается не только при его образовании, но также позднее. Под влиянием различных условий дифференцированный индивидуальный рефлекс генерализуется. Поэтому я не могу разделять мнение Минковского о существенном значении эмбриональных нервных элементов в генерализации прирожденных и индивидуальных рефлексов у взрослых животных и у человека. Существованию этих элементов в коре большого мозга мы обязаны по всей вероятности только возможностью образования вообще новых нервных связей с внешним миром, как это предполагал Эдинггер (166).

7. В ы в о д ы .

Анализ образования временных связей и связанных с ним явлений генерализации и дифференциации индивидуального рефлекса позволяет нам сделать следующие выводы:

1. Образование временных связей предполагает возникновение корковых очагов с повышенной возбудимостью и частое действие возбуждений одного очага на другой в результате временного совпадения действующих на эти очаги раздражений.

2. В отношении скорости образования поступательных временных связей, обуславливающих положительный внешний эффект, их начальный пункт (корковые участки, воспринимающие индивидуальное раздражение) не играет существенной роли. Эта роль принадлежит конечному пункту, т. е. в наших опытах двигательным участкам коры. Рефлекс образуется и укрепляется тем легче, чем лучше подготовлен этот пункт предшествующей работой, т. е. чем выше его возбудимость и локализованность.

3. Генерализация индивидуального рефлекса по отношению к необычным раздражениям, так наз. рецепторная генерализация, обуславливается с одной стороны особенно сильным повышением возбудимости в тех очагах коры большого мозга, которые возбуждаются вследствие повторного сочетания индивидуального раздражения с основным, а с другой стороны общим повышением возбудимости в коре большого мозга. Генерализация обуславливается этими обстоятельствами как в начале образования индивидуального рефлекса, так и в случае расстройства уже достигнутой дифференциации рефлекса.

4. В период генерализации посторонние раздражения, которые сильно отличаются от индивидуального раздражения, производят индивидуальный рефлекс вследствие иррадиации выз-

ванного ими возбуждения прямо на корковые участки, которые являются конечным пунктом временных связей, на двигательные участки коры. Более близкие раздражения производят рефлекс точно также через временные связи индивидуального рефлекса, возбуждая корковые очаги индивидуального раздражения.

5. Дифференциация рефлекса относительно отдаленных раздражений обуславливается постепенным понижением возбудимости вообще в коре, вне действующих друг на друга очагов возбуждения, так как с развитием временных связей происходит усиление иррадиации возбуждения через эти связи и одновременно понижение иррадиации возбуждения во всех других нервных путях, т. е. вообще в коре большого мозга. Дифференциация рефлекса относительно наиболее близких необычных раздражений зависит с одной стороны от дальнейшего понижения возбудимости вокруг очагов индивидуального и основного раздражения, а с другой стороны от преимущественного развития обратных временных связей между этими очагами и очагами необычных раздражений.

6. Генерализованное состояние индивидуального двигательного эффекта, в виде общих движений всего организма, так сказать, эффекторная генерализация, наблюдаемая в начале образования индивидуального рефлекса, обуславливается образованием временных связей между очагом индивидуального раздражения и разнообразными двигательными участками, благодаря возбуждению последних основным электрическим раздражением. Превращение же этого генерализованного диффузного эффекта в дифференцированный, локальный, в виде изолированного поднятия раздражаемой ноги, обуславливается преимущественным развитием временных связей к двигательному участку данной ноги, ибо с течением времени само основное раздражение производит преимущественно этот эффект.

VIII. Временные связи индивидуально-приобретенных рефлексов.

1. *Временные связи совпадающих рефлексов.*

Для образования индивидуальных рефлексов в лаборатории Павлова применяется следующий способ: сперва начинается индивидуализируемое раздражение, затем к нему присоединяется

основное раздражение. При этом способе образования индивидуальных оборонительных рефлексов в коре больших полушарий возникают прежде всего следующие очаги повышенной возбудимости: 1. очаг, воспринимающий индивидуализируемое раздражение, 2. очаг, воспринимающий основное раздражение и 3. двигательные участки раздражаемой конечности, ориентировочной реакции, голосовой реакции и дыхания. Каждый раз при сочетании возбуждение каждого очага иррадирует по всей коре. Это иррадирующее возбуждение подействует прежде всего и сильнее всего на те очаги, где возбудимость только что была повышена от сочетаемых раздражений. Именно, очаг индивидуализируемого раздражения действует на очаг основного раздражения и на двигательные участки, а возбуждение последних на очаг индивидуального раздражения. В результате этого взаимодействия, как уже указывалось выше, должны образоваться временные связи обоюто направленного. Следовательно, очаг индивидуального возбуждения должен связаться со всеми остальными очагами как поступательными временными связями, так и обратными, которые проводят возбуждение от очагов основного раздражения к очагу индивидуального.

Очевидно, после того как временные связи образовались, они должны действовать при возбуждении каждого из этих очагов в отдельности. Так например, в случае возбуждения очага индивидуального раздражения возбуждение сначала должно распространиться по поступательным временным связям к очагу основного раздражения и двигательным аппаратам сгибания ноги, ориентировочного движения головы и т. д., а отсюда обратно к очагу индивидуального раздражения. Конечно, все это происходит согласно закону сопряженной иррадиации возбуждения: чем больше развиты поступательные временные связи, тем сильнее возбуждение будет иррадиировать по ним и тем меньше по всем остальным путям из очага инд.-раздражения; равным образом чем больше развиты обратные связи, тем больше возбуждение будет иррадиировать из очага осн. раздражения к очагу индивидуального, тем меньше оно распространится по всем остальным путям, в частности по таким, которые проводят возбуждение к координирующим аппаратам сгибания раздражаемой ноги, ориентировочной реакции и т. д. Можно сказать, что поступательные и обратные связи между каждой парой

корковых участков представляют одно объединенное образование. Каждый раз внешний эффект этого образования зависит от противоположных действий тех и других временных связей.

Однако, есть возможность по внешним реакциям установить участие как одних, так и других временных связей. Так, обычный двигательный акт в ответ на индивидуальное раздражение есть внешнее проявление превалирующей деятельности поступательных временных связей. Но и деятельность обратных связей может быть обнаружена путем определенного внешнего эффекта, который может быть вызван из очага индивидуального раздражения по прирожденным нервным путям. Например, если индивидуальным раздражением является несильное механическое раздражение на ноге, которое не дает оборонительной реакции, то под влиянием возбуждения обратных связей может получиться такое усиленное возбуждение очага индивидуального раздражения, что оно произведет оборонительный рефлекс. Но внешний эффект обратных связей лучше всего проявляется в том случае, если как индивидуализируемое раздражение, так и основное является деятельным, производящим определенный рефлекс, как это, напр., бывает при образовании слюнного рефлекса на электрическое раздражение ноги, где основное раздражение дает слюнную реакцию, а индивидуализируемое— оборонительный рефлекс. Оба случая проявления деятельности обратных связей мы встречаем в работах школы Павлова. Так, напр. Петрова образовала слюнный рефлекс на механическое раздражение кожи на ноге путем сочетания со вливанием раствора соляной кислоты в рот. Раздражение кожи производилось путем надавливания на кожу сразу нескольких тупых игол—коломкой. Это раздражение не сильное, поэтому оно оборонительной реакции не дает. Но после образования на него индивидуального слюнного рефлекса, оно стало вызывать также оборонительное движение ноги, собака при этом визжала. Часто более сильное оборонительное движение сопровождалось ослабленной слюнной реакцией. Такое же раздражение других кожных участков не производило оборонительных движений (324). Очевидно, оборонительная реакция в ответ на обычное кожно-механическое раздражение являлось индивидуально-приобретенным рефлексом, как слюнная реакция. Путем простого анализа фактического материала не трудно прийти к Инд.-приобр. деятельность.

выводу, что слюнная секреция есть результат деятельности поступательных временных связей, визг и оборонительная реакция ноги же должны быть признаны результатом обратных связей. Возбуждение из очага индивидуального раздражения распространяется к очагу основного раздражения во вкусовой воспринимающей области и к корковым секреторным центрам. Через них вызывается периферический эффект—слюнная секреция. Но отсюда же возбуждение иррадирует точно также через обратные связи к очагу индивидуального раздражения. Благодаря этому возбуждение последнего становится настолько сильным, как при „болезненном“ раздражении кожи. Это ведет к визгу и оборонительному движению ноги. Чем сильнее возбуждение иррадирует в обратные связи, тем слабее распространяется оно к подкорковым слюнным центрам, потому и чем сильнее оборонительное движение, тем слабее слюнная секреция.

Подобное явление наблюдалось также Фурсиковым (420) и затем Быковым и Сперанским (127) в той же лаборатории Павлова. Эти авторы образовали индивидуальный оборонительный рефлекс одной ноги в ответ на кожно-механическое раздражение другой ноги путем сочетания последнего раздражения с электрическим раздражением первой. Само по себе механическое раздражение кожи, надавливание тупой колодки на кожу, было таково, что оно не давало оборонительного рефлекса. Но после ряда сочетаний с электрическим раздражением это механическое раздражение кожи производило оборонительный рефлекс не только на ноге, которая раздражается электрическим током, но и на другой, раздражаемой тупой колодкой. Как правило, сначала двигалась эта нога, а уже потом первая. Это явление несомненно было обусловлено развитием обратных связей. Повидимому возбуждение, иррадирующее в обратные связи из конечных пунктов поступательных временных связей, повышало активное состояние очага, воспринимающего кожно-механическое раздражение, в такой мере, что возникала периферическая реакция как от сильного, повреждающего раздражения кожи.

Аналогичный случай имел место в опытах немецкого автора Калишера (219). Этот автор занимался дрессировкой собаки, сочетая пассивное сгибание ноги собаки с кормлением. Пассивное сгибание ноги служило индивидуальным сигналом к тому, чтобы собака бросилась на пищу. И вот автор заметил,

что если собаку кормить в клетушке без пассивного сгибания ноги, то собака в момент еды сама поднимала ногу. Очевидно, акт еды стал индивидуальным сигналом к активному поднятию ноги. Анализируя это явление, мы опять приходим к заключению, что захват пищи при пассивном сгибании ноги происходит через поступательные временные связи, активное же сгибание ноги во время еды—через обратные связи. Возбуждение распространяется из двигательных и секреторных корковых центров акта еды к очагу тех проприоцептивных мышечно-суставных раздражений, которые возникают в ногах в момент акта еды. При этом возбуждение последних очагов достигает такой интенсивности, как это бывает при сильном раздражении мышечных рецепторов, производящем сгибание ноги.

Одновременное развитие и деятельность поступательных и обратных связей особенно хорошо видны в опытах Савича (366) из лаборатории Павлова. Этот автор образовал слюнный рефлекс на электрическое раздражение ноги. Это раздражение сочеталось с едой сахарного песку. Первоначально собака отказывалась есть сахар во время электрического раздражения. Поэтому автор должен был изменить порядок сочетания: сначала он сыпал сахар в рот, а затем применял электрическое раздражение. В первое время собака переставала есть сахар во время электрического раздражения. Позднее она не прерывала еды. Напоследок она ела сахар только при электрическом раздражении. Следовательно, электрическое раздражение стало индивидуальным сигналом к еде. Но при этом ясно было, что всыпание сахара в рот стало индивидуальным сигналом к электрическому раздражению: в момент всыпания сахара собака с рычанием направляла голову к месту прикрепления электродов. Здесь очевидно мы имеем дело с развитием и деятельностью временных связей обоих направлений; причем поворачивание головы к электродам и рычание будут проявлением деятельности поступательных временных связей, а акт еды сахарного песку при приложении электрического тока—проявлением деятельности обратных связей.

Тот же автор образовал слюнный рефлекс на электрическое раздражение ноги путем сочетания его в обычном порядке с едой мясного порошка. Электрическое раздражение первоначально незначительно расстраивало еду мясного порошка. Но после многих сочетаний оказалось, что наоборот животное ело мясной

порошок только при электрическом раздражении. Кроме того обнаружилось, что еда мясного порошка без электрического раздражения вызвала индивидуальную реакцию поворачивания головы с рычанием к месту укрепления электродов. Здесь уже поворачивание к электродам есть результат деятельности обратных временных связей, а акт еды—поступательных связей.

Итак, очень легко установить деятельность обратных временных связей в том случае, если само индивидуализируемое раздражение в состоянии производить определенный собственный эффект.

Но, как увидим в следующих главах, можно открыть при некоторых условиях существование обратных временных связей и в том случае, когда индивидуализируемое раздражение не дает определенного внешнего эффекта. Деятельность обратных временных связей отзывается на интенсивности того-же самого внешнего эффекта, который наступает через поступательные связи, так как, согласно закону сопряженной иррадиации возбуждения, чем выше развитие обратных связей, тем сильнее будет направляться возбуждение из поступательных связей в эти обратные, и тем меньше к периферическому органу.

Степень развития временных связей определяется между прочим характером того и другого комбинируемого раздражения. Поступательные связи образуются тем быстрее, чем сильнее основное раздражение или чем больше повышена возбудимость тех корковых участков, которые возбуждаются основным раздражением. Этим объясняется между прочим, что каждый новый рефлекс, образуемый с помощью одного и того же основного раздражения, развивается много быстрее, чем первоначальный рефлекс. Интенсивность индивидуального раздражения имеет также некоторое значение для развития поступательных временных связей. При некоторой средней силе его рефлекс образуется раньше, чем при сравнительно малой или большой силе (Соломонов 377).

Наоборот, обратные временные связи укрепляются тем быстрее и сильнее, чем сильнее и продолжительнее действие индивидуализируемого раздражения. Значит, чем выше возбудимость конечных корковых пунктов обратных связей, т. е. очага индивидуального раздражения, тем сильнее и быстрее развиваются эти связи. Но без сомнения имеет также некоторое зна-

чение и степень физиологического действия основного раздражения. При некоторой малой или умеренной силе его физиологического действия обратные связи должны развиваться в более высокой степени, чем при большой силе его действия.

Хотя в работах, вышедших из лаборатории Павлова, сообщается не мало фактов, очень ясно свидетельствующих об образовании обратных временных связей наряду с поступательными, однако Павлов и его сотрудники признают образование только поступательных связей, а именно от очага первого, индивидуализируемого раздражения к очагам второго основного раздражения. При этом они утверждают, что первое раздражение должно быть недействительным или менее деятельным, чем второе раздражение, чтобы эти связи могли развиваться. Для проверки этого положения они произвели следующего рода опыт. Для обнаружения существования обратных связей необходимо, чтобы эти связи могли произвести какой-либо особый внешний эффект. Для этой цели индивидуализируемое раздражение сочеталась с основным раздражением в обратном порядке сочетания: сначала основное раздражение, а затем индивидуализируемое. Крестовников, один из учеников Павлова, систематически изучал эту проблему еще в 1913 г., но не мог получить индивидуального слюнного рефлекса при обратном порядке сочетания (236).

Однако, раньше него Пименов, другой ученик Павлова, утверждал, что ему удалось образовать индивидуальный рефлекс при обратном порядке сочетания (331). Он производил индивидуализируемое раздражение кожи-чесание—в одном ряде опытов непосредственно после окончания отделения слюны, которое вызывалось вливанием в рот раствора соляной кислоты, а другой раз во время самого отделения слюны сейчас после вливания кислоты. Автор не приводит протоколов, и не дает подробного изложения своего материала. По какой-то причине он прервал работу в тот самый момент, когда опыты установили возникновение индивидуального рефлекса. Эта часть работы Пименова обычно не цитируется в трудах лаборатории Павлова.

В экспериментальной психологии не существует сомнения насчет факта образования так наз. обратных ассоциаций. Это было доказано многочисленными опытами Эббингхауса (Ebbinghaus 164), Мюллера (Müller 164), Пилцекера (Pilzecker 164), Иоста (Jost 164) и др. Если, например, заучить ряд бессмысленных слогов в одном порядке, то заучение их в другом, обратном порядке требует много меньше времени (приблизительно на $\frac{1}{3}$ меньше спустя 24 часа), чем при заучивании в первом порядке. При заучивании в первом, поступательном порядке обратные связи видимо образуются не только между соседними членами заученного ряда слогов, но также между другими несоседними. Характерно, что обратные связи между соседними членами много прочнее, чем поступательные связи между несоседними членами.

В последнее время Шнирман (445), в лаборатории Бехтерева, произвел соответствующее специальное исследование

на людях. Он сочетал индивидуализируемые раздражения—электрический звонок, зажигание электрической лампы и удар падающих шариков с разной высоты с „болезненным“ электрическим раздражением кожи руки в обратном порядке. Индивидуализируемое раздражение следовало спустя 1—5 сек. после основного, электрического раздражения. Основной рефлекс на электрическое раздражение состоял в отрывании руки от выключателя, через который проходил электрический ток. С началом движения ток переключался и электрическое раздражение прерывалось. Во всех случаях удалось образовать индивидуальный рефлекс, удаление руки от выключателя в ответ на индивидуальное раздражение в отдельности. Из подобного рода опытов ясно следует, что и на людях при образовании индивидуального рефлекса одновременно с поступательными временными связями должны развиться точно так же обратные связи.

Под влиянием ли работ из лаборатории Бехтерева, или независимо от них Павловская школа вновь занялась в последнее время (1927) проблемой образования слюнного индивидуального рефлекса при обратном порядке сочетания. Изучали ее, как сообщает сам Павлов, Павлова, Крепе, Подкопаев и Купалов. Они начинали сочетание с „безусловного“ основного раздражения, и затем присоединяли „условное“ индифферентное раздражение. И вот, при испытании последнего в отдельности после нескольких сочетаний оказалось, что оно действует как условный раздражитель. Но этим путем они не могли добиться более или менее значительного развития рефлекса от дальнейших сочетаний, что, по мнению Павлова, обуславливалось развитием торможения во всех частях мозга и в особенности вокруг очага сильного безусловного раздражения (318). Позднее, Анохин (11) пытался экспериментально выяснить причины задержки образования рефлекса при обратном сочетании. Он сначала выработал положительный рефлекс при обычном порядке сочетания, а затем только переменял порядок. Он обнаружил, что в этом случае основное раздражение играет роль сильного постороннего раздражения, т. е. оно ведет к отрицанию положительного рефлекса. Даже в случае полного совпадения индивидуального раздражения с основным многократное сочетание ведет не к укреплению рефлекса, а, наоборот, к его угашению. Автор полагает, что во всех этих случаях основное раздражение играет роль т. наз. „внешнего торможения“

по отношению к „условным клеткам“. Но мы ниже увидим, в чем именно заключается действительная причина этого явления.

2. Временные связи при образовании рефлекса путем обратного сочетания раздражений.

Как выше уже указывалось, в настоящее время в школе Павлова господствует мнение, что при обратном порядке сочетания индифферентного раздражения с деятельным более или менее прочный индивидуальный рефлекс не образуется. Авторы объясняют это известной гипотезой Павлова, которая гласит, что когда одна часть коры большого мозга находится в состоянии сильного возбуждения, тогда другие части ее пребывают в состоянии угнетения. По этой причине в это время всякое другое мало деятельное раздражение не может вызвать возбуждения в коре больших полушарий и тем самым участвовать в образовании временных связей. Между тем мы видели, что в определенных случаях, именно если оба комбинируемые раздражения в состоянии вызвать самостоятельные рефлексы, первое раздражение становится индивидуальным сигналом для эффекта второго раздражения, а последнее раздражение таковым же сигналом для эффекта первого. При этом не имеет существенного значения, какое было это второе раздражение: слабое или сильное; во всех случаях выступают обратные временные связи с полной ясностью. Очевидно, если Крестовников (236) получил при своих опытах отрицательный результаты, а другие новейшие авторы из школы Павлова, хотя и добились образования положительного рефлекса, но только в виде намеков в самом начале работы, то из этого еще не следует, что вообще при обратном порядке сочетания основного раздражения с индивидуализируемым не образуются временные связи. Возможно, что в опытах Крестовникова и других существовали хорошо развитые временные связи обоих направлений, но условия опыта были таковы, что деятельность их не могла быть обнаружена на периферии.

Для выяснения вопроса об образовании индивидуального рефлекса при обратном порядке сочетания я провел серию опытов в 1916—1917 году, т. е. после работы Крестовникова (1913), но еще раньше, чем были поставлены соответствующие опыты в лаборатории Бехтерева.

Три опыта были поставлены на собаке „Боб“. Они заключались в сочетании индивидуализируемого раздражения с электрическим раздражением ноги при обратном порядке следования. Каждый раз характер комбинации был иной. Сперва я пытался образовать рефлекс на правой передней ноге на звук органной трубы 512 кол. 1 сек. Сочетание производилось таким образом: сначала производилось короткое электрическое раздражение около 2—3 сек., затем звук с продолжительностью 10—20 сек.; звук начинался или сейчас же после электрического тока или спустя 1—3 сек. Сила электрического раздражения была малая. Ответная реакция на него состояла главным образом в слабом движении раздраженной ноги и притом без сопровождения голосовой реакцией.

Этот опыт был поставлен на „Бобе“ в самом начале работы еще раньше образования на этой собаке какого-либо другого рефлекса. Сначала я испытал, как легко образуется рефлекс на правой передней ноге при обычном порядке сочетания. Я сочетал звук тонвариатора Штерна 300 кол. в 1 сек. с электрическим раздражением ноги. При этом обычном сочетании признаки индивидуального рефлекса появились после двух сочетаний. Третий раз звук вызвал ориентировочную реакцию головы и слабое сотрясение правой передней ноги. Такой-же эффект получался до восьми сочетаний. Этот рефлекс после 12 сочетаний укрепился в такой мере, что он вызывался без сочетания с электрическим раздражением много раз друг за другом. При этом уже в первый день рефлекс оказался значительно дифференцированным: звуки тонвариатора 500 кол. в 1 сек. не давали рефлекса. Точно также разного рода шумы не давали его.

На второй день опыты не ставились на этой собаке. На третий день рефлекс на звук 300 кол в 1 сек. оказался угашенным, но он восстановился опять после 2 сочетаний с электрическим раздражением. После этого рефлекс более не подвергался электрическим раздражением.

На следующий день приступили к образованию рефлекса на звук органной трубы в 512 кол. в 1 сек. при обратном порядке сочетания. Этот звук до сочетаний производил только слабую ориентировочную реакцию: собака поворачивала голову к дверям, назад и налево. Так происходило несмотря на то, что звучание производилось позади животного с правой стороны.

Эта комбинация повторялась два дня, всего 25 раз. Несомненные признаки образования индивидуального рефлекса на данный звук были замечены уже после четвертого сочетания. Он состоял в сильном поворачивании головы направо по направлению к звуку и в слабом вздрагивании правой передней ноги. Это наблюдалось регулярно как при сочетании звука с электрическим раздражением, так и при одном звуке. Рис. 26 дает соответствующую иллюстрацию. В оп. 1 дается звук органной трубы

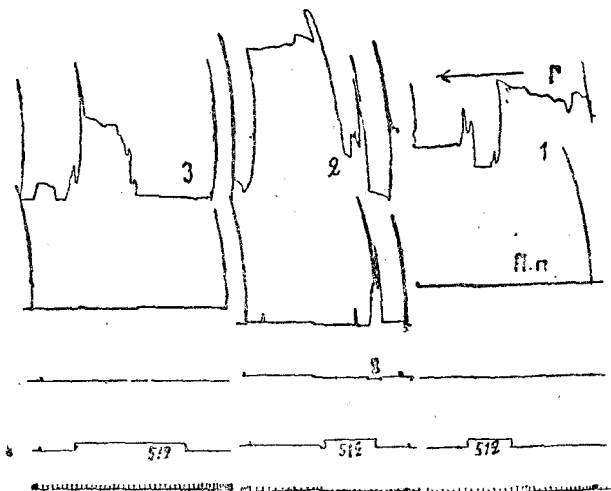


Рис. 26. „Боб“ 1—2. XI. 1916. Образование индивидуального рефлекса на звук органной трубы в 512 к. в 1 сек. при обратном порядке сочетания с электрическим раздражением правой передней ноги. Все дальнейшее объяснение дано в тексте.

еще до образования рефлекса; при этом наступает только ориентировочная реакция, поворот головы налево к дверям: кривая движений головы опускается вниз. В опыте 2 дается пятая комбинация: сейчас же после электрического раздражения производится звучание, которое вызывает сильный поворот головы направо и вздрагивание правой передней ноги. В оп. 3 производится одно звучание после 23 сочетаний: оно вызывает такой-же рефлекс, как и оп. 2.

На второй день этой работы бывший рефлекс на звук тонвариатора 300 кол. в 1 сек. оказался совершенно угасшим. Поэтому я имел возможность тон органной трубы 512 кол. в 1 сек.,

который был не совсем чистый и равномерный, заменить звуком тонварнатора в 500 к. в 1 сек. С этим тоном я работал далее пять дней, причем было сделано до 100 сочетаний. Индивидуальный рефлекс на этот звук был еще в первый день. Он был такого же характера, как прежний на звук органной трубы. Несмотря на большое число сочетаний, рефлекс не укрепился и не усилился. Он не наступал в начале опытного дня, а также во время дремоты животного. При повторении без сочетания с электрическим раздражением он угасал быстро, после 2—3 повторений.

На третий день после окончания этой работы я вновь попытался образовать рефлекс при обычном порядке сочетания. На этот раз я взял звук тонвариатора 200 кол. в 1 сек. Рефлекс возник после трех сочетаний и был такой же сильный, как от электрического раздражения.

Итак, при обратной последовательности сочетания, когда индивидуализируемое раздражение следует за электрическим раздражением умеренной силы, индивидуальный рефлекс безусловно образуется. Только этот рефлекс очень слаб, не становится прочным, и даже от большого числа сочетаний не усиливается в такой мере, как это бывает при обычном порядке сочетания.

После этого я попытался образовать индивидуальный рефлекс на свет электрической лампы при его обратном сочетании с электрическим раздражением. В этом случае я поступил так: сначала производил сильное, но короткое электрическое раздражение правой передней ноги, спустя 10—20 сек. после этого зажигал электрическую лампу. Это происходило обычно еще во время последействия рефлекса. (Комната собаки была наполовину затемнена. Лампа стояла на метр перед головой собаки). Если последействие прекращалось во время света, то электрическое раздражение повторялось. Эта работа продолжалась четыре дня. Было сделано 54 сочетания. Индивидуальный рефлекс на свет не образовался. Не было даже следов его.

Третий раз я предпринял опыты образования рефлекса при обратном порядке на стук метронома. При этом применялся следующий метод. Умеренное электрическое раздражение правой передней ноги продолжалось 30 сек. и более, а через 3—10 сек.

от начала этого раздражения пускался метроном. Оба раздражения продолжались вместе 10—30 сек., а затем прекращались вместе или одно на неск. секунд раньше другого. До этой работы метроном не давал никакой реакции, даже ориентировочной на голове. Наоборот, он устранял существующий рефлекс на звук тонвариатора 200 к. в 1 сек., если только последний производился во время метрономного раздражения. Работа с метрономом продолжалась 8 дней. Было сделано 134 сочетаний. Это число сочетаний более чем достаточно не только для образования индивидуального рефлекса, но и для значительной дифференциации его при обычном порядке сочетания. Однако положительный индивидуальный рефлекс на метроном при обратном сочетании не образовался: за все время работы метроном ни разу не дал никакого рефлекса, даже ясной ориентировочной реакции. Более того, метроном не потерял даже свойства необычного раздражения по отношению к существующим индивидуальным рефлексам: он все время действовал на них отрицательно.

Убедившись на восьмой день работы, что метроном не только не вызывает никакой двигательной реакции, но, наоборот, продолжает устранять индивидуальный рефлекс на звук 200 к. в 1 сек., я испытал метроном на образование индивидуального рефлекса при обычном порядке сочетания. Сначала пускал метроном, а спустя 3—10 сек. от начала присоединял электрическое раздражение. При таком порядке рефлекс образовался уже после двух сочетаний, а после шести сочетаний он был уже так интенсивен и продолжителен, как старый рефлекс на звук 200 к. в 1 сек.

Четвертый раз индивидуальный рефлекс образовывался при обратном порядке сочетания на другой собаке „Квик“. Здесь также умеренное электрическое раздражение правой передней ноги сочеталось со стуком метронома, который начинался спустя несколько секунд после электрического раздражения. Метроном стучал с правой стороны. Первоначально метроном не производил какой-либо видимой реакции. Если голова находилась в медиальном положении, последнее даже не менялось от стука метронома. Было произведено 150 сочетаний за 11 дней. Метроном в отдельности ни разу не дал рефлекторного движения на ногах, или на голове, но физиологическое действие метронома за это время существенно изменилось: он обнаруживал все нарастающее отрицательное действие на всевозможные

реакции животного. Это проявилось еще на второй и на третий день работы: если собака визжала и двигала головой, при стуках метронома она переставала визжать и двигать головой. Это бывало как во время сочетания сейчас после электрического раздражения, так и при применении метронома в отдельности во время ориентировочной реакции от какой-либо другой причины. В последствии отрицательное действие проявилось и по отношению к общим движениям: собака перестает двигаться, застывает с головой, повернутой направо, во все время стукания

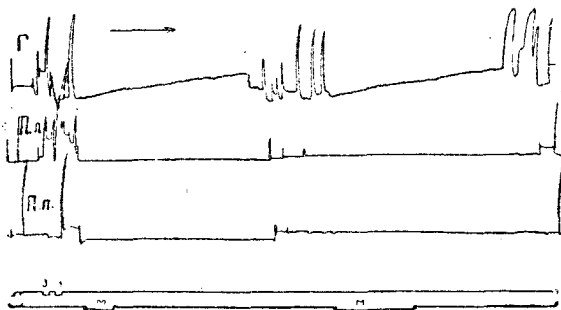


Рис. 27. „Квин“ 10. XI. 1921. Образование рефлекса на метроном путем обратного сочетания с электрическим раздражением правой передней ноги. 113 сочетание. После электрического раздражения визг, ориентировочная реакция, движение ног. Все это сразу прекращается во время стука метронома. Спустя минуту после остановки метронома эти движения вновь возникают сами собой и вновь устраняются метрономом на долгое время. Здесь кривую рассматривать слева направо.

метронома и некоторое более или менее значительное время после него (рис. 27). Точно также метроном оказывал отрицательное влияние на последствие рефлекса от электрического раздражения. Как во время электрического раздражения, так и после него собака визжала, двигала головой, поднимала правую ногу. Так продолжалось до стука метронома. Но как только начинался стук метронома, собака переставала визжать, двигать голову, которая застывала повернутой направо и даже опускала ногу. Последнее случалось, если последствие было слабое, или метроном стучал спустя 10—20 сек. после электрического раздражения (См. рис. 28).

Метроном, как и всякое сильное необычное раздражение, обладал отрицательным действием на визг и на движение головы еще раньше опытов с обратным сочетанием с электрическим раздражением. Но в результате данной работы отрицательное действие усилилось в значительной степени, проявляясь и в отношении к рефлекторному последствию на ногах. Ха-

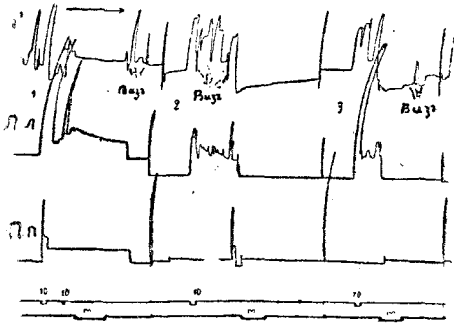


Рис. 28. „Квик“ 8. XI. 1921. Образование индивидуального рефлекса путем обратного сочетания я. 95-ое, 96-ое и 97-ое сочетание. В опыте 1 стук метронома производился сейчас после электрического раздражения. Он только устранил ориентировочную реакцию и визг: последствие же на правой ноге сохранилось. В оп. 2 стук метрономом производился через 25 сек. после электрического раздражения; он здесь устранил рефлекторное последствие ноги, а также сильные движения головы. В оп. 3 метрономом спустя 10 сек. после электрического раздражения; он здесь также устранил как движение головы, так и ног. В оп. 1 и 3 визг и движение головы снова появились вскоре после метронома.

актерно, что в это самое время необычный звук — электрический звонок, который вообще являлся более сильным физиологическим раздражением, чем метроном, не обнаруживал такого отрицательного действия, как метроном: собака могла во время звонка двигать головой, визжать. Если звонок производился во время последствия на ногах, т. е. после электрического раздражения, последствие даже усиливалось.

Из этих наблюдений следует заключить, что стук метронома в данном случае сделался отрицательным индивидуальным раздражителем. Следовательно, в результате сочетания предшествующего электрического раздражения с последующим стучанием метронома развились в большей мере не обратные временные связи от коркового очага, воспринимающего эти стуки, к нервным элементам, возбуждаемым электрическим раздражением, а поступательные связи от последних элементов к очагу метрономного возбуждения. Благодаря этому, возбуждение из метрономного очага поступает по обратным связям в очаги электрического раздражения, отсюда же оно идет не на периферию, а, согласно закону сопряженной иррадиации, по хорошо разви-

вшимся в большей мере не обратные временные связи от коркового очага, воспринимающего эти стуки, к нервным элементам, возбуждаемым электрическим раздражением, а поступательные связи от последних элементов к очагу метрономного возбуждения. Благодаря этому, возбуждение из метрономного очага поступает по обратным связям в очаги электрического раздражения, отсюда же оно идет не на периферию, а, согласно закону сопряженной иррадиации, по хорошо разви-

тым поступательным связям в очаг метрономного возбуждения. Нужно думать, что и в тех случаях, когда сочетаемое электрическое раздражение является очень сильным или сопровождается индивидуализируемое раздражение, как это было в опытах на „Бобе“, по всей вероятности, также развиваются временные связи. Но и здесь поступательные связи, т. е. связи от очагов электрического раздражения к очагу индивидуализируемого, берут верх над обратными и потому индивидуализируемое раздражение становится отрицательным индивидуальным раздражением, а не положительным. В этом случае электрическое раздражение является индивидуальным сигналом к реакции индивидуализируемого раздражения, но так как последнее раздражение само по себе какого-либо положительного рефлекса не дает, то нельзя проследить результат действия этого сигнала.

Существование хорошо развитых поступательных связей от очагов, возбуждаемых основным раздражением, к очагу индивидуализируемого раздражения безусловно должно отозваться на интенсивности основного рефлекса, поскольку он производится при участии коры. В моих опытах я не замечал этого явления. Очевидно, применяемый мной электрический ток был настолько силен, что он производил значительный спинальный рефлекс, который не должен был измениться под влиянием корковых временных связей.

Но вот в опытах Фурсикова, который сочетал положительный индивидуальный рефлекс с посторонним раздражением в обратном порядке, наблюдалось сильное отрицательное действие последнего на рефлекс (422). Автор сначала пускал индивидуальный раздражитель—метроном, который производил пищевую реакцию, а как только начиналась секреторная реакция, пускался посторонний раздражитель, сильный шум кимографа. Совместное раздражение затем длилось 32 сек. После 17 сочетаний шум кимографа стал сразу обрывать секрецию, вызванную изолированным индивидуальным раздражением. Безусловно мы здесь имеем дело с образованием отрицательного индивидуального рефлекса, который должен быть обязан своим происхождением преимущественно развитию поступательных временных связей от очагов индивидуального рефлекса к очагу постороннего, отрицательного раздражения. Вследствие этого во время обычной комбинации возбуждение, вызванное в коре мозга индивидуальным положительным раздражением, иррадирует преимущественно

но по вышеозначенным связям к очагу постороннего раздражения, а на периферию к рабочему органу оно распространяется с субминимальной интенсивностью, согласно закону сопряженной иррадиации возбуждения.

В самое последнее время и школа Павлова пришла к тому заключению, что при обратном сочетании индивидуализируемое раздражение не остается индифферентным, как раньше думали, а становится отрицательным сигналом, или, как они говорят, тормозящим. Авторы сочетали индивидуализируемое раздражение с основным, как это было в одной серии моих опытов: спустя 5 сек. от начала еды дается индивидуализируемое раздражение и кончается после 30 сек. сочетания, еще раньше окончания еды. После многократных сочетаний собака реагировала на этот раздражитель слабой ориентировочной реакцией и отворачиванием, как это полагается в отрицательном рефлексе. Если после этого пытаться образовать на него положительный рефлекс путем обычного сочетания с едой, то образование рефлекса шло заметно медленнее. (Подкопаев 339, Соловейчик 376). Затем было обнаружено, что это индивидуальное раздражение влияет отрицательно на последующий положительный рефлекс (Соловейчик 376). Наконец, отмечают, что если при обратном сочетании в качестве индивидуализируемого раздражения взято не индифферентное, а положительное индивидуальное раздражение, то секреторный эффект этого индивидуального раздражения ослабевает и может даже дойти до нуля. Это происходит тем быстрее, чем моложе рефлекс на данный сигнал (Соловейчик 376, Райт 348).

Все эти факты ясно указывают на то, что дело здесь не в торможении, а в образовании временных связей с преимущественным развитием поступательных. Характерно, что в одном случае, Подкопаев даже получил небольшой положительный рефлекс при первой изолированной пробе обратно сочетаемого индивидуального раздражителя. Это, конечно свидетельствует, что и в опытах означенных авторов наравне с поступательными связями образовывались и обратные временные связи.

Опыты с обратным сочетанием были проведены мной также на голубях, у которых была удалена наибольшая часть коры большого мозга. Путем обратного порядка сочетания у них не только был образован новый индивидуальный рефлекс оборонительного характера, но и восстановлен угасший индивидуальный

рефлекс, который первоначально был образован путем обычного сочетания. При новообразовании рефлекса индивидуальным сигналом являлся стук метронома, а основным раздражением — электрическое раздражение правой ноги. Индивидуальный оборонительный рефлекс — в виде общего вздрагивания, сильного оглядывания, иногда топтания ногами и передвижения — образовался и укрепился в течении нескольких дней работы в такой мере, что уже на третий день он наступал с большой регулярностью. То же наблюдалось в следующие дни. Рефлекс был дифференцирован: например, звуки органной трубы не вызывали рефлекса (Беритов 83).

Итак, обратная последовательность раздражений при сочетании индивидуализируемого раздражения с основным, не является абсолютным препятствием к образованию индивидуального положительного рефлекса путем развития обратных временных связей. В определенных условиях эти связи возникают в довольно прочной форме, именно, если комбинируемое основное раздражение слабое и предшествует индивидуализируемому раздражению на несколько секунд. Обратные связи образуются по всей вероятности точно также в том случае, когда основное раздражение сильное или сопровождает до конца индивидуализируемое раздражение. Но, так как в этих случаях развитие поступательных связей берет верх над обратными, то индивидуализируемое раздражение становится отрицательным индивидуальным сигналом.

Неудача опытов Крестовникова с образованием положительного индивидуального рефлекса при обратном сочетании, несомненно, должна быть приписана тому обстоятельству, что индивидуализируемое раздражение производилось во время самого вкусового раздражения: оно присоединялось спустя 5 сек. от начала кормления или вливания соляной кислоты. У Пименова постановка опытов была иная: он производил индивидуализируемое раздражение или сейчас по прекращении вливания 5% соды, или даже после прекращения слюноотделения. Точно также у Шнирмана индивидуализируемое раздражение производилось спустя 1—3 сек. после основного, электрического раздражения. Следовательно, Крестовников производил сочетание в момент максимального основного раздражения, а Пименов и Шнирман —

уже после этого раздражения. Это основное различие в условиях опыта безусловно должно было сыграть существенную роль в различии полученных результатов. У Крестовникова повидимому получилось преимущественное развитие поступательных временных связей, в то время как у Пименова и Шнирманна, наоборот, обратные связи развились в большой мере.

3. Временные связи при сочетании индивидуального раздражения с предшествующим и последующим основным раздражением.

Специальному исследованию подвергся вопрос о том, как легко образуется индивидуальный рефлекс на индифферентное раздражение при обычной комбинации, если таковому сочетанию предшествует то же самое или другое основное раздражение. Соответствующие опыты были проведены на собаке „Белый“.

В одном ряде опытов сначала производилось электрическое раздражение правой передней ноги, а потом, спустя несколько секунд, во время двигательного последствия, — звучание электрического звонка продолжительностью 10—20 секунд; сейчас же после звонка спустя 1—5 сек. вновь следовало электрическое раздражение той же ноги. Электрическое раздражение все время было таким, которое дает максимальный двигательный эффект. Звонки до сих пор все время являлись сильным посторонним раздражителем. Поэтому в первое время в момент комбинации он всегда устранял последствие рефлекса от предыдущего электрического раздражения. До этого ряда опытов на правой передней ноге был образован совпадающий индивидуальный рефлекс на звук тонв. 200 к. Чтобы этот рефлекс не угас, предшествующее электрическое раздражение обычно сопровождалось звуком тонвариатора 200 к. в обычном порядке, так что путем первого электрического раздражения происходило укрепление рефлекса на этот звук.

Считаю нужным отметить, что звонок сопровождался последующим электрическим раздражением только в том случае, если он следовал за предыдущим электрическим раздражением спустя не более 5 сек. и продолжался не более 20 сек. Если для пробы я брал один звонок без предыдущего электрического раздражения или он продолжался более 20 сек., тогда он не сопровождался последующим электрическим раздражением. Отмечаю это потому, что только при соблюдении этого условия могло быть действительно прослежено влияние предыдущего электрического

Инд.-приобр. деятельность.

раздражения на образование рефлекса путем сочетания с последующим раздражением.

В первые пять дней работы (за время 75 сочетаний) звонок как в комбинации, так и в отдельности не производил никакой положительной реакции. Он только обнаруживал несколько меньше отрицательного действия на последствие рефлекса от электрического раздражения, чем раньше. На шестой день звонок впервые вызвал рефлекс, именно, слабое беспокойство с ориентировочной реакцией во время него и визг после него. На седьмой день после 92 сочетаний рефлекс на звонок наступал регулярно в виде последовательного рефлекса сгибания на правой передней ноге. Рефлекс на ногу следовал всегда после звонка, но ориентировочная реакция начиналась еще во время него. Этот рефлекс на звонок одинаково получается как на звонок в отдельности, так и при сочетании. В этот день, а также впоследствии звонок по прежнему обнаруживал сильное отрицательное действие на последствие рефлекса от электрического раздражения. Для иллюстрации эффектов этого дня приводится рис. 29.

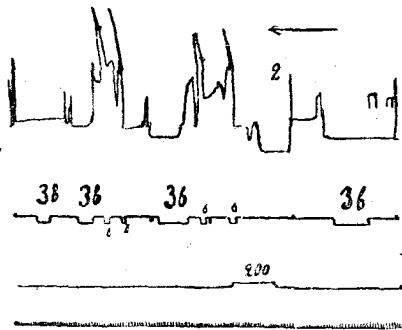


Рис. 29. „Белый“. 29. III. 1918. 7-й день образования рефлекса на звонок электрического звонка путем сочетания с предшествующим и последующим электрическим раздражением правой передней ноги. В оп. 1 дается проба одного звонка; по его прекращении наступает эффект на правой передней ноге. В опыте 2 дается 98-ое сочетание, где предшествующее электрическое раздражение следует во время звука тонвариатора 200 к. в 1 сек., который в свою очередь дает рефлекс. Звонок дается в ход три раза: первый раз спустя несколько секунд после предшествующего электрического раздражения, второй раз—после последующего. В обоих случаях рефлекс наступил по прекращении звонка. Третий раз звонок повторялся спустя 25 сек. после последующего электрического раздражения; он не дал рефлекса. На верхней сигнальной линии зв означает раздражение звонком, а цифра 6—электрическое раздражение правой передней ноги. На нижнем сигнале 200 обозначает индивидуальный звук тонвариатора в 200 к. в 1 сек.

Далее, весьма характерно, что рефлекс на звонок в связи с предыдущим электрическим раздражением без сопровождения с последующим электрическим раздражением при повторении

угасает. Он вызывается при данной силе предшествующего раздражения 3—4 раза подряд. Однако, если потом усилить это раздражение, то звонок вновь дает рефлекс и последний вновь угасает при повторении. Настоящее же восстановление рефлекса происходит после полного сочетания, когда электрическое раздражение не только предшествует, но и следует сейчас после него.

Из данного ряда наблюдений могут быть сделаны следующие фактические выводы.

1. При условиях сочетания индивидуализируемого звонка с последующим и предшествующим электрическим раздражением индивидуальный рефлекс образовался благодаря сочетанию звонка с последующим электрическим раздражением. Это видно прежде всего из того, что рефлекс является последовательным и он угасает при повторении звонка с одним предшествующим электрическим раздражением.

2. Предшествующее электрическое раздражение несомненно в сильной мере препятствует образованию индивидуального рефлекса путем сочетания с последующим раздражением. Обычно при сочетании с одним последующим раздражением рефлекс получался после двух—четырех сочетаний. В данном же случае он впервые наступил на шестой день после 75 сочетаний, а главное, он не достиг более или менее значительной интенсивности несмотря на 20 дней работы и более 200 сочетаний.

3. Неблагоприятное влияние предшествующего электрического раздражения на образуемый рефлекс на почве сочетания с последующим электрическим раздражением с течением времени в значительной степени ослабевает, так что рефлекс имеет возможность развиваться, хотя и не в полной мере.

Сейчас после данных опытов со звонком было приступлено к аналогичному образованию рефлекса на метроном. В этом ряде опытов все условия были те же, за исключением того, что следующее за метрономом электрическое раздражение прикладывалось не к правой передней ноге, а к правой задней. Рефлекс на метроном был получен еще в первый день работы. Он вызывался в четвертом и десятом сочетании еще

во время стука метронома в виде сгибания на правой передней ноге. Один метроном также производил рефлекс. На другой день метроном производил этот совпадающий рефлекс регулярно. Но иногда он производил и последовательный эффект, именно, когда рефлекс во время стука метронома являлся слабым, тогда он наступал и после метронома в виде усиления существующего рефлекса. Метроном в отдельности также вызывал как совпадающий, так и последовательный рефлекс на правой передней ноге. В этот же день было замечено во время индивидуального рефлекса движение правой задней ноги. В таких случаях метроном сначала дает быстро проходящее движение на правой задней, а затем длительное поднятие на правой передней.

На третий день метроном производил главным образом последовательный рефлекс на правой передней ноге. Совпадающий рефлекс наступал лишь после сильного электрического раздражения, которое вызывало сильный двигательный эффект с сильным последствием. Это последствие во время стука метронома усиливается, но наступает и последовательный рефлекс, в виде его дальнейшего усиления. Рефлекс на правой задней ноге в этот день наступал чаще всего в виде ряда быстрых движений. Характерно, что этому эффекту благоприятствует предшествующее электрическое раздражение правой передней ноги.

Из новой серии опытов с метрономом следует такой очень важный фактический вывод:

После образования одного индивидуального рефлекса в условиях сочетания с предшествующим и последующим основным раздражением, образование всякого нового рефлекса на новый сигнал при том же предшествующем основном раздражении протекает почти беспрепятственно, т. е. он возникает почти также быстро, как если бы не было этого предшествования.

Теперь обратимся к выяснению вопроса, какие временные связи при этом возникли и почему?

Из опытов видно, что, не взирая на предшествующее электрическое раздражение, все-таки образовался индивидуальный последовательный рефлекс. Следовательно, отрицательное действие предшествующего электрического раздражения не является абсолютным, так как временные связи все-таки обра-

зуются на основе сочетания с последующим электрическим раздражением. Есть также прямое указание на ослабление отрицательного действия самого предшествующего электрического раздражения. Именно, после опытов с образованием рефлекса на звонок много быстрее образовался новый рефлекс на метроном при предшествовании того же электрического раздражения. Отрицательное действие электрического раздражения обуславливается повышением возбудимости вообще в коре в силу иррадиации возбуждения в коре больших полушарий из очагов, возбужденных электрическим раздражением. Это повышение возбудимости достигает высокой степени в первые дни применения электрического раздражения, когда двигательный эффект является более или менее распространенным, охватывающим почти всю скелетную мускулатуру, производя движение всех ног и головы, визг и порывистое дыхание. Но, как известно, после многодневной работы с раздражением одного и того же участка кожи двигательный рефлекс упрощается и ограничивается движением раздражаемой ноги, небольшим движением головы и очень слабой голосовой реакцией. Этот факт указывает на то, что с течением времени иррадиация возбуждения в коре большого мозга постепенно ограничивается теми путями, которые ведут в двигательному участку раздражаемой ноги, да еще ориентировочной и голосовой реакции. Сообразно с этим, электрическое раздражение должно было производить первоначально значительно большее повышение возбудимости, чем впоследствии, когда двигательный эффект являлся более или менее ограниченным. А в связи с этим и отрицательное действие данного электрического раздражения на существующий индивидуальный рефлекс или оказываемое им препятствие новообразованию рефлекса в первое время должно быть более сильным, чем впоследствии.

В условиях наших опытов электрическое раздражение прикладывалось каждый раз до и после индивидуального раздражения. Это обстоятельство несомненно благоприятствовало скорейшему ограничению иррадиации возбуждения в коре больших полушарий из очагов электрического раздражения. Поэтому с каждым новым сочетанием возбудимость коры повышалась все меньше и меньше. Сообразно с этим и отрицательное действие электрического раздражения на новообразование рефлекса должно было становиться все слабее и слабее.

Но, после того как рефлекс образовался, степень отрицательного действия предшествующего электрического раздражения должна была зависеть также от прочности развиваемых временных связей. Вообще наблюдалось, что чем прочнее индивидуальный рефлекс, тем он труднее поддается отрицанию под влиянием предшествующего основного раздражения. Это, например, хорошо видно, если образовать *совпадающий индивидуальный рефлекс*, а временами испытывать, как влияет основное раздражение на рефлекс, если индивидуальный раздражитель производится спустя короткое время после него. Если индивидуальный рефлекс молодой и временные связи еще недостаточно упрочились, то он легко устраняется под влиянием предшествующего электрического раздражения. Он не вызывается даже спустя несколько минут после электрического раздражения. Если же, наоборот, он достаточно упрочился и, следовательно, временные связи довольно прочны, тогда он не устраняется, даже когда он следует без перерыва за сильным электрическим раздражением.

Итак, временные связи какого-либо индивидуального рефлекса, после того как они укрепились, перестают подвергаться отрицательному действию предшествующего электрического раздражения. Но то обстоятельство, что рефлекс на звонок в выше упомянутых опытах все-таки не обладает значительной прочностью и интенсивностью, указывает на то, что еще после образования рефлекса продолжается в некоторой мере отрицательное действие предшествующего электрического раздражения.

На основании анализа этих явлений я так представляю, почему именно не может развиваться индивидуальный рефлекс на данное индивидуализируемое раздражение, если последнее следует вскоре после основного раздражения, которое производит сильный эффект. В этом случае не могут хорошо развиваться обратные временные связи, ибо сильное основное раздражение производит повышение возбудимости вообще в коре мозга. Это обстоятельство препятствует возникновению и развитию локализованного очага повышенной возбудимости от индивидуализируемого раздражения, а также временных связей между этим очагом и корковой областью, которая воспринимает основное раздражение. Отсюда следует, что можно точно определить те условия, при которых может образоваться положительный индивидуальный ре-

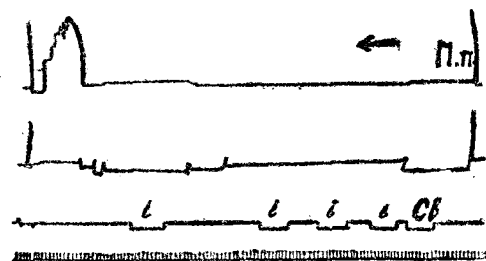
флекс при обратном порядке сочетания. Именно, это должно случиться при условии возникновения локализованного очага повышенной возбудимости в воспринимающей области основного раздражения и образования определенных хорошо возбудимых связей между ним, и соответствующими ответными двигательными участками; причем существенно важно, чтобы индивидуализируемое раздражение следовало не во время основного раздражения, а вскоре после него, когда все-таки в значительной мере ослаблено вызванное последним общее повышение возбудимости в коре мозга.

4. Временные связи в последовательных рефлексах.

При образовании последовательного рефлекса основное раздражение следует спустя некоторое время после индивидуального. Как указывалось выше, сначала образуется совпадающий рефлекс, т. е. он наступает во время индивидуального. Лишь впоследствии он превращается в последовательный, т. е. рефлекс наступает после раздражения. При экспериментальном анализе этого явления мной было обнаружено, что в тот период, когда совпадающий рефлекс превращается в последовательный, сильно нарастает отрицательное действие индивидуализируемого раздражения на индивидуальный рефлекс. Это проявляется между прочим в том, что последовательный рефлекс не наступает, если по прекращении инд. раздражения снова его возобновить, не дав наступления рефлекса. Это отрицательное действие начинает проявляться еще в период совпадающего рефлекса: совпадающий рефлекс в связи с прекращением раздражения усиливается. Так было, напр., при образовании на „Муре“ последовательного рефлекса на свет электрической лампы. Этот раздражитель до этого опыта применялся много раз и потому являлся совершенно индифферентным. С момента же образования последовательного рефлекса он стал обнаруживать сильное отрицательное действие. Так, напр., если свет возобновить к сроку наступления последовательного рефлекса, то последний не наступит во время света, а если много раз повторить, то последовательный рефлекс может совершенно не наступить

(см. рис. 30). Очевидно, свет действует отрицательно на тот последовательный рефлекс, который должен был наступить на него через некоторое время.

Эти факты свидетельствуют, что, во 1-х, при последовательном сочетании раздражений образование рефлекса происходит таким же образом, как при совпадающем сочетании, а во



2-х, превращение индивидуального рефлекса из совпадающего в последовательный обуславливается приобретением отрицательных свойств индивидуальным раздражителем.

Рис. 30 „Мура“. 16. XI. 1917. Отношение света к своему последовательному рефлексу. После первого применения света (Св) последний повторяется три раза с перерывом в 3, 8 и 11 сек. Каждый раз свет длится по 10 сек. Последовательного рефлекса не было. Но позднее, спустя 33 сек., еще раз повторенный свет вызвал обычный последовательный рефлекс. Верх. кр. от задней левой ноги, нижняя от правой передней.

Теперь посмотрим, какие именно временные связи образуются и как они должны видоизменяться с развитием последовательного рефлекса. При последовательном сочетании основное раздражение приходится после того, как

возбудимость в очаге индивидуального раздражения более или менее ослабла. Сообразно с этим, действие возбуждения из очага индивидуального раздражения на очаг основного происходит слабее, чем при совпадении раздражений. Это задерживает в значительной мере образование временных связей между ними. Об этом свидетельствует малая прочность последовательного рефлекса, быстрая угасаемость его, невозможность образования рефлекса при сравнительно больших интервалах между индивидуализируемым и основным раздражением. Раз при последовательном сочетании раздражений временные связи развиваются слабо, то согласно закону сопряженной иррадиации возбуждения при каждом сочетании возбуждение рассеивается в коре больших полушарий из элементов временных связей в большей мере, чем это бывает при совпадающем раздражении, когда временные связи достигают большого развития. Значит, при последовательном сочетании возбудимость всей коры должна повышаться в

большей мере, чем при совпадающем сочетании. Что это в действительности так и бывает, об этом свидетельствует большая генерализация последовательного рефлекса, большая трудность и даже невозможность полной дифференциации его, если только интервал между раздражениями был достаточно велик.

Как указывалось выше, возбуждение, вызванное основным раздражением, иррадирует при последовательном сочетании сильнее, чем при совпадающем. Это должно благоприятствовать образованию обратных временных связей, ибо иррадированное возбуждение должно действовать на очаг индивидуального раздражения, где возбудимость была только что повышена индивидуальным раздражением. Очевидно, пока обратные связи не достигли еще более или менее значительного развития, индивидуальное раздражение было способно давать совпадающий индивидуальный рефлекс через поступательные связи. Но коль скоро развились в значительной мере обратные связи, возбуждение из двигательного аппарата будет иррадиировать преимущественно в обратные связи к очагу индивидуального раздражения и тем самым периферический эффект должен будет устраниться.

Как было выше упомянуто, последовательный рефлекс развивается в некоторых случаях также без предварительной совпадающей стадии. Следовательно, обратные временные связи с самого же начала могут упрочиться до такой степени, что уже в начале образования рефлекса они могут препятствовать во время индивидуального раздражения проведению возбуждения из поступательных связей к периферическому органу. По всей вероятности, это явление имеет место в том случае, если индивидуальное раздражение производит сильное физиологическое действие (звучание электрического звонка, удары метронома) и продолжается более длительное время (30 сек. и более), как это было в опытах Леонава. При этих условиях возбудимость очага индивидуального раздражения должна сильно повышаться и как раз вследствие этого образование и укрепление обратных связей должны находиться в особо благоприятных условиях.

Но характерно, что периферический эффект через поступательные временные связи устранялся обычно не только во время индивидуального раздражения. В опытах Добровольского основное раздражение следовало спустя 2 мин. после индивидуального, а индивидуальный последовательный рефлекс начинался через разные более или менее значительные проме-

жутки времени, причем эти промежутки удлинялись с укреплением рефлекса. Отсюда следует, что отрицательное действие индивидуального раздражения на рефлекс происходит не только во время него, но и некоторое время после него. Следовательно, прекращение индивидуального раздражения не является сигналом к последовательному рефлексу. Нужно думать, что возбуждение, пришедшее по обратным связям в очаг индивидуального раздражения, отсюда вновь распространяется в корковые двигательные или секреторные участки. Из этих корковых очагов возбуждение вновь направляется в очаг индивидуального раздражения, и опять обратно к ответным очагам. Разумеется, это круговращение возбуждения будет происходить как во время индивидуального раздражения, так и по прекращении его, до тех пор пока не произойдет утомление обратных или поступательных связей. Быстрота, с которой наступит утомление атих связей, зависит от степени их развития. Чем более развиты обратные связи, тем больше времени должна продолжаться деятельность обратных связей. Но, как только произойдет утомление их, возбуждение из конечных пунктов поступательных временных связей перестанет иррадиировать в обратные связи и тем самым оно будет в состоянии вызывать периферический эффект. Но, конечно, может случиться, что при этом также произойдет утомление поступательных связей, и тогда последовательный рефлекс не наступит вовсе. Это, напр., мы имеем при быстром повторении индивидуального раздражения друг за другом, как на рис. 30. Об этом же свидетельствуют наблюдения Гроссмана (155). Ему не удалось на одной собаке образовать последовательный слюнный рефлекс на чесание, несмотря на 400 сочетаний. Но, безусловно, временные связи образовались, ибо под влиянием экстрараздражителей, которые присоединялись к чесанию, последовательный рефлекс обнаруживался полностью. Значит, у этой собаки при данных условиях обратные связи развились лучше, чем поступательные, благодаря чему при круговращении возбуждения поступательные утомлялись раньше обратных. От экстрараздражителей, производивших ориентировочную реакцию, возбудимость конечных, ответных пунктов поступательных связей повышалась и от этого делался возможным вызов периферического эффекта. Гроссману удалось на той же собаке образовать последовательный рефлекс после того, как он предварительно образовал на чесание совпадающий рефлекс, т. е. после того,

как предварительно в значительной мере укрепил поступательные временные связи.

Характерно, что интенсивность последовательного двигательного рефлекса не меняется от длительности индивидуального раздражения (Гроссман). В моих опытах, если только он наступал, то наступал с одинаковой интенсивностью после индивидуального раздражения с продолжительностью в 2 сек. и в 100 сек. Это явление несомненно связано с деятельностью вторичных проприоцептивных рефлексов. Во время индивидуального раздражения временные связи этих рефлексов, за отсутствием вторичных проприоцептивных раздражений, должны испытывать слабую деятельность. Они могут проявить свою деятельность почти в полной мере при первом малейшем движении конечности, какое только наступит после утомления обратных связей по прекращении первичного индивидуального раздражения.

Следовательно, наступление последовательного рефлекса, спустя некоторое время после раздражения, обуславливается тем, что по прекращении индивидуального раздражения обратные связи, благодаря их сравнительно слабому развитию, быстрее перестают действовать сравнительно с поступательными связями. Вследствие этого возбуждение от поступательных связей лучше распространяется к двигательному органу, и вызывает здесь небольшое, первичное движение, которое в свою очередь обуславливает значительный вторичный индивидуальный рефлекс через вторичные проприоцептивные раздражения.

Характерно, что обратные временные связи последовательного рефлекса при очень долгой работе с ним могут достигнуть такой прочности, что превращение последовательного рефлекса в совпадающий встречает значительные затруднения. Фролов (415) пытался перевести последовательный рефлекс, которому было 1 г. 9 мес., в совпадающий, присоединяя основное раздражение во время индивидуального раздражения или через несколько секунд после него по короткому способу Петровой. Несмотря на 20 сочетаний, попытка не удалась. Рефлекс все время наступал спустя 25 — 50 сек. после индивидуального раздражения. Очевидно, обратные временные связи были развиты

до такой степени, что при означенных условиях не теряли своего отрицательного действия на поступательные временные связи.

Б. Временные связи в запаздывающих рефлексах.

Наиболее характерный факт при образовании запаздывающего рефлекса заключается в том, что образуемый рефлекс первоначально является совпадающим, лишь через постепенное удлинение скрытого периода он становится запаздывающим. Совпадающий рефлекс безусловно является проявлением деятельности поступательных временных связей. Значит, первоначально образовались поступательные временные связи. Но условия образования запаздывающего рефлекса своеобразны: индивидуализируемое раздражение продолжается очень долго, прежде чем последует основное раздражение. Это условие способствует значительному повышению возбудимости в очаге индивидуального раздражения и тем самым благоприятствует значительному развитию обратных временных связей. Благодаря этому возбуждение из конечных пунктов поступательных связей иррадирует в обратные связи в большей мере и, наоборот, отсюда оно распространяется к координирующим аппаратам в меньшей мере. Но понятно, всякое обстоятельство, повышающее возбудимость этих конечных пунктов, усилит действие поступательных связей на координирующие аппараты и тем самым запаздывающий рефлекс превратится в совпадающий. Так напр., вскоре после сильного электрического раздражения запаздывающий рефлекс превращается в совпадающий. То же наблюдал Завадский (188), работая на слюнных запаздывающих рефлексах. Он образовал на одной собаке запаздывающий рефлекс путем вливания 0,25 проц. раствора соляной кислоты. Затем в течение трех недель вливал более разбавленный раствор 0,1%. В результате наблюдалось сильное замедление слюнной секреции. После этого концентрация вливаемой кислоты была увеличена в 5 раз, до 0,5%. Следствием этого явилось исчезновение запаздывания рефлекса.

Превращение запаздывающего рефлекса в совпадающий наблюдается и при вызове его в период какого-либо однородного и даже разнородного рефлекса или какого-либо экстра-раздражителя, производящего ориентировочную реакцию, именно, во всех тех случаях, когда, благодаря иррадиации возбуждения

во всей коре, возбудимость в конечных пунктах поступательных связей становится выше.

Превращение запаздывающего рефлекса в совпадающий наблюдается также в том случае, когда обратные временные связи утомляются сильнее поступательных связей. Так, известно, что при угашении запаздывающего рефлекса, т. е. при частом повторении последнего без сочетания с основным раздражением, запаздывающий рефлекс превращается в совпадающий (Потехин 345). Так как обратные связи менее развиты, чем поступательные, то деятельность первых гаснет быстрее, чем последних. Вследствие этого теперь возбуждение иррадирует из конечных пунктов поступательных связей к подбóрковым координирующим аппаратам более сильно, чем раньше.

Итак, недеятельная фаза запаздывающего рефлекса обуславливается тем, что возбуждение иррадирует из конечных пунктов поступательных связей в обратные с такой большой силой, что, согласно закону сопряженной иррадиации, оно распространяется к нижележащим координирующим аппаратам с субминимальной интенсивностью.

Мы указали, что обратные связи развиваются позднее и слабее, чем поступательные; поэтому сопротивляемость первых угасанию меньше, чем у вторых. Этим объясняется не только вышеупомянутое превращение запаздывающего рефлекса в совпадающий, но также смена недеятельной фазы деятельной во время индивидуального раздражения. Ясно, чем слабее развиты обратные временные связи, тем раньше прекратится иррадиация возбуждения в них из поступательных связей. Соответственно с этим возбуждение, распространяющееся из конечных пунктов поступательных связей к координирующим аппаратам, усилится до такой степени, что оно будет в состоянии вызвать периферический эффект. Этот эффект может более или менее усилиться от участия вторичных проприоцептивных индивидуальных рефлексов. Естественно, во время недеятельной фазы рефлекса деятельность проприоцептивных связей должна быть очень мала, благодаря отсутствию проприоцептивных раздражений. Поэтому эти связи должны вызвать сильный проприоцептивный индивидуальный рефлекс при малейшем движении ног в запаздывающем рефлексе на внешнее индивидуальное раздражение.

6. Временные связи в отрицательных рефлексах.

Как указывалось выше, при систематическом сочетании индифферентного раздражения с определенным индивидуальным рефлексом индифферентное раздражение становится индивидуальным сигналом—начинает вызывать тот же индивидуальный рефлекс. Так бывает, если индивидуальный рефлекс является сильным. Если же, наоборот, он более или менее слаб, тогда то же индифферентное раздражение приобретает свойство отрицательного действия на этот индивидуальный рефлекс. Мы привели выше ряд доказательств, что мы здесь имеем типичный индивидуальный рефлекс отрицательного типа. Следовательно, при образовании отрицательного рефлекса должны развиваться по обычному как поступательные, так и обратные временные связи, а именно, поступательные связи от очага отрицательного индивидуального раздражения ко всем корковым очагам основного положительного рефлекса и обратные от последних к первому. Из самого характера явлений следует, что обратные связи развиты сильнее поступательных и потому, по закону сопряженной иррадиации, возбуждение распространяется из элементов поступательных связей в такой мере в обратные связи, что оно достигает координирующих аппаратов с субминимальной интенсивностью. Деятельность обратных связей отрицательного рефлекса преобладает над поступательными настолько, что она способна устранить обычно сочетаемый положительный рефлекс. По обратным связям будет иррадиировать не только возбуждение поступательных связей отрицательного рефлекса, но и из поступательных связей сочетаемого с ним положительного рефлекса. Но, конечно, устранится или нет последний рефлекс, это будет зависеть от интенсивности его. Если он достаточно силен, напр., если он был перед тем многократно сочетан с основным раздражением, отрицательный раздражитель только ослабит его. Если же он был ослаблен перед тем многократным повторением без сочетания с основным раздражением, то отрицательный раздражитель устранит его полностью. (См. рис. 10). Более того, при некотором усилении положительного рефлекса отрицательный рефлекс сам превращается в положительный. Так, напр. на „Муре“, после того как образовали отрицательный рефлекс на свет электрической лампы путем сочетания его с положительным рефлексом на задней левой ноге на звук

200 к. в 1 сек., мы наблюдали в связи с усилением положительного рефлекса не только прекращение отрицательного действия света, но также превращение его в положительный сигнал. С самого начала свет — зажигание и потухание электрической лампы — не вызывал никакой видимой реакции, даже ориентировочной. Он не действовал более или менее отрицательно и на существующие индивидуальные рефлексы, напр., на рефлекс задней левой ноги на звук 200 к. в 1 сек. Отрицательный рефлекс развился на свет электрической лампы при сочетании с этим звуковым рефлексом уже в первый день, после нескольких сочетаний, но он был очень непостоянен. Во время света рефлекс на звук то вызывался, то нет. Так было и на 2, 3 и 4 день. На 5 и 6-й день положительный рефлекс на звук 200 к. был очень сильный. В связи с этим после ряда сочетаний свет превратился в положительный сигнал: он стал давать сильную ориентировочную реакцию и сгибание левой задней ноги. Так, на рис. 31 дается этот рефлекс высшего порядка в виде кратковременных сгибаний, наступающих при свете еще раньше звучания.

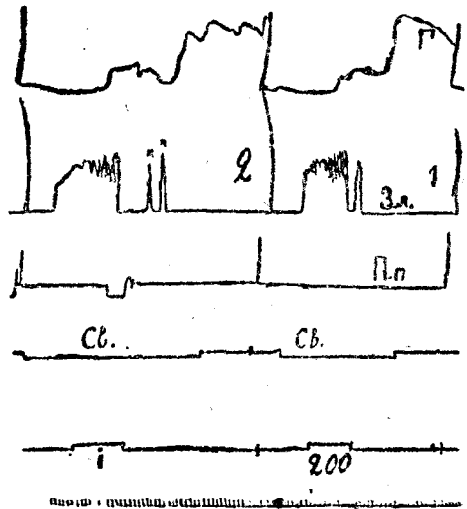


Рис. 31 „Мура“. 14. X. 1917. Образование индивидуального рефлекса высшего порядка на свет электрической лампы. 6-й день работы. Опыт 1 дает 75-ое, а оп. 2 — 76-ое сочетание с индивидуальным рефлексом на звук 200 к. в 1 сек. Начальное поднятие и опускание ноги (обозначено звездочкой) вызывается светом электрической лампы (2). Затем идет длительное ритмическое сгибание от звука.

Очень характерно, что образование отрицательного рефлекса происходит тем быстрее, чем сильнее отрицательное раздражение в сравнении с комбинируемым положительным раздражением. Фурсиковым (422) было установлено, что если физиологическое действие отрицательного раздражения слабее положительного индивидуального раздражения, то отрицательный рефлекс развивается медленно; кроме того он бывает

слаб и непостоянен. Напротив, если отрицательный раздражитель сравнительно с положительным является более сильным агентом, тогда отрицательный рефлекс образуется много быстрее; при этом он бывает много постояннее и сильнее. Фурсиков находит, что в общем для образования отрицательного рефлекса требуется более сильное индивидуализируемое раздражение, чем для образования положительного рефлекса.

Далее, Фурсиков наблюдал (422), что отрицательный, индивидуальный рефлекс не образуется, если внешний агент предшествует положительному рефлексу на 10—60 сек. Отрицательный рефлекс может развиться на данный внешний агент только в случае непосредственного перехода от действия внешнего агента к индивидуальному раздражению положительного рефлекса. Но возможно путем долгого упражнения и постепенного удлинения короткой интервал удлинить до 1 мин. (Фуров 415).

Не трудно объяснить физиологическую природу этих фактов, если мы примем во внимание, от чего зависит преимущественное развитие той и другой временной связи. Как выше было представлено, преимущественное развитие обратных временных связей зависит от того, что физиологическое действие первого комбинируемого раздражения превосходит таковое второго. Если, данный внешний агент регулярно предшествует индивидуальному раздражению и сила его физиологического действия в сравнении с индивидуальным раздражением больше, то обратные связи, а именно временные связи от нервных элементов, возбуждаемых положительным индивидуальным раздражителем, к очагу внешнего агента, должны развиться сильнее, чем поступательные связи. Внешний агент, следовательно, становится отрицательным индивидуальным сигналом. Так возникает отрицательный рефлекс. Но, если физиологическое действие внешнего агента относительно слабее, чем положительного раздражения, то обратные связи должны отставать в своем развитии и тогда отрицательный рефлекс не образуется совсем или образуется очень слабой интенсивности. То же самое имеет место, если сильный внешний агент предшествует положительному рефлексу на 10—60 сек. Но времени действия внешнего агента возбудимость выше всего. Когда действие агента прекратилось, возбудимость падает. Если, следовательно, индивидуальный рефлекс следует спустя несколько десятков секунд после агента, условия к образованию обратных связей должны быть менее благоприятны. Наоборот, эти условия должны быть значительно благоприятнее для развития поступательных связей, а значит, для развития нового положительного рефлекса высокого порядка. Это фактически и наблюдалось в опытах Фурсикова.

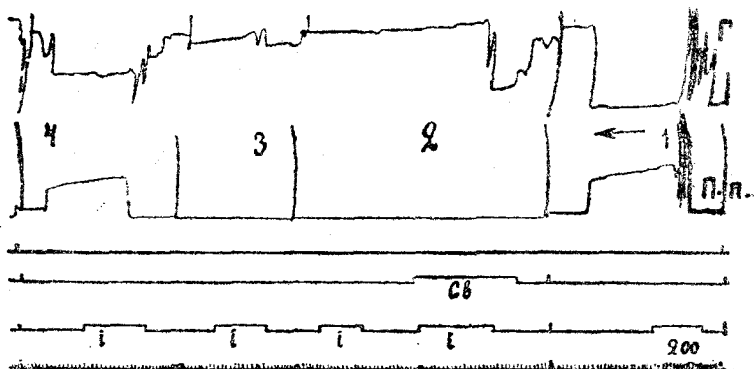
Отрицательный раздражитель своими развитыми обратными связями оказывает на состояние животного характерное действие. Если оно находилось в беспокойном состоянии (визжит, беспокойно двигает голову и ноги), то отрицательный раздражитель устраняет это состояние: животное успокаивается и даже начинает дремать. Следовательно, отрицательный раздражитель

обнаруживает такое действие, которое совершенно противоположно тому, что наблюдается при положительном индивидуальном рефлексе. Отсюда следует, в отрицательном рефлексе образуются хорошо развитые обратные связи со всеми теми элементами коры, которые обычно приходят в деятельность от положительного индивидуального рефлекса, а именно с элементами голосовой и ориентировочной реакции, движения ног и дыхания.

Характерная картина реакции получается в том случае, если во время отрицательного раздражителя почему-либо запоздало его отрицательное действие, и как раз в это время был применен положительный раздражитель: сейчас после присоединения животное успокаивается и начинает дремать. Очевидно, под влиянием отрицательного раздражителя возбудимость в элементах обратных связей была сильно повышена и потому возбуждение из конечных пунктов поступательных связей положительного рефлекса сразу же отклонилось в обратные связи отрицательного рефлекса. На фиг. 32, которая иллюстрирует это явление, даже повторное применение положительного раздражителя через минуту после отрицательного дает усиленную отрицательную реакцию. Это указывает, что повышенная возбудимость в обратных связях удерживается некоторое время после отрицательного раздражения.

Пока мы имели ввиду такие отрицательные рефлексy, при образовании которых внешний агент, который действует как отрицательное раздражение, предшествует положительному рефлексу. Но мы уже выше указывали, что отрицательный рефлекс образуется точно также при обратном порядке сочетания, т. е. когда данный агент действует во время положительного рефлекса. Фурсиков (422) образовал подобный рефлекс, применив, как отрицательное раздражение, сильный шум, вызываемый вращением кимографа, положительным же раздражением являлся у него стук метронома. В этом случае поступательные связи, которые вели от корковых элементов, возбуждаемых положительным раздражением, к очагам отрицательного раздражения, развились сильнее, чем обратные связи от очагов последнего раздражения к очагам первого, так как второе раздражение (шум кимографа!) являлось физиологически более сильным. В этом случае, следовательно, отрицательное действие обуславливалось Инд.-приобр. деятельность.

деятельностью поступательных связей. Корковое возбуждение, вызванное отрицательным раздражением, распространяясь сначала через обратные связи к элементам положительного рефлекса и затем отсюда через поступательные связи обратно к очагу отрицательного раздражения, повышает возбудимость всех этих элементов и в особенности сильно в наиболее хорошо развитых



Фиг. 32. „Боб“. Взаимодействие между положительным и отрицательным рефлексам. Положительный индивидуальный раздражитель — тон 200 к. в 1 сек. (нижний сигнал); отрицательный раздражитель — свет электрической лампы (верхний сигнал). В опыте 1 тон вызывает обычный положительный рефлекс. В опыте 2 тон дается во время света. В этом случае тон не дает положительного рефлекса. Он, наоборот, производит отрицательную реакцию: животное опускает голову (подняtie кривой!) и засыпает. Повторение тона через 15 сек. после светового раздражения также не дает положительного индивидуального рефлекса. В оп. 3 через 1 мин. после второго опыта тот же тон вновь производит только более сильное опускание головы. Лишь на 2,5 мин. позднее, после светового раздражения, тон вызвал обычный положительный рефлекс.

поступательных связях. В результате повышения возбудимости в последних связях возбуждение, возникшее в нервных элементах положительного рефлекса, распространяется в большей мере через эти связи к очагу отрицательного раздражения и соответственно с этим оно направляется из тех-же элементов к подкорковым центрам рабочего органа с меньшей интенсивностью.

7. Временные связи экспериментального сна.

В лаборатории Павлова наблюдалось, что во время опыта некоторые собаки засыпали при определенных условиях. Именно, это случалось во время отрицательного рефлекса (А н-

реп 17, Фурсиков 419), недействительной фазы последовательного (Добровольский 159, Белиц 39, Леонов 257) и запаздывающего рефлекса (Петрова 327, Безбокая 84), во время дифференцированного раздражителя (Фридман 409, Красногорский 235), индивидуального раздражения с угашенным рефлексом (Коган 230, Бирман 104), а также во время необычного раздражения при угасании ориентировочного рефлекса (Розенталь 361, Чечулин 431). Некоторые собаки засыпали в станке в экспериментальной комнате и помимо этих условий. Так, напр., у меня одна собака заснула в станке уже в первый день постановки ее в станок, значит, еще раньше образования какого-либо индивидуального рефлекса и даже еще раньше применения электрического раздражения. Другие собаки засыпали впоследствии, в связи с характером работы более или менее постоянно. Так, напр., особенно сонливыми становятся собаки при работе с кожно-механическими (Ерофеева 169, Петрова 327, Рожанский 356) и температурными раздражителями (Шингло 444 и Соломонов 377).

Нас интересует явление сонливости, которое наступает во время указанных выше рефлексов, т. е. которое определенным образом связано с известными экспериментальными условиями.

Прежде всего укажем на то, что экспериментальный сон вызывается действием таких раздражителей, которые судя по вышеизложенному владеют хорошо развитыми обратными связями, именно, индивидуальных раздражителей последовательного, запаздывающего и отрицательного рефлексов. Сюда же нужно отнести сон, вызываемый дифференцированным раздражителем и затем угасанием индивидуального рефлекса. Насчет дифференцированных раздражителей, близких к индивидуальному, уже указывалось выше, что их отрицательное действие на индивидуальный рефлекс основывается на развитии обратных связей. При угасании индивидуального рефлекса, как это подробно будет выяснено ниже, точно также мы имеем дело с хорошо развитыми обратными связями. Каждый раз при угасании индивидуального рефлекса сначала возбуждается очаг индивидуального раздражения, а затем элементы поступательных временных связей и их конечные пункты. Значит, в угасающем рефлексе между очагами индивидуального раздражения и элементами поступательных временных связей и их конечных пунк-

тов должно существовать такое же взаимодействие, как при образовании отрицательного рефлекса. Но между этими элементами коры обратные связи существовали еще до угасания. Они были только менее деятельны, чем поступательные. При угасании обратные связи развиваются сильнее, ибо во время угасания возбуждение конечных пунктов поступательных связей ослабевает, а возбудимость их понижается; наоборот, возбуждение и возбудимость конечных пунктов обратных связей остаются без изменения. Угасание индивидуального рефлекса довольно сложное явление. Вышеприведенными рассуждениями я желаю только показать, что явление угасания имеет существенное сходство с образованием отрицательного рефлекса. Подробное же выяснение угасания будет сделано ниже.

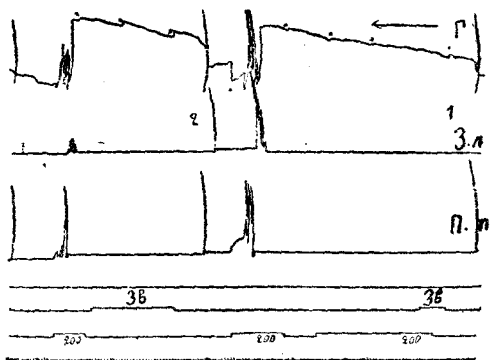
То же самое следует сказать насчет угасания ориентировочного рефлекса. Во время угасания ориентировочного рефлекса мы опять таки имеем взаимодействие между очагом необычного раздражения и теми корковыми элементами, которые участвуют в ориентировочном рефлексе. Вследствие этого между ними должны развиваться как поступательные, так и обратные связи. В связи с постепенным ослаблением ориентировочного рефлекса при его повторении, условия опыта больше благоприятствуют развитию обратных связей, чем поступательных.

Итак, во всех известных случаях экспериментального сна мы имеем дело с такими раздражителями, корковые очаги которых обладают хорошо развитыми обратными связями с корковыми элементами какого-либо положительного рефлекса.

Теперь остается рассмотреть вопрос, почему именно раздражители с хорошо развитыми обратными связями вызывают сонливость. Прежде всего укажем на несколько характерных черт сонного состояния:

А. Во время дремоты, когда сон еще является поверхностным, отношение животного к дифференцированным звукам и индивидуальным раздражителям нормальное. Во время дремоты индивидуальный раздражитель дает рефлекс. Дифференцированные звуки или не дают никакого видимого эффекта, или даже углубляют сон. Кроме того, во время дремоты отрицательное действие дифференцированного раздражителя на индивидуальный раздражитель не преращается, как это видно на фиг. 33.

В. Если собака имеет склонность ко сну, то она при продолжительном действии дифференцированного раздражителя засыпает. Однако она просыпается сейчас же после прекращения раздражителя. Значит, действие дифференцированного раздражителя продолжается все время сна (фиг. 34).



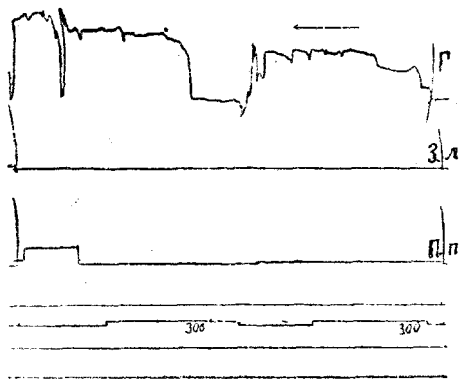
С. Индивидуальное раздражение не в состоянии вызвать двигательный оборонительный рефлекс без пробуждения. Пробуждение является необходимым условием. Сначала животное отерывает глаза, поднимает голову, производит общее движение корпусом, а потом только наступает индивидуальный рефлекс на ноге. Это, напр., хорошо видно на фиг. 33, где двигательная реакция ног следует спустя 1—2 сек. после поднятия головы. Часто случается, что индивидуальный раздражитель будит, но рефлекса не дает на ногах.

Фиг. 33. „Боб“. 24. I. 1917. Действие индивидуального раздражителя—звук 200 к. в 1 сек. во время дремоты в сочетании с обычным звуком электрического звонка и без звонка. Верхняя кривая записывает положение головы во время дремоты—поднятие кривой означает опускание головы. Звездочками обозначены моменты „клеванья“: животное при засыпании наклоняется на бок, при этом происходит медленное поднятие кривой; когда это грозит падением, тогда наступает рефлекс выпрямления—при этом кривая головы резко опускается вниз; затем следует новое засыпание с падением на бок—новое медленное поднятие кривой. В опыте 1 индивидуальное раздражение производится во время звонка и затем продолжается без перерыва после него. В этом случае рефлекса нет. Повторное индивидуальное раздражение после перерыва дало рефлекс, но с очень большим скрытым периодом. В оп. 2 сначала дается звонок, а сейчас же после него звук 200 в отдельности. Звонок не влияет, а звук 200 дает очень слабый рефлекс с большим скрытым периодом.

Также по Рожанскому пробуждение животного есть неизбежное условие для наступления индивидуального двигательного рефлекса. Но он наблюдал наступление индивидуального слюноотделения без пробуждения, т. е. какой либо одновременной двигательной реакции (356).

Д. Механическое раздражение кожи по Рожанскому (356), а по моим опытам электрическое раздражение может вы-

звать рефлекс и во время сна без пробуждения. Так, напр., во время глубокого сна электрическое раздражение вызывает небольшой визг, движение раздражаемой ноги, поворот головы в раздражаемую сторону, но глаза не открываются, голова не поднимается. С прекращением раздражения визг сейчас же прекращается, нога сейчас же опускается, голова сейчас же возвра-



Фиг. 34. „Боб“. 27. XII. 1916. С повторное действие дифференцированного раздражителя звука тонв. 300 кол. в 1 сек. Звук применялся дважды по полминуты. Оба раза собака сразу из состояния бодрствования переходит в сонное, а затем каждый раз после звука она пробуждается: поднятие головы и небольшое движение ног.

щается в медиальное положение. Конечно, все эти рефлексы значительно ослаблены сравнительно с тем, что наблюдается в бодрствующем состоянии. (См. рис. 35). Но, характерно, что в тот самый период, когда электрическое раздражение не в состоянии было разбудить животное, индивидуальный раздражитель звук тонв. 200 к. в 1 сек. вызывал пробуждение.

Е. Все вышеприведенные раздражители, производящие засыпание животного, лишены совсем способности давать ориентировочные реакции. Мож-

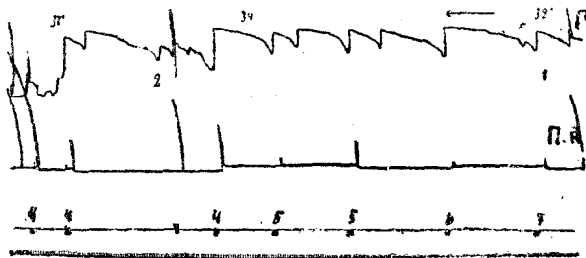
но сказать, что чем более угашена ориентировочная реакция на данный раздражитель, тем сильнее его усыпляющее действие. Точно также электрическое раздражение не пробуждает, если оно не вызвало ориентировочной реакции.

Ф. Пробуждающим действием обладают всякого рода необычные посторонние раздражения, которые применяются впервые в данной экспериментальной обстановке и потому способны давать ориентировочное движение. При повторном применении они перестают вызывать ориентировочное движение. В таком случае они перестают точно также будить животное (Рожацкий 356).

При этом характерно, что пробуждающим действием владеет начало необычного раздражения, от которого, собственно говоря, зависит ориентировочная реакция. Если животное не

пробудилось в начале его, то продолжение не даст пробуждения. Так же происходило при применении резких звуков, как удары по металлическому цилиндру, которые при бодрствующем состоянии оказывали сильное отрицательное действие на индивидуальный рефлекс (фиг. 36).

Из этих наблюдений следует, что животное засыпает при таких раздражениях, которые не способны

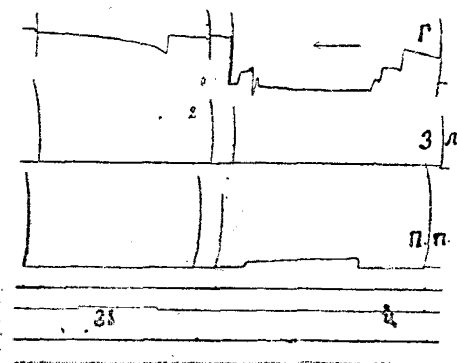


Фиг. 35. „Боб“. 25. X. 1916. Действие электрического раздражения кожи во время сна. В самом начале работы, еще до образования индивидуальных рефлексов. На 15-й день после первой установки в станок. Собака спит: глаза закрыты; задние конечности расслаблены; собака не опирается на них, она свободно висит на лямках; голова сильно опущена вниз; храпит. В оп. 1 электрическое раздражение правой передней ноги при 7—4 см. производит небольшое движение без пробуждения. Только голова немного поднимается, но не больше, чем при клевании: глаза не открываются и после раздражения голова вновь наклоняется вниз. В оп. 2 электрическое раздражение производится во время сна и после пробуждения. Первый раз оно пробудило собаку и дало слабое движение, а второй раз оно вызвало сильнейшее отдергивание ноги.

производить ориентировочную реакцию, а пробуждается при таких раздражениях, которые вызывают такую реакцию.

Данное положение дает нам ключ к пониманию снотворного действия таких раздражителей, которые обладают хорошо развитыми обратными связями. Эти связи существуют в каждом данном случае со всеми теми элементами коры, которые действуют в индивидуальном положительном рефлексе, т. е. с корковыми двигательными участками конечностей и ориентировочных движений, а также дыхания, голосовой реакции и откры-

вания глаз. Обратные связи отклоняют возбуждение из всех этих элементов по закону сопряженной иррадиации и поэтому животное лишается возможности производить какое-либо движение. С отсутствием ориентировочных и других движений стоит в связи полное отсутствие проприоцептивных раздражений. А это, с одной стороны, обуславливает понижение возбу-



Фиг. 36. „Боб“. 2. II. 1917. Влияние необычных звуков на сон. В оп. 1 применяется один удар по металлическому цилиндру (Ц). Это раздражение применялось до этого только несколько раз. Собака пробуждается и через довольно большой скрытый период поднимает ногу, как бы от индивидуального раздражителя. В опыте 2 применяется звонок, который систематически в течение многих дней сочетался с индивидуальным рефлексом для образования отрицательного рефлекса. Он не будит животное. Только в самом начале голова поднимается немного.

димости в коре больших полушарий, в особенности в проприоцептивной воспринимающей области и двигательных участках, находящихся в близкой анатомической и функциональной связи с этой областью, а, с другой стороны, она вызывает понижение пластического рефлекторного тонуса, который нормально в значительной мере зависит от проприоцептивных раздражений (Sherrington 440), и затем понижение статических рефлексов и рефлексов положения (Magnus 267 — 269). Как известно, шейные статические рефлексы и шейные рефлексы положения обуславливаются раздражением рецепторов шейных мышц и суставов при движениях шеи по отношению к туловищу, а так называемые лабиринтные рефлексы положения и лабиринтные статические рефлексы вызываются раздражением рецепторов статического органа внутреннего уха при изменениях положения головы в пространстве (Magnus и de Kleyn 267, Беритов 43, 54, 63).

В лаборатории Павлова засыпание собак первоначально связывалось с ограничением свободы движений по условиям эксперимента: ноги фиксируются в лямках, голова привязана. Это заключение было сделано на основании того наблюдения,

дальности в коре больших полушарий, в особенности в проприоцептивной воспринимающей области и двигательных участках, находящихся в близкой анатомической и функциональной связи с этой областью, а, с другой стороны, она вызывает понижение пластического рефлекторного тонуса, который нормально в значительной мере зависит от проприоцептивных раздражений (Sherrington 440), и затем понижение статических рефлексов и рефлексов положения (Magnus 267 — 269). Как известно, шейные статические рефлексы и шейные рефлексы положения обуславливаются раздражением рецепторов шейных

что сонливые в станке собаки после снятия из станка обнаруживали бодрое состояние (Рожанский, Бирман). Но Бирман показал, что названные выше раздражители с обратными связями производят на свободе такое же снотворное действие, как и в станке. Отсюда следует, что ограничение движений, как путем заключения в станок, так и путем действия обратных временных связей оказывает одно и то же снотворное действие.

Как известно, обстановка, в которой происходит засыпание, становится индивидуальным возбудителем сна. Это известно каждому по личному опыту. Это же было найдено по наблюдениям на собаках. Если раза два усыпить собаку действием неактивных снотворных раздражений, то затем собака приходит в сонливое состояние очень быстро при введении в экспериментальную комнату (Шавлов и Воскресенский 309, Бирман 104). В данном случае опытная обстановка является тем раздражителем, который обладает развитыми обратными связями с корковыми элементами двигательных рефлексов. Известно, что экспериментальная комната делается индивидуальным возбудителем всех тех рефлексов, которые образуются в этой комнате. Некоторые мои легко возбудимые собаки, как только становились в станок, визжали и поднимали на долгое время ту ногу, на которой был образован рефлекс. Очевидно, у этих собак хорошо развились поступательные временные связи от всей обстановки ко всем корковым нервным элементам, участвующим в индивидуальных рефлексах. Но, конечно, если в данной обстановке вызывать сон применением неактивных раздражений, которые устраняют индивидуальные и ориентировочные рефлексы, тогда должны развиваться в большей степени обратные временные связи от нервных элементов, воспринимающих обстановку, к корковым двигательным элементам индивидуальной и ориентировочной реакции.

Раз наступление сна в экспериментальной обстановке зависит от деятельности обратных связей между двигательными участками коры и очагами возбуждения коры от обычной обстановки, то укрепление поступательных связей между ними должно приводить к исчезновению сонного состояния. Это и наблюдалось в опытах Петровой (327). Она вызывала сон у собак ежедневным многократным применением одного и того же называемого рефлекса, а затем устраняла его полностью пу-

тем образования многочисленных новых совпадающих рефлексов. Очевидно, первоначально при работе с запаздывающим рефлексом между двигательными участками коры и очагами возбуждения от обычной обстановки опыта образовались сильно развитые обратные связи, что ведет ко сну в этой обстановке. С образованием совпадающих рефлексов сон перестает наступать в обычной обстановке, ибо теперь, наоборот, та же обстановка связывается с двигательными участками коры более развитыми поступательными связями.

В лаборатории Павлова было замечено, что в определенных условиях сам экспериментатор становится индивидуальным возбудителем сна. Если, напр., систематически готовить пищу перед животным, смотреть ему пристально в глаза и не давать есть в это самое время, то как процедура приготовления пищи, так и вид экспериментатора и пристальный взгляд его становятся возбудителями сна (Бирман 104). Здесь опять-таки мы имеем следствие усиленного развития обратных связей. При означенном поведении экспериментатора животное сначала тянется к пище, т. е. у него наступает ряд обычных индивидуальных реакций при виде пищи: вытягивание шеи и передвижение всего тела к пище, чавканье, течение слюны и т. д. Так как за этим не следует захвата пищи, то этот сложный индивидуальный рефлекс на поведение экспериментатора угасает, а угасание его способствует развитию обратных временных связей. Благодаря деятельности этих связей, все поведение экспериментатора и в частности его пристальный взгляд становятся возбудителем сна.

Прекрасный пример, где не только обстановка, но также сам экспериментатор становится возбудителем сна, мы находим в опытах Крылова (241). Автор усыплял одно и то же животное инъекцией морфия. Известно, что после впрыскивания морфия наступает обильное отделение слюны, рвотные движения и наконец сон. На всех своих собаках автор наблюдал после нескольких инъекций морфия тот же симптомокомплекс морфийного отравления также при впрыскивании воды. После большого числа инъекций морфия данный симптомокомплекс наступал и при виде шприца, равным образом путем трения на месте укола, и даже путем установки в станок и, наконец, при

появлении экспериментатора. В этих опытах сон наступал после других реакций морфийного отравления. В другой серии опытов автор усыплял собак в станке вливанием через задний проход усыпляющей дозы хлоральгидрата. После нескольких вливаний собаки засыпали при установке в станок и при виде обычных приготовлений к вливанию, при чем сон наступал при обычной опытной обстановке с самого начала. Очевидно, как в предыдущих опытах, так и здесь обычная обстановка является возбудителем сна, так как между корковыми очагами возбуждения от обстановки и теми двигательными корковыми участками ориентировочной реакции, возбудимость которых понижалась с наступлением сна, обратные временные связи развиваются сильнее поступательных.

Аналогичное явление мы должны иметь при усыплении человека гипнотизером. Гипнотизер первый раз усыпляет пациента при полной тишине, в полутемноте, приказывая ему не двигаться, при этом он проводит руку по голове, по лицу (насы) этого пациента. Отсутствие шума и разговоров, слабое освещение, неподвижность — все это вместе сильно благоприятствует более или менее значительному понижению возбудимости центральной нервной системы. А раздражение головы путем поглаживания и сдавливания ведет к небольшому движению головы и одновременно рефлекторному обездвижению остальной мускулатуры тела. Специальными опытами на животных (лягушки, собаки) мною было установлено, что под влиянием механического раздражения головы возникает определенный рефлекс с возбуждающей иннервацией по отношению к мышцам головы и тормозящей иннервацией ко всей остальной мускулатуре. Благодаря этому торможению выпадают тонические рефлексы и локомоция, а дыхание и защитные рефлексы на повреждающие раздражения значительно ослабевают. При некоторой длительности раздражения это состояние обездвижения переходит в сонное состояние. Путем экспериментального анализа было выяснено, что это сонное состояние есть результат понижения возбудимости ц. н. с., благодаря полному выпадению проприоцептивных раздражений во время активного обездвижения животного и значительному ослаблению рефлекторного действия внешних раздражений в силу означенного торможения (Б е р и т о в 52, 79—80). Аналогичный рефлекс обездвижения несомненно имеет место на человеке при поглаживании и сдавливании кожи головы. Поэтому

здесь наступлению сна благоприятствует не только отсутствие разного рода внешних и внутренних раздражений, но и это активное обездвижение своим общим торможением всей скелетной мускулатуры, которое должно в значительной мере ослаблять рефлекторное действие всякого рода посторонних раздражений, а также действие произвольной иннервации.

Если гипнотизеру удалось вызвать сон у пациента означенным выше способом, то после этого один вид гипнотизера в той же обстановке, или определенные движения рук (пассы) гипнотизера, а также определенные слова—вроде „засни“, которыми он сопровождал первое усыпление, могут оказаться совершенно достаточным для быстрого усыпления того же пациента. Нужно думать, что это получается от развития обратных связей в коре больших полушарий пациента, а именно от двигательных аппаратов ориентировочной реакции и других движений к тем очагам, которые воспринимали всю обстановку, включая манипуляции гипнотизера. Чем чаще повторяется усыпление одного пациента одним и тем же гипнотизером, тем сильнее разовьются обратные связи, тем сильнее будет усыпляющее действие того или другого определенного движения гипнотизера.

Как указывалось выше, пробуждение происходит от таких раздражений, которые вызывают ориентировочную реакцию. Известно, что ориентировочная реакция происходит, главным образом, через кору. В каждой воспринимающей области имеются те двигательные участки, через которые вызываются ориентировочные движения от раздражения соответствующего рецептора. Так, напр., в слуховой области имеются двигательные участки для движения ушей и головы, в зрительной для движения глаз и головы и т. д. Очевидно, первые движения, какие могут наступить на периферическое раздражение как во время бодрствования, так и во время сна, должны быть ориентировочными, ибо возбуждение иррадирует раньше всего и сильнее всего в пределах той корковой области, которая воспринимает данное раздражение.

Характерно, что даже индивидуальные раздражители как в состоянии бодрствования, так и во время сна сначала производят ориентировочное движение, а затем уже индивидуальное движение ноги. Разница только в том, что во время сна индивидуальное движение ноги запаздывает много больше, чем при бодрствовании. Таким образом, как пробуждение индивидуаль-

ными раздражителями, так и необычными раздражениями связано с возбуждением тех корковых ориентировочных аппаратов, которые лежат в пределах соответствующей воспринимающей области.

Однако, ориентировочный рефлекс должен наступить прежде всего, в ответ на каждое раздражение, не только благодаря близости коркового ориентировочного аппарата к воспринимающему очагу дального раздражения. Как бы глубоко ни было общее понижение корковой возбудимости во время сна, оно не может быть везде, во всех элементах одинаково низким. Как уже указывалось мною в одной из предыдущих работ (72), возбудимость тех элементов, которые участвуют в хорошо развитых индивидуальных рефлексах, и во время сна остается выше, чем у других элементов. Только поэтому индивидуальные раздражители способны будить животное в большей мере, чем разного рода неиндивидуальные раздражители. Нужно полагать, что корковые двигательные участки ориентировочной реакции обладают большей возбудимостью, чем остальные двигательные участки и сообразно этому они скорее вовлекаются в реакцию от иррадиированного возбуждения, чем другие корковые участки.

Однако пробуждение — как открытие глаз, выпрямление конечностей, поднятие головы — нельзя считать непосредственным следствием возбуждающего действия внешнего раздражения на кору больших полушарий. Внешние раздражения с хорошо развитыми обратными связями не будят животного, хотя они точно также действуют на кору, очевидно, и на двигательные корковые участки. Об их действии на кору нужно заключить из того факта, что во время таких раздражений положительные индивидуальные раздражители не будят животного. Очевидно, пробуждение возникает вторично под влиянием наступления ориентировочного движения головы. С движением головы связан целый ряд таких раздражений, которые обуславливают мышечный тонус животного: первым делом, раздражение рецепторов шеи от движения ее по отношению к туловищу, раздражение статического органа уха — лабиринтов от движения головы в пространстве. Вызываемые отсюда тонические рефлексy простираются на всю скелетную мускулатуру и в частности на мускулатуру глаз. Действием этих рецепторов поддерживается тонус конечностей и всего корпуса. устанавливается нормальное положение животного, производятся компенсаторные движения глаз.

Итак, ориентировочное движение головы является возбудителем целого ряда очень сложных рефлексов, поддерживающих нормальное выпрямленное положение животного. Но вслед за этими тоническими движениями возникают проприоцептивные раздражения во всей мускулатуре. Все эти вторичные раздражения, действуя на центральную нервную систему, в частности на кору больших полушарий, повышают ее возбудимость и даже могут вызывать, с своей стороны, разного рода рефлексы, как напр., локомоцию (Беритов (68), или даже оборонительное движение, если только соответствующий корковый аппарат находился в состоянии повышенной возбудимости. Это, напр., мы видим на рис. 36, где после пробуждения от необычного раздражения собака подняла правую переднюю ногу, на которой был образован ряд индивидуальных рефлексов.

Чрезвычайно поучителен тот факт, что во время глубокого сна можно вызвать электрическим раздражением ноги довольно сильное оборонительное движение без пробуждения животного. Очевидно, это зависит от того, что произведенные движением ноги проприоцептивные раздражения не являются первичными возбудителями таких сложных рефлексов, как рефлексы положения, которые бы установили нормальное тоническое состояние животного и подняли возбудимость коры в достаточной мере.

Само собой понятно, что, как это наблюдал Рожанский, не только прирожденные рефлексы, но и индивидуальные могут наступить без пробуждения, если только при этом ориентировочная реакция будет отсутствовать. Это имело место, напр., в некоторых случаях с индивидуальными слюнными рефлексами—собака реагировала выделением слюны без пробуждения, при отсутствии ориентировочной реакции.

Итак, в какой мере бездвижение животного и в особенности отсутствие ориентировочной реакции являются основным условием наступления сна с его пониженной тонической и корковой деятельностью, в такой же мере появление движения и в особенности ориентировочного является главным условием пробуждения с его характерными симптомами—восстановлением нормального тонуса и положения и повышением корковой возбудимости.

8. В ы в о д ы.

1. Индивидуальная деятельность коры большого мозга регулируется поступательными и обратными временными связями и иррадиацией возбуждения по этим связям согласно закону сопряженной иррадиации возбуждения. Кортиковая деятельность является положительной, т. е. заканчивается определенным внешним эффектом—секреторным или двигательным, если возбуждение, иррадируя по временным связям и достигая ответных секреторных или двигательных участков коры, не направляется отсюда в обратные связи, и потому может распространиться к нижележащим координирующим аппаратам с достаточной для активирования их интенсивностью. Кортиковая деятельность является отрицательной, не вызывает внешнего эффекта или устраняет существующий эффект, если возбуждение, иррадируя по временным связям, хотя и достигает секреторных и двигательных участков коры, но отсюда направляется через хорошо развитые обратные связи к воспринимающему очагу с большой интенсивностью, и сообразно этому оно идет к спинальным координирующим аппаратам с субминимальной интенсивностью.

2. Как положительный, так и отрицательный индивидуальный рефлекс образуется при любом порядке сочетания основного раздражения с индивидуализируемым. Однако положительный рефлекс образуется при обратном порядке сочетания только при условии, когда предшествующее основное раздражение не очень сильно и его эффект прекратился или ослаб значительно еще до присоединения индивидуализируемого раздражения. Только при этом условии последнее раздражение может создать локальный очаг повышенной возбудимости, и тем самым будет осуществлена возможность более сильного развития обратных временных связей между очагами того и другого раздражения. Однако, эти обратные связи, образованные при подходящих условиях, никогда не достигают такой прочности и постоянства, как поступательные временные связи, образованные при обычном порядке сочетания.

3. Если недеятельное индивидуализируемое раздражение сочетается с предшествующим и последующим электрическим раздражением, то предшествующее электрическое раздражение первоначально совершенно препятствует развитию индивидуального рефлекса на почве сочетания с последующим электричес-

ким раздражением. Это обуславливается сильным повышением возбудимости вообще в коре большого мозга от предшествующего электрического раздражения, благодаря чему возбуждение из очагов индивидуализируемого раздражения иррадирует преимущественно в коре мозга. Только позднее предшествующее раздражение перестает препятствовать образованию временных связей на почве сочетания с последующим раздражением, прежде всего, благодаря ограничению иррадиации возбуждения из очагов электрического раздражения теми путями, которые ведут к двигательным участкам раздражаемой ноги, и еще к таковым участкам ориентировочной и голосовой реакции.

4. Какие временные связи при образовании индивидуального рефлекса станут наиболее деятельными, поступательные или обратные, по каким связям возбуждение будет иррадиировать с наибольшей интенсивностью, это зависит от степени их функционального и морфологического развития; а это последнее, т. е. степень развития, прежде всего определяется, во 1-ых, особенностями сочетаемых раздражений, и во 2-ых, характером самого сочетания. Поступательные временные связи развиваются сильнее при том условии, если второе по порядку сочетания раздражение производит сильное физиологическое действие на нервную систему, чем в том случае, когда это второе раздражение мало деятельно. Но для наилучшего развития поступательных связей необходимо также, чтобы второе раздражение происходило в самом начале первого раздражения, или вскоре после него. Значение имеет также сила первого раздражения: при некоторой средней силе поступательные связи образуются скорее, чем при очень малой или очень большой силе. С другой стороны обратные связи развиваются наиболее сильно, когда первое из сочетаемых раздражений проявляет более сильное физиологическое действие на нервную систему, затем когда оно продолжается более или менее длительно до присоединения второго раздражения и, наконец, когда физиологическое действие второго раздражения не слишком сильное и не слишком слабое.

5. Преимущественная деятельность поступательных временных связей, вследствие их большего морфологического и функционального развития, лежит в основе всех положительных индивидуальных рефлекторных реакций двигательного и секреторного характера. Она же обуславливает у человека и высших животных бодрствующее состояние благодаря повышению воз-

будимости во всей ц. н. с., главным образом, под влиянием производимых при ориентировочных реакциях проприоцептивных раздражений шеи и лабиринта. Преимущественная же деятельность обратных связей в связи с их лучшим морфологическим и функциональным развитием обуславливает отрицательные рефлексы, неактивную фазу запаздывающего и последовательного рефлексов и вообще обездвижение, покойное состояние человека и высших животных. Она предохраняет их от ненужных, бесполезных движений и ведет ко сну путем полного устранения внешних реакций и в особенности путем устранения проприоцептивных раздражений, обычно возникающих при ориентировочных реакциях.

IX. Об основных элементах рефлекторной дуги индивидуально-приобретенных рефлексов.

В настоящее время понятие о рефлекторной дуге, как об элементарном, обособленном, более или менее фиксированном нервном пути, по которому происходит данная рефлекторная реакция, является в значительной мере устаревшим. Реакция организма на внешнее раздражение никогда не протекает по совершенно определенному обособленному нервному пути. Она всегда охватывает весь организм и является результатом деятельности почти всей центральной нервной системы. Организм реагирует на внешнюю среду, приспосабливается к ней, как единое целое. От рецептора возбуждение идет к эффекторам через ц. н. с. не по одной какой либо нервной цепочке, т. наз. рефлекторной дуге, а через сложно разветвленную систему нервных путей и нерванных центров. Мы ниже, при анализе состава анатомических образований, участвующих в индивидуальных рефлексах, убедимся, что действительно каждая индивидуальная реакция предполагает такой сложный и чрезвычайно изменчивый комплекс нервных элементов, что трудно применить к нему старый термин рефлекторной дуги. Поэтому понятие рефлекторной дуги, по существу говоря, является фикцией, вымыслом, который имеет чисто вспомогательное значение при нашем аналитическом изучении центральной нервной деятельности. Термином „рефлекторная дуга“ мы фиксируем наше внимание на характерных составных частях ц. н. с., которые должны иметь Инд.-приобр. деятельность.

ближайшее отношение к тому или другому действию периферического рабочего органа.

Взгляд Павлова и Бехтерева на составные элементы дуги индивидуального рефлекса складывался, главным образом, на основании опытов с экстирпацией того или другого предполагаемого звена рефлекторной дуги. Такой путь исследования ни в коем случае не может быть признан достаточным. Как утверждает Монаков (280), даже в работах выдающихся экспериментаторов материал, полученный путем экстирпации заведомо однородных корковых областей, представляется в высшей степени противоречивым. Поэтому, мне кажется, путь критического анализа фактов, добытых на совершенно нормальных животных, должен быть несравненно более продуктивным. К такому методу должен прибегать каждый исследователь, имея дело с более или менее сложным явлением, в особенности с таким сложным явлением, как эффект высшей нервной деятельности.

Этим методом воспользовался Бабкин (29) при решении вопроса о составе рефлекторной дуги индивидуального рефлекса и результат оказался настолько блестящим, что понадобилось более 10 лет экспериментальной работы со всякими экстирпациями коры, чтобы в конце концов прийти к общему признанию вывода, полученного Бабкиным путем критического анализа фактов, добытых на нормальных животных. К этому же методу прибегнул я для дальнейшего выяснения данного вопроса (74).

1. Состав коркового отдела рефлекторной дуги двигательных индивидуальных рефлексов.

Индивидуальный двигательный рефлекс образуется путем сочетания индивидуализируемого раздражения с основным электрическим раздражением ноги. Исходя из того, что нам известно насчет образования этого индивидуального рефлекса, не трудно установить, какие элементы коры должны участвовать в этом рефлексе.

Электрическое раздражение кожи возбуждает в коре „боловой“ отдел и, кроме того, повышает его возбудимость. Точно также каждое индивидуализируемое раздражение возбуждает определенный участок коры и повышает в нем возбудимость. Поэтому, если электрическое раздражение регулярно совпадает с

каким-нибудь определенным индивидуализируемым раздражением, то неминуемо должны образоваться временные связи между корковыми областями, воспринимающими основное и индивидуальное раздражения.

Далее, электрическое раздражение производит возбуждение определенных двигательных участков в коре больших полушарий, а именно, конечностей, голосового аппарата шеи, головы и вместе с этим повышает их возбудимость. Это создает условие для взаимодействия между данными участками и очагом индивидуализируемого раздражения. В результате, временные связи должны образоваться не только с кожной воспринимающей областью коры, но и с данными корковыми двигательными участками.

Таким образом, в рефлекторной дуге индивидуального двигательного рефлекса, кроме корковых областей, воспринимающих индивидуальное и основное электрическое раздражение, должен участвовать еще ряд корковых двигательных участков.

На двигательные участки в коре большого мозга я смотрю как на нечто функционально отличное от воспринимающих, как на пункты, откуда вызываются характерные для коры изолированные движения. Но, конечно, координация корковых движений складывается не здесь—в коре, а, как это доказано было еще Герингом и Шеррингтоном (176), вне коры, в остальных частях головного мозга и в спинном мозгу. Так, координация индивидуального двигательного рефлекса задней ноги будет происходить в поясничном отделе спинного мозга, именно, там, куда вступают чувствующие нервные волокна с рецептивного поля прирожденяго оборонительного рефлекса сгибания (Беритов 41, 42, 52). Спинно-мозговые координирующие аппараты приходят в действие под влиянием корковых двигательных импульсов совершенно так же, как под влиянием импульсов, приходящих с периферических рецепторных органов. Следовательно, двигательные участки коры играют ту же роль в отношении координирующих аппаратов, как рецептивные поля рефлексов.

Школа Павлова насчет природы двигательных участков коры большого мозга разделяет то самое мнение, которого придерживались в конце прошлого столетия ряд физиологов, как Schiff, Goltz, Bochefontaine и др. Школа Павлова, подобно этим последним, отрицает существование двигательных центров. Они полагали, что движение, получаемое при

раздражении коры, рефлекторной природы и зависит от раздражения проходящих через кору мозга чувствующих путей. Павлов только несколько более конкретизировал свое отношение к этим участкам; он считает двигательную сферу за воспринимающую область для проприоцептивных раздражений мышц, сухожилий и суставов. Но уже тогда, в 90-х годах, Бехтерев (96) доказывал экспериментальным путем неправильность такого взгляда и утверждал, что двигательная область представляет особое образование коры, которое имеет прямую связь через корковые пирамидные пути с мышцами обеих сторон, что через двигательную область производятся все изолированные движения, как врожденные, так и индивидуально-приобретенные.

Против понимания школой Павлова значения двигательных участков коры можно привести следующее: как известно, то или другое корковое движение конечности может наступить при раздражении любого рецептивного органа, причем это движение является первичным, ибо оно наступает прямо в ответ на раздражение периферического рецептивного органа; сверх того, оно является врожденным, ибо оно имеет место у новорожденных животных. С точки зрения школы Павлова пришлось бы допустить, что двигательная сфера, являясь воспринимающей областью двигательного органа, возбуждается первично как раздражениями рецепторов данного органа, так и раздражениями всех других рецепторов, в то время как каждая из прочих воспринимающих областей возбуждается первично только от одного соответствующего рецептивного органа. Тот факт, что с удалением двигательной зоны пропадает возможность образования какого-либо рефлекса на проприоцептивные раздражения, не может говорить только за то, что двигательная зона и воспринимающая область двигательного органа одно и то же. Это может зависеть еще от того, что двигательные участки конечностей и корпуса находятся в воспринимающей области проприоцептивных раздражений, подобно тому, как в зрительной области находятся двигательные аппараты глазных и шейных движений, а в слуховой—для шейных и ушных движений и т. д. Вся разница состоит в том, что воспринимающая проприоцептивная область и двигательные участки конечностей вполне перекрывают друг друга, как это утверждают, напр., Мунк и Дуссе де Барени (161); в воспринимающих же областях слуха, зрения и др. двигательные элементы расположены маленькими участками.

Как уже было указано, при образовании индивидуального двигательного рефлекса мышечно-суставные раздражения вторичного происхождения также становятся индивидуальным сигналом. Это происходит потому, что вторичные раздражения точно также производят возбуждение определенных воспринимающих участков коры и одновременно повышают в них возбудимость. На этом основании индивидуальное раздражение приходит в связь не только с очагами основного раздражения, но также со всем рядом корковых

очагов вторичных проприоцептивных раздражений. На образовании этих связей основывается продолжительное течение двигательного рефлекса во время индивидуального раздражения, равно как длительное последствие индивидуального рефлекса.

В результате данного анализа образования индивидуального двигательного рефлекса, состав коркового отдела дуги индивидуального рефлекса следует признать весьма сложным. Начальный корковый пункт, который воспринимает первичное индивидуальное раздражение, напр., звук, должен быть соединен с конечным пунктом, представляющим собой двигательную зону определенной ноги, по меньшей мере четырьмя временными путями различной сложности. Один путь прямой, он состоит только из одной временной связи: от начального пункта к конечному; другой путь включает две последовательных связи: от начального пункта к кожной воспринимающей области и от последней области к конечному пункту; третий путь тоже состоит из двух связей: от начального пункта к проприоцептивной воспринимающей области и от последней к конечному пункту; и четвертый путь — наиболее длинный — состоит из трех связей: от начального пункта к кожной области, от последней к проприоцептивной области и отсюда к конечному пункту. (Рис. 37).

Но ведь индивидуальный рефлекс не ограничивается изолированным сгибанием ноги: обычно он сопровождается ориентировочной реакцией головы, а иногда также голосовой реакцией и движением других ног, а также корпуса. Все эти движения предполагают наличие многочисленных временных связей. Если даже представить себе, что индивидуальное движение ноги сопровождалось только поворачиванием головы в одну сторону, то и тогда пришлось бы вдвое усложнить данную выше картину временных путей. В образовании этих путей должны участвовать между прочим корковый двигательный аппарат для поворачивания шеи и корковый участок, который воспринимает проприоцептивные раздражения со стороны суставов, мышц и сухожилий шеи. Сообразно с участием новых взаимодействующих пунктов увеличивается и количество временных связей, например, двигательный аппарат ноги может получить возбуждение из начального пункта через пять временных связей.

Несомненно также существует один промежуточный пункт через зрительную воспринимающую область, благодаря сочета-



Фиг. 37. Рефлекторные пути индивидуального двигательного рефлекса на ноге и ориентировочного рефлекса на шее на звук и еще врожденного двигательного рефлекса ноги на электрическое раздражение. В—проприоцептивная воспринимающая область коры; С—кожная область коры; D—слуховая область коры; E—кожный участок на ноге для электрического раздражения. Отсюда начинается восходящий путь (a). Здесь в мышцах начинается также восходящий путь вторичного проприоцептивного рефлекса к проприоцептивной воспринимающей области коры (a'—непрерывная линия со штриховкой). I—разрез спинного мозга с координирующими аппаратами сгибания ноги (b); II—поперечный разрез среднего мозга, через который проходит слуховой путь к слуховой области коры и к координирующему аппарату движения шеи. III—поперечный разрез шейного отдела мозга с координирующим аппаратом для движения шеи (b'). Стрелки везде обозначают направление возбуждения в рефлекторных путях. Плюс и минус в координирующих аппаратах—возбуждающую и тормозящую иннервацию. Зачерненные участки в коре указывают на воспринимающие очаги возбуждения, а обведенные—на ответные двигательные центры: 1—для сгибания ноги, 2—для поворачивания шеи. Двойные линии, соединяющие эти участки, обозначают временные связи. Рефлекторная дуга индивидуального сгибания на звук начинается в ухе (e), проходит через средний мозг (II), затем через воспринимающие области D, C и B, а из B через ответный двигательный участок (1) спускается в спинной мозг к координирующему аппарату сгибания (b) и затем через двигательные нейроны оканчивается в мышцах ноги. Рефлекторная дуга вторичного, проприоцептивного сгибательного рефлекса начинается в мышцах ноги (a'), проходит через корковые области B и C и затем через двигательные участки, лежащие в B, спускается к координирующему аппарату сгибания. Рефлекторная дуга ориентировочного движения шеи на звук начинается в ухе (e), затем через средний мозг направляется, с одной стороны, к координирующему аппарату шеи (b') (короткая рефлекторная дуга), а с другой стороны, через слуховую область D к двигательному участку (2) и отсюда к тому же координирующему аппарату (длинная рефлекторная дуга). От координирующего аппарата оба пути переходят на двигательные нейроны шейных мышц.

нию индивидуального раздражения с видом поднятой ноги и затем сочетанию этого вида с электрическим раздражением. Понятно, с зрительной областью временно будут связаны не только начальный и конечный пункты временных путей, но и все остальные промежуточные пункты. Таким образом, благодаря присутствию еще одной передаточной зрительной станции, сложный состав временных путей должен осложниться еще больше.

Итак, какая-либо индивидуальная реакция в действительности осуществляется не просто при участии каких-либо нескольких очагов возбуждения, имеющих прямое отношение к индивидуальному и основному раздражению, а представляет собой результат очень сложной деятельности почти всей коры большого мозга. Мы все время говорим об определенных очагах возбуждения, об определенных временных связях между ними, как об определенных элементах рефлекторной дуги индивидуального рефлекса. Однако, все это нужно понимать условно, как результат аналитического изучения сложного явления, когда мы искусственно разбиваем сложное явление на части и изучаем какую-либо часть его отдельно. Фактически никаких обособленных, совершенно самостоятельно функционирующих рефлекторных дуг или временных связей конечно не существует. В каждый момент корковой деятельности мы имеем дело с синтетической работой очень сложного нервного комплекса. Лишь в целях облегчения изучения этой работы нам приходится подходить к данному комплексу аналитически, выделяя из него ту или другую часть и рассматривать ее, как если бы она имела совершенно самостоятельное существование.

2. О нервных элементах временных связей.

Временная связь является самой существенной частью рефлекторной дуги индивидуальной реакции. Через нее осуществляются весьма тонкие и очень сложные взаимоотношения как между отдаленными, так и близкими участками коры. Поэтому она несомненно имеет в основе своей наиболее сложный нервный аппарат. Следовательно, необходимо смотреть на временную связь как на сложную функционально объединенную систему нервных элемен-

тов. Повидимому все, как короткие, так и длинные собственные волокна коры, соединяющие разные участки ее между собой, или так наз. ассоциативные волокна, главным образом, входят в эту систему. У человека густота сети ассоциативных волокон, ничтожная в первые месяцы по рождении, сильно возрастает годами до позднего возраста, до 40 лет и позднее (Kaes 218, Edinger 166). Значит, развитие этой сети происходит параллельно с развитием индивидуальной деятельности. А это явление делает весьма вероятной принадлежность этой сети к составу временных связей. Конечно, если эти ассоциативные волокна должны входить в аппарат временной связи, то туда же должны входить и все клеточные элементы, откуда берут начало эти волокна.

По исследованиям Минковского (176, 277) в мозговой коре взрослого млекопитающего содержатся такие элементы (внешний и, в особенности, внутренний зернистый слой), которые по своей структуре скорее походят на зародышевые нервные элементы, чем на другие высоко-дифференцированные элементы (особенно на пятый и шестой слой). Минковский полагает, что существованию этих эмбриональных нервных элементов, по всей вероятности, мы обязаны возможностью образования новых нервных связей (т. е. временных связей) с внешним миром. Но я думаю, что временные связи устанавливаются через все те нервные элементы, из которых образованы в коре мозга воспринимающие области и ответные двигательные и секреторные участки, а также объединяющие их нервные комплексы. Это те же самые нервные элементы, через которые происходят все корковые реакции в ответ на периферические раздражения. Временные связи устанавливаются иногда так быстро, после нескольких сочетаний, что и речи не может быть об образовании их прямо из эмбриональных элементов коры мозга.

Из вышеизложенного анализа индивидуальных двигательных рефлексов видно, что наиболее характерная часть рефлекторной дуги — временная связь образуется исключительно между элементами коры. Поэтому перед нами выступает важный вопрос, может ли вообще временная связь образоваться, с одной стороны, между корковыми элементами, а с другой, какими-либо подкорковыми образованиями. Развитие коры больших полушарий и ее анатомических связей с подкорковыми отделами у ряда

высших позвоночных заканчивается еще в эмбриональной стадии развития. Эти животные рождаются уже с хорошо развитыми рецептивными и двигательными органами. У них уже сейчас после рождения двигательная область в коре больших полушарий хорошо возбудима. Так, напр., известно, что у новорожденных морских свинок с коры получают такие же двигательные эффекты, как и в более позднем возрасте (Тарханов 386, Бехтерев 85). Это нам указывает на то, что для двигательных индивидуальных рефлексов у этого рода животных образование особого рода связей между корой и подкорковыми двигательными аппаратами не нужно. У другого ряда животных кора и ее связи с подкорковыми отделами мозга заканчивают свое развитие уже после рождения. У этих животных некоторые органы чувств, а также органы движения при рождении оказываются точно также недоразвитыми. Но при всем этом и у этих новорожденных животных кора больших полушарий не лишена совсем возбудимости. Последняя признается многими исследователями (Paneth 321, Бари 35, Михайлов 278). Только на этих животных в первые дни по рождении раздражение коры не вызывает изолированных движений отдельных суставов, а всегда лишь общее движение противоположной передней или задней ноги. На основании приведенных фактов можно утверждать, что и у этого рода животных корковые двигательные реакции не зависят от образования временных связей, а являются по существу наследственными и всецело определяются органическим развитием нервно-мышечной системы.

Отсюда следует, что в области индивидуальных двигательных рефлексов у высших млекопитающих временная связь устанавливается исключительно между элементами коркового вещества, все же связи коркового вещества с подкорковым наследственны и образуются во время онтогенетического развития индивида.

3. О роли кожной и проприоцептивной корковой области, а также двигательных корковых центров в индивидуальных двигательных рефлексах.

Как мы видели, в первичном двигательном рефлексе ноги временные связи образуются, с одной стороны, между корковым участком, воспринимающим индивидуальное раздражение, а с

другой, участком коры, воспринимающим кожное раздражение ноги, а также проприоцептивным участком коры и двигательным центром той же ноги; во вторичном рефлексе временные связи образуются прежде всего между проприоцептивным участком коры, воспринимающим вторичные раздражения, и тем же кожным участком коры и двигательным центром. Спрашивается теперь, какова роль всех этих корковых элементов в этих индивидуальных рефлексах?

Участие кожной воспринимающей области коры в индивидуальном рефлексе может быть определено на основании всей суммы внешних эффектов. В первые дни образования первого индивидуального рефлекса последний всегда на всех собаках является более или менее бурным, с обычными внешними выражениями неудовольствия: рефлекс сопровождается сильным визгом и сильным движением головы. Более того, на некоторых собаках первыми признаками индивидуального рефлекса являются визг и движение головы. Это выражение чувства неудовольствия при индивидуальном раздражении, обычно наблюдаемое в связи с электрическим раздражением, с течением времени ослабевает, а затем выступает только при определенных условиях. Теперь, индивидуальное раздражение обычно производит изолированное сгибание с небольшой ориентировочной реакцией и без визга. Это изменение индивидуальной реакции с развитием и укреплением временных связей указывает на то, что некоторые связи, игравшие существенную роль в первые дни образования индивидуального рефлекса, впоследствии перестали принимать участие. И я полагаю, что этими связями являются как раз те, которые образуются с кожной воспринимающей областью коры, т. е. бурная реакция, впервые получаемая в ответ на индивидуальное раздражение, обуславливается деятельностью временных связей с той областью коры, которая воспринимает „повреждающее“ раздражение кожи.

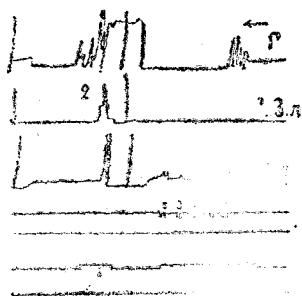
Это предположение находит прямое подтверждение в опытах на людях. Из лаб. Бехтерева известно, что, если образовывать двигательный оборонительный рефлекс на человеке подобно тому, как это делается на собаке, то иногда в начальный период образования рефлекса человек производит в ответ на индивидуальное раздражение не только сложное движение, но, кроме того, он ощущает настоящую боль, как при электрическом раздражении. Но впоследствии, с упрочением индивидуального ре-

флекса, это субъективное ощущение более не наступает при индивидуальном раздражении (Бехтёрев 93).

Раньше я предполагал, что временная связь образуется в первую очередь с кожной областью коры благодаря более сильному возбуждению последней. Электрическое раздражение возбуждает кожную воспринимающую область коры прежде всего и сильнее всего; а значит, и взаимодействие этой области с очагом индивидуализируемого раздражения должно происходить раньше и сильнее. Кортиковые двигательные центры возбуждаются из этой области уже путем иррадиации и, конечно, в менее интенсивной форме. Поэтому временные связи должны были возникать и развиваться между очагом индивидуального раздражения и кожной воспринимающей областью раньше, чем между тем же очагом и двигательными участками (Беритов 74, 78). В настоящее время же мне кажется, что все дело не в разной интенсивности возбуждения, а в качественных отличиях воспринимающих и двигательных участков коры мозга. На основании того же фактического материала можно заключить, что ответные двигательные и секреторные элементы коры обладают таким свойством, что они образуют временные связи с воспринимающими участками много труднее, чем последние участки между собой. Вследствие этого временные связи от очага индивидуального раздражения к двигательным участкам развиваются уже после образования временных связей с очагом основного раздражения. Повидимому, индивидуальный очаг сначала связывается диффузно со многочисленными двигательными участками, обычно возбуждаемыми основным раздражением. Но из образуемых коротких временных путей только те развиваются особенно сильно, которые ведут к двигательным участкам раздражаемой ноги и еще шейных мышц, как это уже излагалось выше.

С развитием коротких путей возбуждение из очага индивидуального раздражения иррадирует, согласно закону сопряженной иррадиации, по преимуществу через короткие пути. Вследствие этого сложные временные пути через кожную область коры испытывают меньше возбуждения, и потому отходят на задний план. Однако, они не глоснут совсем. Деятельность их проявляется каждый раз при определенных условиях, повышающих возбудимость кожной области коры и ее временных

связей. Так, напр., возбудимость кожной области коры можно повысить в заметной степени таким слабым электрическим раздражением, которое не даст визга, ни других движений, выражающих чувство неудовольствия. И вот, если вскоре после этого



раздражения пробовать индивидуальное звучание, то оно может вызвать сильный визг и вообще бурную реакцию на голове и ногах, вместо обычного изолированного поднятия одной ноги (см. рис. 38). Но, понятно, этот бурный индивидуальный рефлекс с выражением неудовольствия особенно долго удерживается, если предыдущее электрическое раздражение произвело сильный эффект с своим. При этом совершенно не важно, производилось ли это раздражение в сочетании с индивидуальным раздражением или в отдельности без сочетания. Точно также не важно, на какой ноге производилось это сильное раздражение: на той же ноге, на которой наступает данный индивидуальный рефлекс, или на других ногах. Вообще было замечено, что чем сильнее повышается возбудимость животного, тем сильнее выступает эта бурная часть реакции. Следов., означенное выше упрощение корковой реакции обусловлено не абсолютным прекращением деятельности сложных временных путей, а тем обстоятельством, что среди всех временных связей та связь получает первенствующее значение, которая образуется между очагом индивидуального

Фиг. 38. „Боб“. 18. 11. 1917. Влияние электрического раздражения кожи на последующий индивидуальный рефлекс. В оп. 1 индивидуальный звук 200 к. в 1 сек. дал длительное поднятие одной ноги (нижняя кривая) и слабое ориентировочное движение головы (верхняя кривая). Рефлекс много раз сочетался с электрическим раздражением правой передней ноги, что производило каждый раз небольшое усиление существующего рефлекса этой ноги. В оп. 2 на пять минут позднее индивидуальный звук сперва вызвал бурное общее движение с участием не только передней ноги, но также задней (средняя кривая) и головы. И только после этого наступило изолированное поднятие передней ноги.

раздражения и двигательным центром раздражаемой ноги без включения кожной воспринимающей области.

Длительность бурной реакции в индивидуальном рефлесе не зависит от длительности раздражения. Она совершенно одинакова, как при раздражении в 1—2 сек., так и при раздра-

жении в десятки секунд. Это показывает, что индивидуальное раздражение, главным образом, дает толчек к деятельности кожной области коры. Длительность же ее может зависеть от функционального состояния этого отдела и от вторичных мышечно-суставных раздражений.

Итак, необходимо признать в высшей степени вероятным, что общая, иногда бурная часть индивидуального рефлекса с определенным внешним выражением чувства неудовольствия обуславливается деятельностью коры, воспринимающей повреждающее раздражение кожи.

Это заключение, в свою очередь, даст нам возможность предположить, что вообще изолированное поднятие ноги, как после бурных движений, так и помимо них происходит без участия коры, воспринимающей кожное раздражение, главным образом, через временные связи, образовавшиеся непосредственно между участком коры, воспринимающим индивидуальное раздражение, и двигательным центром ноги. Точно также вообще длительное протекание рефлекса по прекращении раздражения т. е. последствие рефлекса должно происходить помимо кожного отдела коры. Оно должно обуславливаться, как было указано выше, деятельностью временных связей между корковыми участками, воспринимающими вторичные, проприоцептивные раздражения, и тем же двигательным центром.

Нужно еще прибавить к фактическому материалу, что во время генерализации рефлекса в случае значительного повышения общей возбудимости, бурная реакция может наступать и в ответ на необычные раздражения. Это также должно происходить через кожный отдел коры, но в этом случае данный отдел может приходить в действие без участия временных связей, путем общей иррадиации вызванного необычным раздражением возбуждения.

Теперь обратимся к выяснению вопроса, чем именно обуславливается то явление, что с некоторого времени, когда рефлекс упрочился и дифференцировался в достаточной мере, т. е. когда произошли полная дифференциация рефлекса по отноше-

нию к необычным раздражениям и полная локализация его в отношении периферического эффекта, деятельность временных путей, включающих кожный отдел коры, отходит на задний план? Решение этого вопроса не представляет трудности, если руководствоваться законом сопряженной иррадиации. Среди временных путей наиболее сложными являются те из них, которые включают кожный отдел коры. Поэтому по этим путям, включающим несколько передаточных станций, возбуждение встречает менее благоприятные условия для распространения с начального пункта к двигательному аппарату, чем по более простым путям, которые не включают кожного отдела. Чем больше будет передаточных станций, тем, конечно, больше будет ослаблено иррадируемое через них возбуждение. Разумеется, взаимодействие между начальным и конечным пунктами временных путей будет происходить тем сильнее, чем проще путь, чем меньше в нем передаточных станций. Наиболее простым временным путем является тот, который соединяет начальный пункт с конечным непосредственно, через одну временную связь. А потому развитие этого пути должно идти впереди всех остальных. Это приведет к тому, что, в силу закона сопряженной иррадиации, чем меньше будет идти возбуждение из начального пункта по сложным путям, включающим кожный отдел, тем сильнее оно пойдет через простой непосредственный путь с одной связью, тем больше будет развиваться этот последний путь. Вследствие этого, из очага индивидуального раздражения возбуждение будет распространяться преимущественно по этому пути всякий раз, когда возбудимость сложных путей, со включением кожного отдела, не особенно повышена электрическим раздражением или другими агентами.

Итак, участие временных путей, включающих кожный отдел коры, определяется в каждом данном случае на основании внешнего эффекта, а также субъективного ощущения. На собаках оно проявляется общим бурным движением всего тела с визгом. Деятельность этих путей представляется очень интенсивной в первое время образования рефлекса, но затем, с развитием и укреплением более простых временных путей, не включающих кожного отдела коры, она отходит на задний план.

4. О корковых элементах рефлекторной дуги индивидуальных слюнных рефлексов.

Впервые Бабкин высказался о составе дуги индивидуального слюнного рефлекса. Он был того мнения, что временная связь в индивидуальных слюнных рефлексах устанавливается между элементами коры, воспринимающими с одной стороны индивидуальное раздражение, а с другой вкусовое (29). Таким образом, по этому мнению, возбуждение из очага, воспринимающего индивидуальное раздражение, передается сначала путем временной связи в корковый вкусовой отдел, а уже отсюда в подкорковый слюнный центр. Что вкусовое раздражение в полости рта действует на кору, а через нее может вступить в связь с другими участками коры, в этом не может быть никакого сомнения. Известно, например, по Савичу (366), что вкусовое раздражение может сделаться в свою очередь индивидуальным сигналом. Так, если во время кормления сахарным песком регулярно прикладывать к ноге электрическое раздражение, то в первое время образуется индивидуальный двигательный рефлекс на вкусовое раздражение сахаром: животное после всыпания сахарного песка в рот с рычанием направляет голову в месту прикрепления электродов еще до замыкания тока.

Когда впоследствии в школе Павлова создалось определенное представление о „пищевом центре“, тогда авторы высказывались за образование временных связей между этим центром и очагом индивидуального раздражения (Былина 131 и др.). Под „пищевым центром“ подразумеваются определенные центральные элементы, которые регулируют отделение желез пищеварительного канала, в особенности слюнных и желудочных желез, а затем деятельность мускулатуры для захвата и проглатывания пищи. Этот центр лежит по Павлову не целиком в коре большого мозга.

Но в настоящее время многие авторы предполагают образование временной связи с „мозговым концом ротового анализатора“, т. е. со вкусовой областью, которая воспринимает раздражение ротовой полости. Эти авторы думают, что временная связь образуется прямо между этим „мозговым концом ротового анализатора“ и корковым очагом индивидуального раздражения (Дерябин 158). Это воззрение в точности воспроизводит схему Бабкина.

Однако, схема Бабкина, которая в последнее время считается в лаборатории Павлова наиболее вероятной, прежде всего не может быть признана полной, и вот почему. В коре больших полушарий в тесной связи с признанной вкусовой областью или, по терминологии Павлова, ротовым анализатором находятся корковые участки отделения слюны и желудочного сока, а также и целый ряд двигательных участков, имеющих отношение к акту еды: жевание, глотание, движение губ и языка и т. д. Эти участки, несомненно, представляют объединенные начальные пункты центральных путей коры, откуда корковые импульсы передаются подкорковым сокоотделительным и двигательным центрам пищевой реакции. Но Павлов не придает этим корковым аппаратам какого-либо значения в образовании временных связей. Я же считаю их необходимым звеном в рефлекторной дуге каждого коркового секреторного рефлекса.

Павлов опирается в своем утверждении на опыты Тихомирова (389), который образовал слюнные индивидуальные рефлексы после экстирпации тех частей коры, которые включают слюнные секреторные участки. Но Бехтерев с Миславским (103) утверждают, что слюноотделительные области представляются не точкообразными, а подобно сердечно-сосудистым занимают особо обширные площади на поверхности полушарий. Поэтому частичное разрушение коры не может повести к прекращению слюноотделительного рефлекса навсегда. Как это утверждает и Бехтерев, при сохранении хотя бы части соответствующей площади рефлекс еще может быть получен. Мне думается, что, если признавать существование в коре особых секреторных и двигательных участков в тесной связи с вкусовой областью, то нельзя оспаривать возбуждение этих участков в связи с возбуждением вкусовой области. А потому временные связи должны образоваться не только с этой областью, но параллельно также с указанными секреторными и двигательными участками коры.

Но несомненно, что в индивидуальных слюнных рефлексах играют значительную роль и индивидуальные связи на вторичные проприоцептивные раздражения, связанные с двигательной пищевой реакцией. Эти раздражения должны были стать индивидуальными, ибо воспринимающие их корковые участки безусловно связываются со вкусовой областью и секреторным аппара-

ратом коры. Условия опыта были более чем благоприятны для образования вторичных индивидуальных рефлексов. В период сочетания кормление продолжается целую минуту, а вливание кислоты во время индивидуального раздражителя производится не раз, а два-три раза в минуту. Таким образом, вторичные, проприоцептивные раздражения от каждого предыдущего акта еды или от каждой отрицательной ротовой реакции, вызываемой вливанием кислоты, сочетается не только с одновременным, но и со следующим возбуждением вкусовой области и секреторных аппаратов в коре от последующего приема пищи или вливания кислоты. Действие этих вторичных временных связей проявляется в том, что слюнный рефлекс дает значительные последствия, в особенности, если первичное индивидуальное раздражение нарочно укорачивается, как это бывало в опытах Орбели и Петровой.

Итак, корковая часть дуги слюнного индивидуального рефлекса должна состоять из целого ряда путей разной сложности, образуемых между начальным центром, воспринимающим первичное индивидуальное раздражение, и конечным пунктом, представляющим собой секреторный и двигательный аппараты ротовой реакции. Передаточными станциями в этих временных путях прежде всего являются, во-первых, вкусовая область и, во-вторых, проприоцептивная область, которая возбуждается мышечно-суставными раздражениями головы; но, конечно, передаточными станциями являются и другие области, воспринимающие многочисленные внешние и внутренние раздражения одновременно с раздражением ротовой полости, а также многие другие двигательные участки, участвующие во всем пищево-двигательном акте животного.

5. Об образовании временных связей вне коры большого мозга.

На высших позвоночных, как собака, а также на людях временные связи безусловно возникают исключительно в коре больших полушарий. Мы уже указывали выше, что в лаборатории Павлова это было установлено с очевидностью методом экстирпации.

Совершенно изолировано стояло до последнего времени исследование Калишера (219, 220) насчет функций коры больших полушарий в образовании индивидуальных рефлексов. Автор удалял у собак слуховую сферу по Мунку сначала на одной стороне, затем на другой. На 3—4 день после второй операции животные отличали индивидуальный звук, являющийся сигналом к еде, от других необычных звуков. Такая собака на зов не идет, но на обычный пищевой звук, если она привязана, срывается с места, пытается освободиться, лает и визжит. В одних случаях при экстирпации были повреждены задние холмы среднего мозга. Но несмотря на это, они не теряли способности к различению пищевого тона от других. Отсюда автор заключает, что слуховой центр, воспринимающий и перерабатывающий при дрессировке слуховые раздражения, должен лежать ниже четверохолмия. Но все дело в том, что, как показали опыты из лаборатории Павлова, действительная слуховая область у собак гораздо обширнее (303), чем это признавалось Мунком. Поэтому в опытах Калишера сохранение способности к различению тонов могло зависеть от уцелевшей части слуховой сферы. Это было доказано между прочим опытами Ротмана на собаках путем мозговых экстирпаций (364).

Однако, в последнее время Зеленый также образовал индивидуальный рефлекс на собаках при таких условиях, что он считает возможным образование его помимо коры большого мозга. Так, Зеленый совместно с Руковяткиной (200) образовали индивидуальное оборонительное сгибание правой передней ноги на звук после удаления левого полушария и разрушения улитки правой стороны. Точно также удалось образовать такой же рефлекс на правой стороне на кожно-механическое раздражение правой ноги. Ведь возбуждение от рецепторов правой стороны поступает в мозг главным образом в левую сторону, где отсутствует кора большого мозга. И если, не взирая на это обстоятельство, рефлекс все-таки образовывался, то оно уже в некоторой мере должно свидетельствовать о возможности образования рефлекса помимо коры большого мозга. Вскоре после этого Зеленый с Потиревым (204) опубликовали новую работу, где они утверждают об образовании у собаки индивидуальных двигательных рефлексов на звуки почти при полном удалении коры большого мозга. Кора была удалена без повреждения подкорковых узлов и зрительных бугров. Из коры не было

удален только небольшой слой над *corpus striatum* и затем небольшая часть височной доли в основании мозга на левой стороне. Собака вела себя, как это характерно для собаки без коры мозга: не ориентируется в пространстве, наталкивается на обстановку; глотает нищу, если класть в заднюю половину рта; если положить ногу в холодную воду, не вынимает из нее. И вот на такой собаке удалось образовать индивидуальный оборонительный рефлекс на свисток путем сочетания последнего с электрическим раздражением ноги: на звук собака поднимает обычно раздражаемую ногу. Рефлекс образовался после 104 сочетаний; он был все время генерализован: другие звуки также давали рефлекс. Но после угасания на необычные звуки, обычный свисток давал его. На раздражители другого качества: запахи, свет, прикосновение ему не удалось образовать индивидуальные рефлексы. На основании этого автор склонен думать, что у высших животных, как собака, кора не является единственным нервным субстратом для образования индивидуальных рефлексов, что они могут образоваться и без коры мозга. Однако я думаю, что это заключение преждевременное. Пока опыты ставятся на собаках, не вполне лишенных коры большого мозга, они не могут быть вполне доказательными для утверждения, что индивидуальные рефлексы могут образоваться и помимо коры большого мозга.

У низших позвоночных кора больших полушарий развита менее, поэтому вопрос о роли коры больших полушарий в индивидуально-приобретенной деятельности должен подвергаться специальному исследованию. К сожалению, в этом направлении существует всего несколько старых и новых исследований. Так, известно, что у рыб удаление большого мозга не влияет на ориентировочную способность и на состав привычных движений. По своему поведению такие рыбы ничем не отличаются от нормальных: они видят, различают съедобное вещество от несъедобного, ищут и принимают пищевое вещество, относятся к другим рыбам как все рыбы, совершенно по нормальному (Штейнер 379).

Удаление больших полушарий у амфибий приводит к такому же результату. Лягушка без полушарий движется произвольно, ловит мух, обходит препятствия (Шрадер 448). Известно также, что птицы (голубь) без коры больших полушарий не теряют способности к самостоятельному приему пищи, а также

к спариванию и выведению птенцов. Они не теряют зрение полностью. Только по удалении подкорковых узлов, *corpus striatum*, значительно ухудшается эта сложная, частью индивидуально-приобретенная, а частью врожденная деятельность ц. н. с. (Шрадер 448, Rogers 362).

Значит, у всех этих животных временные связи и их начальные и конечные пункты не сосредоточены в больших полушариях. Но это заключение более или менее косвенное. Прямое исследование роли больших полушарий в индивидуальной рефлекторной деятельности было произведено прежде всего мной на голубях. При этом применялись обычные методы образования индивидуальных рефлексов. Основным раздражением служило электрическое раздражение ноги, производящее оборонительный рефлекс, и кормление, производящее движения клевания, глотания и т. д. Индивидуальными же раздражениями служили разные звуки и свет электрической лампы. Опыты были поставлены как на нормальных голубях, так и на голубях без полушарий большого мозга.

Во время эксперимента голубь находился в клетке. Последняя была перекрыта черной материей, чтобы голубю не были видны экспериментатор и его приготовления к опыту. Клетка освещалась внутри электрической лампой или дневным светом через отверстие в материи.

Основное электрическое раздражение производилось следующим образом: концы проводов индуктория навязывались на ногу повыше пальцев на расстоянии нескольких миллиметров друг от друга. Эти провода были очень тонки, так что голубь без труда мог переносить их во время движений с места на место. Раздражение вызывало рефлекторные защитные движения ног и всего тела: перепрыгивание с места на место, топтанье обеими ногами, удары крыльями, клевание электрических проводов на ногу. Эти оборонительные рефлекторные движения служили основным рефлексом для образования индивидуального оборонительного рефлекса. В других случаях основным рефлексом служили сложные движения кормления. Голубь кормился из чашки, которая вводилась в клетку рукой через дверь или опускалась на веревочке с крышки клетки. Чашка ставилась всегда на одно и то же место. Рефлекс состоял в передвижении голубя к чашке, в вытягивании шеи, в клевании и глотании.

Все поведение голубя наблюдалось через отверстие в материи, которая прикрывала клетку. Эффект каждого раздражения, также как все спонтанные движения в промежутках между раздражениями записывались сейчас же после наблюдения.

Посмертное вскрытие оперированного голубя показало, что небольшая часть большого мозга была оставлена: именно с пра-

вой стороны кусочек шириной 2—3 мм. и толщиной в $1/2$ мм., а с левой стороны кусочек 3—4 мм. толщиной 1 мм. *Corpus striatum* был неповрежден.

Сравнительное исследование индивидуальной деятельности у нормальных и оперированных голубей дало нам такой ответ о роли большого мозга в образовании индивидуальных рефлексов у этих животных:

А. Индивидуальный оборонительный рефлекс образуется как у нормальных, так и у ненормальных голубей с удаленными полушариями в результате многократного сочетания звукового и светового раздражения с электрическим раздражением ноги. Индивидуальные звуковые и световые раздражения производят совершенно такие же движения, как электрическое раздражение: топтание обеими ногами, поднятие ноги, передвижение, вращение в клетке и искание выхода, а также сложное ориентировочное движение: поднятие головы, выпрямление всего тела, оглядывание по сторонам.

В. Индивидуальный оборонительный рефлекс у нормальных голубей дифференцируется довольно трудно. При образовании рефлекса на музыкальный тон дифференциация с трудом достигает такой степени, чтобы все другие звуки, которые отличаются от него на один целый тон, не вызывали рефлекса. На голубях без большого мозга такой опыт не был поставлен, однако установлено, что при образовании рефлекса на удары метронома, другие звуки, как, напр., электрического звонка и органной трубы, не давали рефлекса.

С. Индивидуальный рефлекс образуется у ненормальных голубей заметно быстрее, чем у нормальных, однако он не укрепляется в такой мере, как у нормальных; он передается через 2 и 3 дня, но не передается через больший промежуток времени, в то время как у нормальных голубей рефлекс сохраняется в течение одного месяца.

Д. Индивидуальные рефлексы еды (клевание и глотание) образуются у ненормальных также быстро, как у нормальных. В обоих случаях образование этих пищевых рефлексов идет много быстрее, чем оборонительных. Еще в первый день работы после нескольких комбинаций с кормлением, индивидуальное раздражение вызывает передвижение, клевание и движения глотания еще до появления корма.

Из этих результатов мною было сделано заключение, что временные связи, как их начальные пункты (воспринимающие периферические раздражения), так и их конечные пункты (ответные двигательные центры) не находятся исключительно в коре большого мозга. Следовательно, индивидуальная деятельность у птиц не представляет исключительной функции коры большого мозга. Повидимому, зрительные чертоги и части полового тела, а именно mesostriatum и ectostriatum обладают свойством индивидуальной деятельности подобно коре большого мозга.

Аналогичные опыты с удалением больших полушарий производил Н. А. Попов. Он удалял большой мозг без остатка. Ему пришлось наблюдать, что „при известных условиях электрический ток может пробудить активность не специфических раздражителей и у децеребрированного голубя“, но автор не считает такую реакцию индивидуальной, а проявлением оборонительной „доминанты в результате устранения высших тормозных центров“ (344).

На высших позвоночных подобные опыты с удалением больших полушарий производились на лягушке. Здесь также было найдено, что после их удаления способность к образованию индивидуальных рефлексов не пропадает (Леутский и 260).

Но для решения вопроса о способности головного мозга к индивидуальной деятельности помимо коры совершенно достаточно производить работу на нормальных амфибиях и рыбах, т. е. на животных вообще лишенных коркового образования. Обычным методом индивидуальных рефлексов было установлено, что у всех этих животных могут быть образованы индивидуальные оборонительные рефлексы. Так, Фролов (414) и Бул (123) нашли, что у рыб можно образовать прочные оборонительные рефлексы, которые при попытках угашения окончательно угасают только после 20—30 повторений. Эти рефлексы дифференцируются. Например, рыбы производили оборонительное движение на свет через красное стекло, но на свет через зеленое стекло оставались в покое. На других рыбах, наоборот, рефлекс был образован на зеленый цвет, при красном свете рыбы оставались в покое. Был у них образован и „условный тормоз“, т. е. отрицательный рефлекс на звук и на свет. Оказалось, что на свет образуется более прочный отрицательный рефлекс, чем на звук (Фролов 416). Иногда образованию отрицательного рефлекса предшествует образование положительного рефлекса вы-

сокого порядка (Фролов). Одним словом, у рыб оказалось возможным получить такие же результаты, как на собаках. Отсюда ясно, что у высших животных индивидуальная деятельность всецело протекает без коры большого мозга, которой у них нет, что нервным субстратом для индивидуально-приобретенной деятельности у них повидимому является не этот мало развитый большой мозг, а хорошо развитый промежуточный мозг.

Тоже следует сказать насчет амфибий. Мои сотрудники провели большую серию работ на лягушках, аксолотлях, тритонах с образованием индивидуальных оборонительных рефлексов. Для сравнительной цели одновременно работа велась и на речных рыбах *silurus* и *barbus*. В условиях наших опытов, сочетая звуки и свет электрической лампы с электрическим раздражением животного, производящим оборонительное движение, нам удалось образовать индивидуальные рефлексы. Оказалось, что эти рефлексы на амфибиях образуются много труднее, чем на рыбах, они являются на первых более непрочными непостоянными, чем на вторых. Характерно, что на амфибиях, именно, лягушках, совершенно не удалось образовать рефлексы на музыкальные звуки. Лучше всего образовались у них рефлексы на кваканье лягушки и на свет электрической лампы (Берулава, Брегадзе и Беритов 50).

Эти экспериментальные данные хорошо согласуются с новейшим анатомо-гистологическими данными Гудсона Херрика (Judson Herrick 179). Он на основании сравнительно-анатомического исследования головного мозга костистых рыб и амфибий приходит к заключению, что мозг рыб, именно его промежуточный отдел, пошел дальше в своем развитии, чем у амфибий, что именно нервные комплексы промежуточного мозга, их дифференциация и межцентральные связи развиты лучше у костистых рыб, чем у амфибий. Гудсон Херрик не считает большой мозг этих животных за главный орган поведения. Таким органом он считает промежуточный мозг, где сходятся все центрипетальные пути ото всех рецептивных органов. В письме своем Гудсон Херрик мне пишет, что по его исследованиям следовало бы ожидать тот результат, какой был получен нами при сравнительном изучении индивидуальной деятельности рыб и амфибий: „Я думаю, Вы правы, что мы должны искать причину Ваших парадоксальных результатов в анатомическом строении нервной системы рыб и амфибий. У костистых рыб имеется значительно более дифференцированная нервная система, чем у амфибий. Поэтому я ожидал, что у рыб рефлексы должны протекать более быстро и многообразно, чем у амфибий. У амфибий такое множество видовых рефлексов, что условная (т. е. индивидуальная И. Б.) деятельность должна быть затруднена. Их нервная система содержит слиш-

ком мало отграниченных клеточных центров и нервных путей. Каждый нейрон соединяется почти со всеми другими, что благоприятствует видовым рефлексам или общим реакциям. Поэтому все то, что происходит в высших нервных центрах, разряжается через одни и те же конечные пути. Недостаточность специфичности в высших центрах, разумеется, с одной стороны, должна была способствовать условной деятельности. Но очевидно, эти центры не владеют достаточной дифференциацией, чтобы эта деятельность произошла легко и быстро. Мое личное впечатление таково, что объяснение того, почему у рыб „условные“ рефлексы образуются более быстро, чем у амфибий, заключается не в существовании у рыб более развитой коры, но в том, что вообще у рыб имеется более дифференцированный мозг, возбуждение проводится по более компактным путям, между более развитыми специально взаимодействующими центрами в среднем и промежуточном мозгу, и притом таким же образом (и возможно даже в большой мере), как в больших полушариях“. (Цитата из письма приводится с разрешения автора. И. Б.).

Итак, на основании определенных данных опыта можно заключить, что у низших позвоночных, как рыбы и амфибии, главным органом индивидуально-приобретенной деятельности является промежуточный мозг. С развитием коры большого мозга, эта функция переносится на кору: у птиц и вероятно у рептилий, у которых кора развита сравнительно слабо, промежуточный мозг наравне с большим мозгом владеет функцией индивидуальной деятельности в полной мере. У высших позвоночных, млекопитающих с дальнейшим развитием коры, эта функция сосредоточилась главным образом в коре большого мозга, но возможно, что в некоторой очень малой степени она все еще имеется и в промежуточном мозгу.

В ы в о д ы.

1. Кортиковая часть рефлекторной дуги индивидуального рефлекса состоит главным образом: а) из нервных элементов, воспринимающих индивидуальное раздражение, б) из таких элементов воспринимающих основное раздражение, в) из элементов воспринимающих проприоцептивные мышечно-суставные раздражения, г) из секреторных и двигательных центров, стоящих в интимной связи с указанными воспринимающими элементами и, наконец, е) из временных связей, образующихся между данными элементами коры и составляющих временные пути различной сложности.

2. Деятельность сложных временных путей со включением кожной воспринимающей области в двигательном индивидуаль-

ном рефлексе проявляется общими движениями и голосовой реакцией. Деятельность же простейшего временного пути без кожного отдела выступает прежде всего в виде спокойного изолированного поднятия раздражаемой ноги.

3. С укреплением индивидуального рефлекса, сложные временные пути становятся менее возбудимыми и деятельными, чем более простые пути. Происходит это благодаря более сильному развитию временных связей в простых путях сравнительно со сложными в зависимости от более сильного взаимодействия возбуждений между начальным и конечным пунктами простых путей.

4. Образование временных связей у млекопитающих есть функция коры больших полушарий. Временная связь образуется исключительно между элементами коры, но не между этими и какими-либо подкорковыми элементами. Все связи между корковыми и подкорковыми элементами должны являться наследственными.

Но у низших позвоночных, как амфибии и рыбы, главным органом индивидуальной деятельности является промежуточный мозг. С филогенетическим развитием коры большого мозга, эта функция переносится на кору: у птиц она уже перешла на кору, но и промежуточный мозг владеет ею в значительной степени; у млекопитающих же эта функция сосредоточилась главным образом в коре, но возможно в некоторой малой степени она осталась и в промежуточном мозгу.

Х. Происхождение угасания индивидуально-приобретенных рефлексов.

1. О происхождении угасания индивидуальных рефлексов согласно учению Павлова.

Первоначально некоторые ученики Павлова рассматривали угасание рефлекса, как проявление утомления в определенных корковых частях рефлекторной дуги. Впервые высказался в этом смысле Б а б к и н (1904 г.). Так, разовое угасание рефлекса, путем повторения его через определенный промежуток времени—2—3', автор приписывает утомлению тех корковых центров, которые воспринимают индивидуальное раздражение. Это предположение было сделано на том основании, что после угасания рефлекса на одно индивидуальное раздражение, такой же рефлекс вызывается на другое индивидуальное раздражение. Автор работал с так наз. „натуральными условными рефлексами“. Индивидуальным раздражителем в таких случаях является тот или другой внешний признак пищевого

раздражения: напр., вид пищи, запах ее, звук, производимый пищей перед кормлением (хруст сухаря) и т. д. В этих условиях, при угасании рефлекса на один внешний признак, другие внешние признаки не теряли слюногонного действия. Но автор приводит такие факты, на основании которых он считает возможным участие утомления вкусового центра в угасании рефлекса. Так, он находит, что после повторного многократного угасания индивидуального рефлекса и оживления его одним и тем же вкусовым веществом без значительного отдыха между двумя последовательными угасаниями, полное восстановление рефлекса не может быть достигнуто (Ба б к и н 29).

Дальнейшее развитие взгляда Ба б к и н а принадлежит Пер е л ь ц в а й г у (1907 г.). Этот автор признает лишь два существенных момента в угасании индивидуального слюнного рефлекса: порчу временных путей и затем понижение возбудимости ротового центра, т. е. вкусового по обычной терминологии. Порчей временных путей он объясняет, главным образом, первичное угасание индивидуального рефлекса, а понижением возбудимости ротового центра—вторичное угасание другого однородного рефлекса, т. е. рефлекса, образованного на почве сочетания с тем же пищевым веществом, с помощью которого был образован первично-угашенный рефлекс. Но при детальном рассмотрении факта вторичного угасания автор не удовлетворяется этим объяснением. Он кроме того становится на обычную для школы Па в л о в а точку зрения насчет взаимодействия возбужденных точек. Именно, он допускает, что одновременно с понижением возбудимости ротового центра в силу расходования потенциальной энергии на секрецию слюны, происходит повышение возбудимости в очаге индивидуального раздражения. Автор имеет в виду слюнной рефлексе на тактильное раздражение кожи, образованный путем сочетания с вливанием слабого раствора соляной кислоты. „Соотношение сил этих обоих центров, поясняет далее автор, изменяется в таком смысле, что центр тактильного раздражения оказывается сильнее центра кислотного. Этот последний все сильнее и сильнее тормозится тактильным центром“ (323). Таким образом, по мысли автора, вторичное угашение происходит не только в силу понижения возбудимости вкусового центра, но и в силу его угнетения со стороны центра индивидуального раздражения.

Я не буду рассматривать, в какой мере эти объяснения точно отвечают известным теперь фактам. Из дальнейшего рассмотрения вопроса это будет видно само собою. Во всяком случае, нужно указать, что эти теоретические выводы Ба б к и н а и Пер е л ь ц в а й г а, добытые путем анализа фактов, стоят гораздо ближе к действительности, чем тот взгляд, который ныне общепризнан в школе Па в л о в а.

Па в л о в еще в период работы Ба б к и н а, т. е. в 1904 г., находил невозможным объяснить явление угасания истощением, т. е. утомлением рефлекторной дуги, так как—говорит он—дело идет о повторных раздражениях слабой силы. Но и объяснения Пер е л ь ц в а й г а не нашли поддержки. А вместо них, начиная с 1908 г., все авторы поддерживают взгляд За в а д е с к о г о (188), что угасание есть исключительно проявление торможения (По т е х и н 345, Го р н 154 и др.). По словам

Завадского, условное возбуждение рефлекса при повторении переходит в торможение рефлекса. Это считается следствием ненужности такого слюнного рефлекса, который не сочетается с вкусовым раздражением. Значит, развитие торможения вместо возбуждения объясняется с точки зрения целесообразности.

Авторы локализируют торможение, которое производит угасание, в той корковой области, которая воспринимает раздражение. Они обосновывают это тем, что если бы торможение было локализовано, наоборот, в вкусовой воспринимающей области, то тогда восстановление вторично-угашенного однородного рефлекса должно происходить одновременно с восстановлением первично-угашенного рефлекса. Но в действительности всегда бывает так, что восстановление вторично-угашенного рефлекса происходит раньше восстановления первичного (Горн и др.)

2. Об явлении угасания врожденных рефлексов.

Приступая к выяснению природы угасания, прежде всего ответим на следующий вопрос: какое именно качество угасания можно считать характерной особенностью индивидуально-приобретенной деятельности центральной нервной системы? Мы возьмем несколько известных характерных признаков для угасания индивидуальных рефлексов и посмотрим, наблюдается ли что-либо подобное в области врожденных рефлексов.

1. Если до конца угасить индивидуальный рефлекс, повторяя его через некоторый короткий промежуток времени, то он вновь возникает при испытании через более длительный промежуток времени. Напр., если угасить его в течение данного опытного дня, то он оказывается почти вполне восстановленным на следующий день; восстановление может произойти и через более короткий срок, даже при простом удвоении промежутка.

2. Восстановление угасшего рефлекса может быть произведено помимо отдыха не только путем сочетания с соответствующим врожденным рефлексом, но и в некоторой мере путем вызова однородного неугашенного рефлекса или того врожденного рефлекса, с помощью которого был образован данный индивидуальный рефлекс.

3. Угашение одного индивидуального рефлекса может привести к ослаблению или полному угашению другого однородного рефлекса.

Вот эти, напр., характерные черты угасания индивидуальных рефлексов могут быть легко наблюдаемы и в отношении

прирожденных. Прирожденный оборонительный рефлекс при многократном повторении через короткие промежутки времени постепенно ослабевает и наконец перестает вызываться, рефлекс угасает. Если после этого устроить перерыв на некоторый больший промежуток времени, то рефлекс снова начинает вызываться на то же самое раздражение, как это бывает с угашенными индивидуальными рефлексами. Такому угасанию подвергаются не только врожденные рефлексы, происходящие через кору больших полушарий, как, напр., ориентировочные рефлексы, но и обыкновенные спинно-мозговые рефлексы. Угасший врожденный рефлекс можно восстановить независимо от отдыха и сейчас после угашения. Это, напр., бывает, если раздражать другой участок рецептивного поля того же рефлекса или применить к тому же участку рецептивного поля более сильное раздражение.

Я приведу здесь несколько доказательств, которые были добыты при специальном исследовании данного явления.

Соответствующие опыты я производил над врожденными оборонительными рефлексами ноги, которые могут быть вызваны электрическим раздражением кожи или чувствующего нерва ноги. При этом я пользовался как совершенно нормальными собаками, которые употреблялись мною для изучения индивидуальных рефлексов, так и спинно-мозговыми препаратами собак, а также других животных. Так, напр., на той самой собаке, на которой я изучал индивидуальные двигательные рефлексы, я проследил угасание оборонительного рефлекса сгибания левой задней ноги еще до образования на ней какого-либо индивидуального рефлекса. Нога раздражается фарадическим током в области плюсны. Умеренное раздражение продолжительностью в 4 сек. повторяется через каждые 20 сек. Первоначально рефлекс угас после 10 повторений. 11-ое раздражение не дает рефлекса. После этого приложено сильное раздражение, которое вызывает значительное движение ноги (Рис. 39-А). Вслед за этим прежнее слабое раздражение снова начинает давать рефлекс, но на этот раз последний угасает после четырех повторений. Затем вновь дается сильное раздражение, после которого обычное слабое раздражение снова дает рефлекс, который угасает после 8 повторений, приблизительно через 4 мин. (Рис. 39-В).

В рефлекторных реакциях нормальной собаки от электрического раздражения несомненно могла участвовать и кора больших полушарий. Поэтому можно предположить, что здесь все явление коркового происхождения и должно было протекать по типу индивидуальных рефлексов. Но аналогичные опыты, произведенные на собаках, у которых спинной мозг был перерезан на границе между его грудным и поясничным отделом, дали те

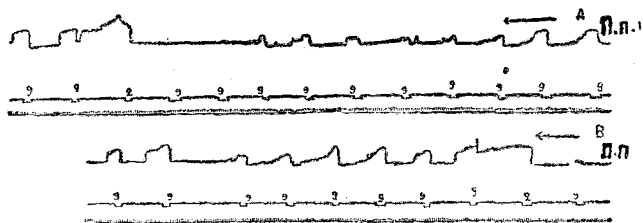


Рис. 39. Мура. 7. XI. 1917. Утомление и восстановление рефлекса, вызываемого на левой задней ноге электрическим раздражением. Кривую следует читать справа налево. Момент раздражения обозначается опусканием сигнала. Цифры означают силу раздражения в см. расстояния индукц. катушек. Раздражается Metatarsus левой задней ноги. Порог 10 см. Угасает сгибательный рефлекс, который вызывается раздражением при расстоянии катушек в 9 см. Кривая В есть продолжение кривой А с маленьким пропуском. На первый раз рефлекс угас на 10 повторении и восстановлен путем усиления раздражения до 2 см. (кр. А.). После этого раздражение 9 см. вновь производит сильные эффекты. Когда и этот рефлекс угас при повторении, усиление раздражения до 2 см. вновь производит восстановление рефлекса на раздражение в 9 см. (крив. В). Потом в период угасания была удлинена пауза вдвое и это также вызвало восстановление рефлекса (кр. В). Внизу время в сек.

же результаты. В этих опытах мы имеем дело с чисто спинно-мозговой деятельностью. Здесь также берется для регистрации вся задняя нога. Регистрация и раздражение производились так же, как в опытах с индивидуальными рефлексами. На рис. 40 дается один такой опыт, где угасание сгибательного рефлекса происходит путем повторного раздражения в области голени, а восстановление его путем раздражения в области плюсны (Metatarsus) на расстоянии 15 см. от первого участка.

Точно также, как угасание в индивидуальных рефлексах, утомление одного прирожденного рефлекса отзывается ослабляющим образом на другом однородном рефлексе. Это, напр., я наблюдал по отношению к стибательному оборонительному рефлексу. Как известно по Шеррингтону (438), воспринимающее поле этого рефлекса охватывает почти всю заднюю ногу. Поэтому на собаках с перерезанным спинным мозгом выше по-

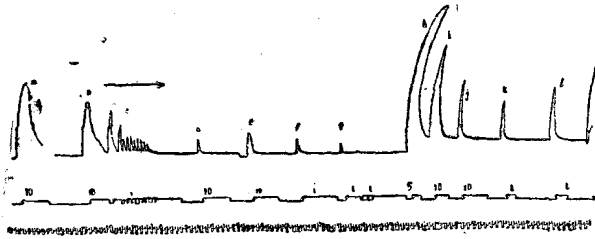


Рис. 40 1. XI. 1917. Утомление и восстановление прирожденного стибательного рефлекса. Спинно-мозговой препарат собаки. Спинной мозг перерезан на границе между грудным и поясничным отделом. Записывается движение правой задней ноги. Эту миограмму следует читать слева направо. Сначала идет ряд раздражений голени почти вплоть до полного утомления рефлекса (a—g). После этого производится одно сильное раздражение плюсны, вызвавшее сильный эффект (h). Новый ряд раздражений голени (i—l) вслед за этим дает снова сильные эффекты. Момент раздражения обозначается поднятием сигнала.

Время в секундах.

ясничного отдела я имел возможность проследить указанное явление. Я вызывал утомление одного участка путем длительного раздражения и следил за изменением рефлекторной деятельности путем пробных коротких раздражений другого участка. Оказалось, что утомление, вызванное с одного участка, влияет на другой. Это влияние было очень незначительно или даже совершенно отсутствовало, если раздражение первого участка было слабое. Наоборот, это влияние оказывалось очень ясным, если утомление рефлекса с первого участка являлось очень сильным. Последнее явление дается на рис. 41.

Таким образом, определенные основные признаки угасания индивидуальных рефлексов не специфичны для корковой деятельности; они свой-

ственны вообще центральной деятельности. По этому можно было предположить, что физиологическая природа угасания индивидуального рефлекса в общем такова же, как при ослаблении прирожденного рефлекса в случае его повторного или длительного протекания, т. е. что угасание обусловлено утомлением ц. н. системы. Однако мы ниже увидим, что угасание индивидуального рефлекса не всецело объясняется этим.

Наша задача теперь заключается в том, чтобы выяснить путем анализа наиболее характерных явлений наличие действительного утомления в корковых элементах рефлекторной дуги и вообще причины угасания рефлекса, и затем определить, какая часть индивидуальной рефлекторной дуги и в какой мере участвует в угасании рефлекса.

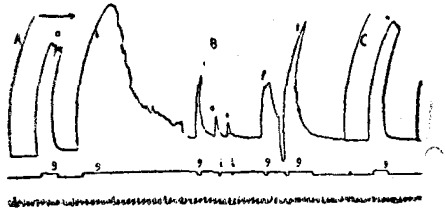


Рис. 41. 1. IX. 1917. Влияние утомления одного прирожденного рефлекса на другой однородный рефлекс. Тот же препарат, что и на рис. 40. Кривую читать слева направо. После короткого умеренного раздражения голени правой задней ноги (а) идет длительное и сильное раздражение плюсны (b). Это раздражение продолжается около 2 мин. На рис. дано лишь начало (b) и конец с выпуском середины около 80 сек. Этот конец несколько раз прерывается на короткое время, но каждый раз после перерыва наступает очень слабый эффект (с, d, e.). Затем раздражение было перенесено на голень и оно вызвало много меньший эффект (f), чем в начале опыта (a). Сейчас после голени снова раздражается плюсна, эффект получился с признаками восстановления (g). Спустя две минуты вновь пробуются голень (h); на этот раз рефлекс был полной силы; он даже—больше, чем в начале опыта. Время в секундах.

3. О роли корковых элементов в угасании индивидуальных рефлексов.

Угасание может быть произведено двояким путем: или путем длительного применения индивидуального раздражения или же путем повторных, быстро следующих друг за другом применений индивидуального раздражения. Я сначала приведу несколько фактов с длительным раздражением. В один период работы на одной собаке „Бобе“ индивидуальные двигательные рефлексы на звук тонвариатора 200 кол. в 1 сек. и на метроном отличались особенной устойчивостью. При наиболее благоприят-

ных условиях каждый из них мог удержаться около 2—4 мин. в течении раздражения.

Угасание данного рефлекса протекало при непрерывном длительном раздражении следующим образом. Сначала животное реагирует совершенно спокойно: нога все время поднята с небольшим постепенным опусканием, голова все время повернута к дверям. Затем замечается некоторое беспокойство: нога то опускается, то поднимается; голова по временам отворачивается от дверей. Это беспокойство иногда сопровождается стоном; в редких случаях оно выступает в бурной форме—в виде общих движений. Наконец, это беспокойство проходит, нога опускается окончательно, голова отворачивается от дверей. Лишь временами может еще возникнуть небольшое движение ноги, но и это скоро перестает вызываться. Спрашивается, в какой части или в каких частях рефлекторной дуги произошло то изменение, которое вызвало прекращение, угасание рефлекса. Значит, мы должны определить роль: 1) корковой области, воспринимающей индивидуальные раздражения, 2) такой-же области, воспринимающей основное электрическое раздражение, 3) корковых двигательных участков, 4) корковой области, воспринимающей проприоцептивные раздражения и 5) механизма временных связей.

Угашение одного рефлекса приведенным выше способом не ведет к угашению другого однородного рефлекса, даже если индивидуальное раздражение этого другого рефлекса следует спустя несколько секунд по окончании индивидуального раздражения первого рефлекса, как это дано на рис. 42. Более того, второе индивидуальное раздражение может производить рефлекс также в том случае, если оно приходится во время раздражения угасшего рефлекса. Это дано на рис. 43.

Из этих опытов очевидно, что в случае угасания рефлекса, при длительном и непрерывном применении индивидуального раздражения, корковые двигательные участки ноги, которые являются общим конечным пунктом для однородных двигательных рефлексов, не играют существенной роли в угасании рефлекса. Понятно, если бы в данном случае угасание было обязано своим происхождением утомлению двигательных участков, то оно сопровождалось бы угасанием всех однородных рефлексов.

То же самое следует сказать насчет корковых участков, которые воспринимают основное раздражение и являются общими во всех однородных рефлексах. Если бы роль этой корковой области была более или менее важна в угасании индивидуального рефлекса, то при утомлении ее произошло бы как угасание данного рефлекса, так и других однородных рефлексов. Кроме того нужно заметить, что, как было установлено мною, в образовании хорошо развитого индивидуального рефлекса роль кожной воспринимающей области не существенна. Она играет важную роль только в самом начале образования рефлекса и только тогда она является необходимым звеном в рефлекторной дуге индивидуального рефлекса. Но впоследствии прямой и притом более короткий путь от очага индивидуального раздражителя к двигательному центру берет верх в своем развитии над другими более длинными путями через кожную область коры и поэтому более или менее упрочившийся рефлекс протекает без участия названной области. Понятно, если мы имеем дело с такими развитыми рефлексами, вопрос об участии корковой области, воспринимающей основное раздражение, в угасании рефлекса, собственно говоря, не должен иметь места.

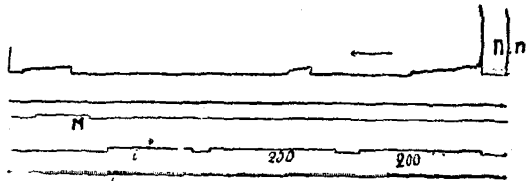


Рис. 42. „Боб“. 17. II. 1917. Влияние угасания одного индивидуального рефлекса на другой однородный рефлекс. Сначала индивидуальное раздражение: звук 200 к. в сек., который вызывает сгибание правой передней ноги. Звук продолжается 4,5 мин. с двумя перерывами по 10 сек.; после второго перерыва возобновление звука не дает рефлекса. После третьего перерыва данного индивидуального раздражения применяется, спустя 8 сек., другое индивидуальное раздражение—метроном и он вызывает рефлекс. Кривую читать справа налево.

Итак, угашение индивидуального двигательного рефлекса на данной ноге при длительном и непрерывном его течении не обуславливается утомлением корковых двигательных участков и той области коры большого мозга, которая воспринимает основное, электрическое раздражение. Отсюда следует, что угашение произошло или в силу

утомления элементов временной связи или же той корковой области, которая воспринимает индивидуальное раздражение. Сначала рассмотрим роль этой области.

В приведенных выше опытах над угасанием индивидуального рефлекса на звуковое раздражение последнее продолжалось максимум 2—4 мин. Такая малая продолжительность звука совершенно недостаточна для утомления слуховой области в коре большого мозга. В доказательство данного положения я приведу следующее наблюдение. Мне нужно было проследить изменение

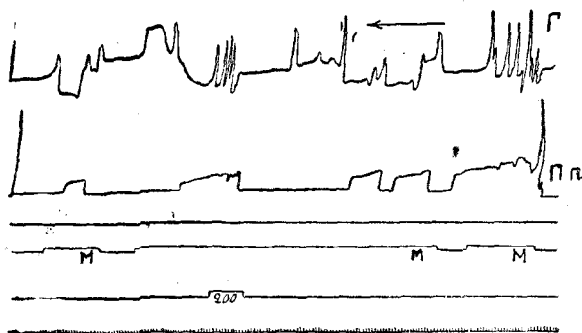


Рис. 43. „Боб“. 1. IX. 1917. Влияние угасания одного рефлекса на другой однородный рефлекс. Индивидуальный раздраж. (метроном) продолжается свыше двух минут, с двумя перерывами: первый на 10 сек., второй в конце на 12 сек. После второго перерыва рефлекс на метроном совершенно незначителен. По прекращении этого рефлекса, но еще во время ударов метронома, производится второе индивидуальное раздражение, звук тонвариватора в 200 кол. в сек. Он еще вызывает значительный рефлекс.

отрицательного действия необычных звуковых раздражений на индивидуальный рефлекс при их длительном применении. Оказалось, что в определенных случаях можно раздражать тем или другим звуком непрерывно 15—50 мин. без всякого изменения их отрицательного действия на рефлексы. Я полагаю, что если бы слуховая область коры утомлялась за 15—50 мин. деятельности, то отрицательное действие необычных звуков должно было идти на убыль с течением раздражения. В действительности индивидуальные рефлексы устранялись полностью как в начале, так и в конце длительного применения необычных раздражений. Поэтому не может быть сомнения, что 15 и даже 50 мин. раздражения слишком мало для утомления слуховой области коры.

Из психологии известно, что постоянное длительное раздражение с течением времени не замечается. Говорят, что п. н. с. приспособливается, адаптирует. Такую адаптацию испытывают зрительные, обонятельные, кожные и проприоцептивные раздражения. Но характерно, что не доказана возможность адаптации в отношении звуковых раздражений. Только в отношении очень высоких тонов, которые находятся на границе слуховой способности, Рейлей (Rayleigh) считает доказанным факт адаптации. Однако, указывалось, что это явление, видимо, связано с сохранением определенного положения головы по отношению к источнику звука. Именно, если это положение меняется, звук вновь становится слышимым.

Спрашивается теперь, не может ли здесь играть какую-нибудь особенную роль та область коры, которая воспринимает вторичные проприоцептивные мышечно-суставные раздражения. Как мной было установлено, длительное течение рефлекса в значительной мере обусловлено развитием проприоцептивных индивидуальных рефлексов. На данный вопрос тоже следует ответить отрицательно. После угасания одного индивидуального рефлекса, другой однородный рефлекс протекает с обычной длительностью. А ведь для обоих рефлексов проприоцептивная область коры была одна и та же. Следовательно, если после угасания одного рефлекса другой рефлекс дает длительное последствие, как это мы видим на рис. 43, то естественно, что означенное угасание не может быть приписано утомлению корковой проприоцептивной области.

Итак, можно утверждать, что при угасании (звуковых) индивидуальных рефлексов путем длительного применения индивидуального раздражения до 2—4 мин. утомление коркового двигательного аппарата и тех областей коры, которые воспринимают основное раздражение, первичные и вторичные индивидуальные раздражения, должно быть исключено. Следовательно, угасание рефлекса при данных условиях обуславливается утомлением или, вообще говоря, изменением механизма временных связей.

Теперь перейдем к другому способу угашения рефлекса — путем повторного применения индивидуального раздражения через некоторые короткие промежутки времени. В целях ускорения угасания каждое индивидуальное раздражение продолжалось 10 сек. и возобновлялось спустя 10 сек. по прекращении эффек-

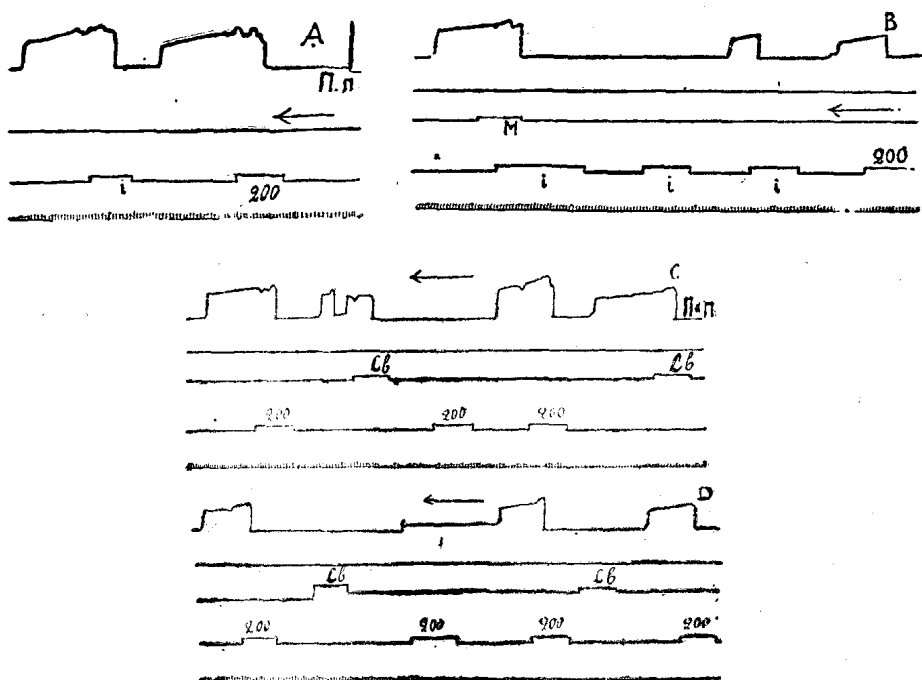


Рис. 44. „Боб“. 26. II. 1917. Угасание рефлекса на правой передней ноге при быстром повторении индивидуального раздражения — звука 200 кол. в сек. Каждое новое раздражение начинается спустя 10 сек. по окончании эффекта от предыдущего раздражения и продолжается около 10 сек. (нижний сигнал). Запись А дает начало опыта — первые два эффекта. На записи В представлен момент окончательного угасания этого рефлекса: 15-ый и 16-ый эффект. Между А и В выпущена запись из 12 эффектов в течение 10 мин. 17-ое и 18-ое звучание на записи В уже не производят эффектов. Но во время этого звучания индивидуальное раздражение — метроном — (верхний сигнал) вызывает значительный рефлекс. Метроном был испробован потом еще три раза в отдельности и каждый раз давал рефлекс. Эти записи пропущены. Затем спустя 10 сек. после последнего метрономного рефлекса было испробовано новое индивидуальное раздражение — зажигание и потухание электрической лампы; оно потом повторялось еще три раза. На записи С представлен последний эффект светового раздражения (верхний сигнал) спустя 5 мин. после записи В. После светового раздражения звук 200 снова дает рефлекс. Произошло восстановление рефлекса, но незначительное, ибо при повторении звука через 20 сек. снова нет рефлекса. Однако, когда промежуток был удвоен, рефлекс на звук наступает. Запись D дает конец данной серии опытов спустя 3,5 мин. после С. Здесь звук 200 производит эффект при больших промежутках 37 — 48 сек., но не дает при 28 сек., а рефлекс на свет обнаруживает более глубокое угасание: свет не дает рефлекса и при промежутке в 1,5 минуты.

та, вызванного предыдущим раздражением. В одном таком случае угашение рефлекса на звук 200 кол. в 1 сек. случилось после 16 повторных раздражений. Интенсивность рефлекса, как за время раздражения, так и после него, т. е. во время его последствия, с каждым новым раздражением уменьшалась, а скрытый период его заметно увеличивался. Если после угасания продолжить раздражение тем же порядком (прерывая его на 10—15 сек.), то в одном случае рефлекс будет вызываться, а в другом нет, иногда весьма регулярно через каждое второе раздражение. Это угашение относительное. Стоит только увеличить промежуток времени от предыдущего эффекта до начала раздражения хотя бы вдвое, т. е. сделать его более 20 сек., и рефлекс снова начнет получаться с большой интенсивностью. При этом не имеет существенного значения, вызывается ли в этом промежутке однородный рефлекс другим индивидуальным раздражением или нет (рис. 44).

Угашение рефлекса при быстром следовании соответствующего индивидуального раздражения опять таки следует отнести на счет утомления или вообще изменения временных связей, и вот почему. Во-первых, во время индивидуального раздражения с угасшим рефлексом каждое другое индивидуальное раздражение, вызывающее однородный рефлекс, производит его без ослабления. Во-вторых, если, угасив рефлекс на одно раздражение, перейти сейчас же к другому, вызывающему однородный рефлекс, ставя опыты при тех же условиях, то другое раздражение вызывает рефлекс подряд много раз. Если затем спустя 10 сек. после последнего рефлекса возвратиться к первому раздражению, то оно тоже вызывает рефлекс (см. рис. 44—С). Значит, здесь оживление угасшего рефлекса происходит несмотря на почти непрерывную деятельность двигательного коркового участка и проприоцентивной корковой области, воспринимающей вторичные раздражения. Следовательно, совершенно ясно, что двигательный участок и проприоцентивная область коры не играют существенной роли в данном угашении рефлекса.

Утомление коры, воспринимающей индивидуальное раздражение, также должно быть исключено, ибо, напр., при угашении рефлекса на звук 200 к. звучание продолжается в общей сложности не больше 4 мин., а так как, кроме того, оно производится с перерывами, то влияние его на слуховую воспринимающую область в смысле утомления должно быть еще меньше,

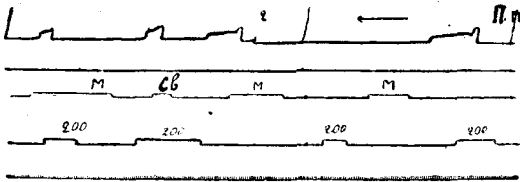
чем при первом способе угасания. Поэтому остается заключить, что и данное угасание индивидуального рефлекса путем его многократных быстро следующих повторений обусловлено каким-то изменением механизма временных связей.

4, О роли двигательных участков или конечных пунктов временных путей в угасании индивидуальных рефлексов.

То заключение, что в угасании индивидуального рефлекса существенную роль играет изменение механизма временной связи, еще не означает, что при этом все другие элементы рефлекторной дуги не играют ровно никакой роли. Почти при каждом угасании рефлекса легко может быть обнаружено определенное изменение конечных пунктов временных путей, в нашем случае двигательного участка в коре больших полушарий, а именно утомление последнего. Напр., когда рефлекс на звук 200 к. был угашен путем многократного повторения друг за другом с промежутком в 10 сек., тогда угас сам собой и рефлекс на свет, которым приходилось пользоваться очень редко и который специально угашению не подвергался. Более того, это угашение светового рефлекса оказалось более сильным, чем первичное угашение звукового рефлекса. Так, при удлинении промежутка между звучаниями вдвое, рефлекс на это звучание вызывался много раз подряд, а на свет не вызывался и при более длительных промежутках (см. рис. 44 — D). Так как временная связь светового рефлекса не была в работе в такой мере, чтобы угашение этого рефлекса отнести насчет изменения временных связей, то остается предположение насчет утомления конечного пункта их, т. е. двигательного участка при работе с рефлексом на звук 200 к.

Угасание при повторных раздражениях через один и тот же промежуток времени всегда является относительным, ибо удлинение промежутка вдвое восстанавливает рефлекс. И вот после угашения однородных рефлексов путем повторения через короткие промежутки времени было замечено, что в определенных случаях индивидуальное раздражение не дает рефлекса, несмотря на увеличение промежутка, если оно производится вскоре после вызова другого однородного рефлекса, — или дает его в слабой форме (см. рис. 45). Кроме того, можно считать за пра-

вило и для совершенно нормальных однородных рефлексов, что, если данное обычное раздражение произвело сильный эффект, то вслед за ним другое обычное раздражение произведет малый эффект. Эти явления, конечно, могут быть отнесены на счет утомления двигательных участков, ибо последние являются единственным общим корковым аппаратом для используемых рефлекторных дуг (см. фиг. 46).



Фиг. 45. „Боб“. 20. II. 1917. Влияние одного угасшего рефлекса на другой однородный рефлекс. Опыт произведен после многодневной работы с угасанием однородных рефлексов на звук 200 к. в 1 сек., стук метронома и свет электрической лампы. В опыте 1, произведенном спустя несколько минут отдыха, индивидуальный звук 200 дает рефлекс (поднятие нижнего сигнала), а после него метроном не производит рефлекса (поднятие среднего сигнала). В следующий раз и повторный звук 200 не дает рефлекса. Опыт 2 произведен спустя несколько минут после 1-го. В начале производится стук метронома и он вызывает рефлекс с большим скрытым периодом, а сейчас после него звук 200 не дает рефлекса. Лишь с присоединением света (второе поднятие верхнего сигнала) получился некоторый рефлекс. Вслед за ним стук метронома в отдельности не дает рефлекса, но последний наступил с присоединением звука 200 к. в сек.

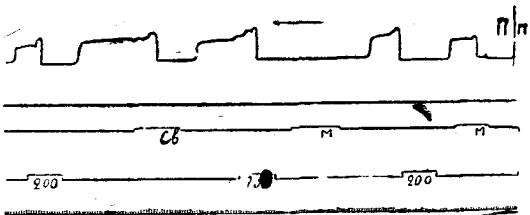


Рис. 46. „Боб“. 18. II. 1917. Влияние угашенного индивидуального рефлекса на другой однородный рефлекс. Опыт произведен в период значительного ослабления однородных индивидуальных рефлексов путем их многократного повторения. Индивидуальный звук 200 к. в сек. каждый раз после рефлекса на метроном и на свет электрической лампы дает ослабленный рефлекс, а сейчас после метронома, не давшего рефлекса, тот же звук произвел сильный рефлекс.

Итак, при наличии более или менее значительного ослабления рефлексов путем их многократного вызова происходит некоторое утомление двигательного участка, в силу чего наступление одного рефлекса действует угашающим образом на рефлекс, следующий вскоре за ним без более или менее значительного отдыха. Таким образом, явление вторичного угасания однородных рефлексов обусловливается утомлением общего для них двигательного участка в коре больших полушарий.

Б. О роли некорковых элементов рефлекторной дуги в угасании индивидуальных рефлексов.

В предыдущей главе мы заключили о роли корковых двигательных участков во вторичном угасании индивидуального рефлекса. Между тем, общими являются не только эти участки, но и спинно-мозговые координирующие аппараты и двигательные нейроны. Поэтому явление вторичного угасания могло быть отнесено в равной мере и на счет этих центральных элементов. Однако наблюдения исключают последнее предположение. Именно, после многодневной работы с глубоким угасанием всех однородных рефлексов на правой передней ноге, когда последние редко вызывались даже при одновременном применении всех обычных индивидуальных раздражений, оказалось, что электрическое раздражение правой передней ноги по прежнему способно производить сильные двигательные реакции. Только эти реакции не сопровождалось таким длительным последствием, как до угасания. Так как в данном рефлексе подкорковые аппараты обнаруживают максимальную деятельность за время раздражения, то несомненно должно быть исключено предположение об утомлении или каком-либо значительном изменении этих аппаратов во время угасания. С другой стороны, это наблюдение указывает на угасание вторичных проприоцептивных индивидуальных рефлексов, ибо отсутствие длительного двигательного последствия передней ноги может быть объяснено не иначе, как этим угасанием.

Итак, угасание индивидуального двигательного рефлекса обусловливается, главным обра-

зом, изменениями механизма временных связей и лишь в некоторой степени утомлением двигательных участков, т. е. конечных пунктов временных путей в коре больших полушарий. В начальных же пунктах временных путей, воспринимающих первичные и вторичные раздражения, а также во внекорковых центральных элементах, если и происходит утомление во время угасания рефлекса, то оно настолько слабо, что не может играть заметной роли в угасании рефлекса.

6. О характере изменения временных связей при угасании индивидуальных рефлексов.

Явление угасания индивидуального двигательного рефлекса было сведено к функциональному изменению, с одной стороны, механизма временных связей, а с другой, конечных пунктов временных путей, т. е. двигательных участков в коре. Но характер изменения тех и других элементов оказывается не одинаковым. В то время как двигательные участки коры подобно спинно-мозговому координирующим аппаратам очень быстро освобождаются от этого последствия, как это бывает после утомления, временные связи после более или менее глубокого угасания не освобождаются в полной мере от него. Восстановление индивидуального рефлекса почти всегда является более или менее частичным; оно происходит тем слабее, чем глубже было угасание. Следовательно, изменение временных связей во время угасания рефлекса нельзя считать за утомление в обычном смысле слова.

Для выяснения характера изменения временных связей при угасании рефлекса я считаю нужным описать угасание всех имеющихся однородных рефлексов правой передней ноги на „Бобе“. Эти опыты с угасанием были начаты мною 26 февраля 1917 г. К этому дню рефлекс на звук 200 являлся наиболее старым. Ему насчитывалось 3 месяца и 18 дней. Он был сочтен с электрическим током в течение первого месяца более 500 раз; затем он сочетался почти каждый день по нескольку раз. Однородный рефлекс на метроном был наиболее молодой. Ему было 10 дней. Он сочетался в первые два дня 11 раз, а затем очень редко по нескольку раз в день. Другой однородный ре-

флекс на свет был среднего возраста — 1 месяц. Он сочетался за первые 9 дней 84 раза, а затем очень редко по несколько раз в день. Работа с угасанием продолжалась несколько дней. Угашение производилось сразу по отношению к рефлексам на звук 200 и на метроном. Каждый день много раз употреблялось как одно, так и другое раздражение. Световое раздражение пробовалось лишь несколько раз каждый день. Окончательное угашение рефлексов на звук 200 и метроном обнаружилось на пятый день. В начале этого дня они в отдельности не давали рефлексов. В этот же день оказался окончательно угасшим и рефлекс на свет. За четыре дня работы рефлекс на звук 200 труднее всего поддавался угашению. До окончательного угашения рефлексов звук 200 повторялся 183 раза и рефлекс вызывался 122 раза. Рефлекс на метроном, несмотря на свою молодость, обнаружил также большую устойчивость: метроном пускался 108 раз и рефлекс вызывался 74 раза. Рефлекс на свет обнаружил наименьшую устойчивость: он был испытан всего 39 раз и вызывался рефлекс 25 раз. Как известно из лаборатории Павлова и как было видно также из моих опытов, в течение дня восстановление рефлекса после каждого повторного угашения происходит все хуже и хуже, а последующее новое угашение — все легче и легче.

Угашение, вызванное за эти четыре дня работы, отнюдь не являлось абсолютным. На 5-ый день каждое индивидуальное раздражение в отдельности не давало рефлекса, но давали его два или три раздражения вместе. При этом неожиданные посторонние зрительные и слуховые раздражения несомненно благоприятствовали наступлению рефлекса (см. рис. 47). Затем, звук 200 к. в 1 сек. и метроном вызывали рефлекс в этот день, а также в следующие 3—4 дня при повышении возбудимости коры в связи с электрическим раздражением ноги. Таким образом, угашение рефлексов на звук 200 и на метроном в данных многодневных опытах являлось несомненно чрезвычайно глубоким, но отнюдь не абсолютным.

Далее, весьма характерно, что угашение рефлекса на свет исчезло само собой. Так как свет снова стал вызывать рефлекс с большим постоянством раньше восстановления других рефлексов, то отсюда ясно, что угашение светового рефлекса являлось вторичным. Как известно по опытам лаборатории Павлова,

вторично-угашенные рефлексы восстанавливаются всегда раньше и полнее первично-угашенного.

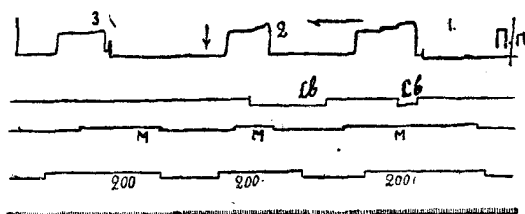


Рис. 47. „Боб“. 2. Ш. 1917. Оживление угасших рефлексов под влиянием постороннего необычного звука. На пятый день работы угашения всех рефлексов. В опыте 1 индивидуальные раздражения — звук 200 к. в сек. и метроном — не дают рефлекса. Он наступает лишь при присоединении света электрической лампы. В оп. 2 сначала применяется свет, к нему присоединяется звук 200; рефлекса при этом нет. Рефлекс получился только при присоединении третьего раздражителя — метронома. После этого производится сильный стук в дверь (стрелка!). Под влиянием его рефлекс наступает от двух индивидуальных раздражений — звука 200 и метронома (оп. 3).

Вышеозначенное более или менее полное и длительное угашение первично-угашенных рефлексов, с одной стороны, а с другой, самостоятельное восстановление вторично-угашенного рефлекса указывает, что изменение временных связей, которым обуславливается угашение первично-угашенных рефлексов, не похоже, по своим последствиям на утомление двигательных участков, которое является причиной вторичного угашения однородных рефлексов. Утомление двигательных участков проходит с течением времени само собой. Изменение же, произведенное в механизме временных связей, может пойти так далеко, что невозможно более или менее значительное восстановление их даже после длительного отдыха.

Механизм временных связей возникает в виде поступательной и обратной связи в результате взаимодействия между каждыми двумя очагами возбуждения, которые приходят в деятельность под влиянием индивидуального и основного раздражения. Что касается степени развития и прочности поступательных временных связей индивидуальных двигательных рефлексов, то здесь наибольшее значение имеет степень возбудимости в их конечном двигательном пункте, в случае же индивидуальных слюнных рефлексов — в их конечном секреторном пункте коры, в пе-

риод сочетания индивидуального раздражения с основным. При повторении индивидуального раздражения без сочетания с основным раздражением эти конечные пункты, а также по всей вероятности поступательные временные связи, в результате утомления, постепенно теряют повышенную возбудимость и способность к функциональной деятельности. А последствием такого функционального изменения конечных пунктов — двигательных участков, безусловно должно являться основательное расстройство механизма поступательных связей и вот почему:

Выше было указано, что развитие временных связей должно быть обусловлено определенным функциональным и морфологическим развитием нервных элементов. А именно, первым долгом здесь должно иметь значение увеличение нейрофибрилярного вещества, затем уменьшение промежуточных слоев, так наз. синапсов, в цепи нейронов. Нужно полагать, что в условиях многократного вызова индивидуального рефлекса без сочетания с основным раздражением, поступательные временные связи от очага индивидуального раздражения к двигательному участку претерпевают обратное морфологическое развитие. По смыслу закона нейробиотаксиса Ариенс Капперса уменьшение пространства между двумя нервными элементами мыслимо только при возбуждении того и другого элемента с разных сторон. В условиях же угасания рефлекса эти элементы возбуждаются только с одной стороны, и это безусловно должно повести к увеличению синапсов, а значит к ухудшению поступательных временных связей.

Однако, угасание индивидуального рефлекса должно быть обусловлено не только означенным изменением поступательных временных связей. При этом безусловно должны изменяться и обратные связи, но только не в смысле ослабления, а, наоборот, в смысле дальнейшего укрепления. Дело в том, что возбудимость конечного пункта обратных связей — в очаге индивидуального раздражения — должна повышаться в связи с частым повторением индивидуального раздражения и с очень трудной утомляемостью коры, воспринимающей индивидуальное раздражение. Это должно благоприятствовать упрочению обратных связей в силу непрекращающейся иррадиации возбуждения из двигательного участка и других элементов поступательных временных связей по существующим обратным связям к очагу инди-

видуального раздражения. Значит, с каждым повторением индивидуального раздражения, без комбинации с основным раздражением, обратные связи должны становиться все сильнее и сильнее сравнительно с поступательными связями. Поэтому при угасании рефлекса возбуждение из конечных пунктов (двигательной и секреторной области) все сильнее иррадирует в обратные связи, и, согласно закону сопряженной иррадиации возбуждения, все меньше распространяется в подкорковые отделы к координирующим аппаратам. Следовательно, при угасании мы имеем такую же картину взаимодействия поступательных и обратных связей, какая имеет место в недействительной фазе запаздывающего или последовательного рефлекса. Таким образом, первичное глубокое угасание рефлекса в связи с многократным повторением индивидуального раздражения без сочетания с основным, должно быть, является результатом непреходящего ослабления поступательных связей, с одной стороны, и усиления обратных, с другой.

Следует отметить, что такое изменение временных связей должно наблюдаться только при многократном угашении рефлекса подряд в течение многих дней, т. е. при глубоком непреходящем угасании. Разовое угасание в течение одного дня как при однократном длительном раздражении, так при повторных раздражениях короткой продолжительности обычно проходит бесследно для временных связей. Значит, первичное разовое угасание в течение одного дня не обуславливается расстройством самого механизма поступательных связей и усиленным развитием обратных связей.

Мы выше показали, на основании определенных фактов, что при угасании старого хорошо укрепленного рефлекса двигательный или секреторный участок коры действительно утомляется. Точно также на основании определенных фактов можно доказать, что временные связи утомляются, и что даже это утомление наступает раньше двигательного или секреторного участка. Именно, если путем быстрого повторения угасить один рефлекс, то другой однородный рефлекс, как большой, так и малой устойчивости не испытывает угасания. Это наблюдалось в моих опытах с большим постоянством. Очевидно, в этом случае рефлекс угасает главным образом вследствие утомления поступательных временных связей, при отсутствии более или менее

значительного утомления в двигательном участке, конечном пункте этих связей, общем для данных однородных рефлексов.

Итак, первичное разовое угасание индивидуального рефлекса при быстром повторении последнего в течении одного опыта обуславливается утомлением, с одной стороны, конечного пункта поступательных связей, т. е. двигательного или секреторного участка коры, а с другой, самых поступательных связей.

С установленной точки зрения легко объяснить целый ряд фактов, связанных с угасанием.

1. Угасание более старого и более устойчивого рефлекса происходит после большего ряда повторений индивидуального раздражения, чем менее устойчивого, более молодого рефлекса. Чем моложе индивидуальный рефлекс, тем хуже развиты соответствующие поступательные связи и потому тем скорее расстраиваются они под влиянием утомления.

2. Если имеется несколько однородных рефлексов разных возрастов и разной прочности, то угашение более старого и устойчивого рефлекса ведет ко вторичному угасанию более молодого и менее устойчивого, но не наоборот. Угасание последнего рефлекса приводит в лучшем случае лишь к ослаблению первого (Эльяссон). Происходит это от того, что при угасании старого устойчивого рефлекса конечный пункт временных связей — двигательный участок — производит больше работы и подобно с этим он испытывает больше утомлений, чем это было бы при угасании молодого, неустойчивого рефлекса. Отсюда понятно, что угасание молодого рефлекса не может отозваться на течении старого рефлекса. Угасание же последнего неминуемо должно повлиять на первый рефлекс.

3. При глубоком угасании старого рефлекса более или менее угасает вторично всякий другой однородный рефлекс самых разных возрастов и прочностей. Но, конечно, тем скорее угасает вторично рефлекс, чем он слабее. Вторичное угасание рефлексов в таких случаях не может быть обусловлено только утомлением общего для них конечного пункта поступательных путей, т. е. двигательного участка. Существенная роль должна принадлежать усилившимся при первичном угасании рефлекса обратным связям. Возбуждение из конечного пункта в каждом индивидуальном рефлексе будет распространяться, главным обра-

зом, по этим обратным связям, и, сообразно с этим, согласно закону сопряженной иррадиации возбуждения, оно будет распространяться к подкорковым координирующим аппаратам в слабой степени. Если же менее прочный рефлекс вторично угасает раньше или легче более прочного, то это должно происходить от того, что иррадиация возбуждения по обратным связям тем сильнее влияет на внешний эффект, чем слабее было возбуждение конечного пункта.

4. Если имеется наряду с весьма прочными устойчивыми рефлексами еще один очень мало устойчивый однородный рефлекс, то, при процессе угасания устойчивого рефлекса, этот мало прочный рефлекс вторично угасает раньше угасания первично-угашаемого. Это наблюдалось в моих опытах со световым рефлексом. При угашении прочных рефлексов на звук 200 и на метроном, этот световой, весьма непрочный рефлекс через некоторое время обнаружил более глубокое угашение, чем первично-угашаемые рефлексы. Это происходит от того, что то относительное утомление конечного пункта, которое наступает еще до полного угасания первично-угашаемых рефлексов, оказывается достаточным, чтобы сделать этот конечный пункт неспособным к действию от слабых возбуждений, идущих через слабо развитую временную связь мало устойчивого рефлекса.

5. Угасание одного рефлекса не влияет на другой рефлекс, если они являются разнородными, т. е. если у них разные конечные пункты (Бабкин 29, Зеленый 194, Кашеринова 227 и др.). С установленной точки зрения и это вполне понятно. Раз между рефлекторными дугами данных рефлексов нет ничего общего, то ни утомление конечного пункта поступательных связей, ни развитие обратных связей в дуге одного рефлекса не могут сказаться на деятельности дуги другого разнородного рефлекса.

В последнее время Михельсон и Юрман наблюдали, что острое угашение одного индивидуального пищевого рефлекса ведет за собой вторичное угашение не только однородных, но и разнородных рефлексов, в смысле некоторого ослабления последних. Даже угашение ориентировочного рефлекса на индифферентный в пищевом отношении раздражитель вызывало, как правило, некоторое ослабление разных пищевых индивидуальных рефлексов. Дело в том, что Михельсон и Юрман работали со сравнительно молодыми, еще неспециализированными рефлексами. Судя по протоколам число сочетаний было для разных рефлексов разное, но в общем малое для хорошего укрепления слюнных рефлексов: 404, 456, 299, 240, 187, 140, 147, 71. Как известно

если образовать один рефлекс сначала на одно пищевое вещество, а потом перейти к образованию другого на другое пищевое вещество, то по качеству слюны во втором рефлексе оказывается такой же, как в первом. Это устанавливается специальным анализом состава слюны. Но авторы не делали этого анализа. Поэтому весьма возможно, что в означенных опытах авторы имели дело скорее с однородными, чем с разнородными рефлексам, а следовательно и взаимодействие между ними должно быть такое же, как между однородными. Что угашение ориентировочной реакции на необычный раздражитель могло также привести к некоторому частичному угашению пищевых рефлексов, то это также ничуть не свидетельствует в пользу вторичного угашения разнородных рефлексов; собаки приходили, как говорят авторы, от этих раздражений в сонливое состояние. А это, конечно, должно было повлиять на величину вообще индивидуальных рефлексов в смысле ослабления.

6. Индивидуальное раздражение с угасшим рефлексом может благоприятствовать наступлению однородного рефлекса на другое раздражение. Это особенно хорошо выступало, когда оба рефлекса были угашены быстро друг за другом. В отдельности каждое из этих раздражений не дает рефлекса, а вместе при одновременном действии они его вызывают. Нужно иметь в виду, что каждое из индивидуальных раздражений, действуя субминимально на конечный, двигательный пункт, должно повышать возбудимость последнего, хотя бы и в слабой степени. Поэтому вполне естественно, что общий конечный пункт производит эффект, когда он находится под действием субминимальных возбуждений со стороны двух временных связей. Характерно, что, если было произведено угашение трех рефлексов, то при дальнейшем повторении соответствующих раздражений в конце концов два раздражения вместе в любой комбинации перестают вызывать рефлекс. Но оказывается, что в это время все три раздражения вместе еще способны производить рефлекс, как это показано на рис. 47. Здесь, конечно, все дело заключается в том, что при повторении раздражения с угасшим рефлексом возбуждение рефлекторной дуги становится все слабее и слабее. Теперь конечный пункт в состоянии дать эффект только при одновременном действии трех временных связей.

7. Угашающее действие одного угашенного рефлекса на другой однородный рефлекс через разные промежутки времени.

В заключение данного отдела и как бы для проверки всех его основных теоретических выводов, я попытаюсь дать

объяснение одному сложному явлению, которое приводится Павловым, как наилучшее свидетельство тормозящей природы угасания. Если после угасания слюнного рефлекса на индивидуальное раздражение одного кожного участка исследовать состояние другого однородного рефлекса на индивидуальное раздражение соседнего участка кожи через разные промежутки времени, то обнаруживается такое постепенное изменение второго рефлекса. Если второй участок раздражается сейчас же после первого участка, то рефлекс наступает в полной мере (Коган 230 и др.) или он будет немного ослаблен. То же бывает, если второй участок раздражается одновременно с первым (Подкопаев 335). Когда же он раздражается спустя некоторый очень короткий промежуток времени после первого, рефлекс испытывает очень небольшое ослабление; спустя больше времени это ослабление выступает сильнее и тем сильнее, чем больше промежуток. При некотором большом промежутке времени, данный рефлекс исчезает совершенно. А более позднее раздражение второго участка, при дальнейшем удлинении промежутка, снова дает рефлекс, сначала в слабой мере, а затем в полной (Коган и др.)

Наряду с этим был установлен еще следующий факт. После угасания рефлекса с данного кожного участка полное вторичное угашение рефлекса с другого участка наступает тем скорее, чем ближе лежит этот участок к первично-угашенному участку. Наоборот, стадия полного угашения в отдаленных участках проходит скорее, чем в ближайших (Коган). Нужно иметь в виду, что в этих опытах рефлекс на кожно-механическое раздражение являлся искусственно-генерализованным, благодаря тому, что раздражение разных кожных участков сочеталось с одним и тем же вкусовым раздражением. Эта генерализация удерживалась в течение всей работы, значит, по целым месяцам. Поэтому в коре не могли образоваться определенные, точно фиксированные временные связи. Не может быть сомнения в том, что существуют многочисленные временные связи между многочисленными участками кожной воспринимающей области коры с одной стороны, и вкусовой воспринимающей областью и слюнным секреторным аппаратом коры с другой. Аналогичное явление было замечено в отношении однородных звуковых рефлек-

сов при угасании одного из них (Иванов-Смоленский 213).

Как указывалось выше, генерализованное состояние кожного слюнного рефлекса устанавливалось искусственно путем сочетания раздражения целого ряда кожных участков с основным раздражением. По этой причине возбудимость всей кожной воспринимающей области коры была в значительной мере повышена. От этого всякий раз кожное раздражение угашаемого рефлекса должно было возбуждать всю кожную воспринимающую область коры в силу иррадиации возбуждения, а через это приводить в действие весь обобщенный механизм временных связей. Но это иррадированное возбуждение в каждом данном участке кожной воспринимающей области должно быть тем больше, чем ближе или чем интимнее связь его с первично-возбужденным очагом. Значит, при раздражении одного кожного участка слюнный рефлекс должен был наступить не только через соответствующую временную связь, но и через все те временные связи, которые возбуждаются вторично путем иррадиации возбуждения из первично-возбужденного коркового участка. Сообразно с этим, при угасании рефлекса от одного участка кожи рефлекс должен был угаснуть и на раздражение других участков. И конечно, это вторичное угасание должно было произойти тем глубже, чем ближе был соответствующий корковый участок к первично-возбужденному, т. е. чем сильнее он подвергался влиянию иррадируемого возбуждения.

Далее, как указывалось выше, первичное угасание слабых рефлексов обуславливается, главным образом, утомлением временных связей. Конечный же пункт, в данном случае вкусово-секреторный, не должен являться утомленным. Наоборот, последний в период раздражения испытывает некоторое субминимальное возбуждение и, сообразно с этим, в конечном пункте как в период раздражения, так и некоторое время после него возбудимость должна являться повышенной. Вследствие этого, если угасить слюнный рефлекс раздражением одного кожного участка, раздражение другого, нового участка сейчас после угашения первого может дать полный рефлекс, несмотря на то, что оно действует через утомленную временную связь. Вызываемое им небольшое возбуждение временных связей может оказаться деятельным в отношении к конечному секреторному участку коры, где возбудимость была перед этим повышена. Но

повышенная возбудимость секреторного участка коры с течением времени постепенно проходит, и по видимому скорее, чем утомление, вызванное во временных путях. Сообразно с этим, более позднее раздражение другого участка должно вызывать более слабый рефлекс, тем слабее, чем позднее было второе раздражение. Понятно, с понижением возбудимости в секреторном участке сначала перестает вызывать рефлекс раздражение более близких кожных участков, ибо они производят его через более расстроенные, а значит и через менее возбуждаемые временные связи; и затем перестают давать рефлекс дальнейшие участки через менее утомленные, более возбуждаемые пути. Полное вторичное угашение в каждом данном участке будет продолжаться до тех пор, пока утомление временной связи, с своей стороны, не начнет проходить. А так как в более утомленных временных путях утомление должно исчезнуть позднее, чем в менее утомленных, то и стадия полного вторичного угашения должна проходить для рефлексов от ближайших кожных участков позднее, чем от дальнейших.

8. В ы в о д ы.

1. Характерные черты разового угасания положительного индивидуального рефлекса, наблюдаемого при быстром его повторении друг за другом или при его продолжительном действии, не представляют собою ничего специфичного для корковой, индивидуальной деятельности центральной нервной системы. Они в одинаковой мере свойственны прирожденной, некорковой деятельности последней.

2. В этих условиях угасание индивидуального рефлекса, подобно аналогичным явлениям в области прирожденных некорковых рефлексов, обуславливается утомлением ц. н. с., а именно, с одной стороны, утомлением механизма поступательных временных связей, а с другой, утомлением конечных пунктов их — двигательных и секреторных участков.

3. Глубокое, не проходящее угасание индивидуального рефлекса, которое наблюдается при его долгом повторении, зависит главным образом от расстройства поступательных временных связей и усиленного развития обратных. Вот это изменение механизма временных связей при его долгой повторной работе является одной из характерных, качественных особенностей индивидуально-приобретенной деятельности.

4. Вторичное, быстро-проходящее в связи с отдыхом, угасание однородного рефлекса, главным образом, обуславливается утомлением общих конечных пунктов поступательных связей, а вторичное непроходящее угасание такого рефлекса зависит, главным образом, от отрицательного действия обратных связей первично-угасшего рефлекса на деятельность этих конечных пунктов.

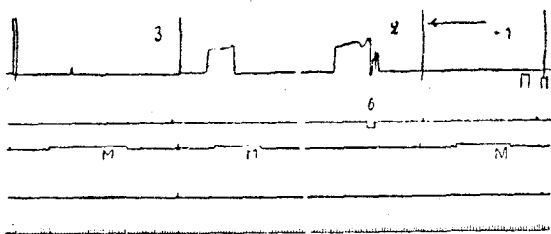
XI. Происхождение восстановления индивидуально-приобретенных рефлексов.

1. Об оживлении угасшего индивидуального рефлекса путем одного основного раздражения.

Как это указывалось в предыдущем отделе, после угасания всех однородных рефлексов достаточно произвести одно основное раздражение, чтобы вызвать их восстановление. Так, в одном опыте, после угашения рефлексов на правой передней ноге электрическое раздражение последней производило временное оживление угасших индивидуальных рефлексов, причем это оживление проявлялось тем рельефнее, чем сильнее было раздражение. Так, при слабом раздражении, вызывающем изолированный эффект на раздражаемой передней ноге, восстановление получалось только на короткое время, всего на 1—2 минуты, да и то не всегда (см. рис. 48). Раз было применено слабое раздражение 9 раз подряд в течение 32 мин., и несмотря на наличие эффекта на передней ноге при каждом раздражении — восстановление рефлекса не наблюдалось.

Восстановление удерживалось более продолжительное время после сильных электрических раздражений, на которые животное реагирует бурным общим движением и стоном. Это восстановление каждый раз удерживается 5—10 мин. и нередко дольше. Так, напр., на рис. 49 дается одно такое восстановление рефлекса после двух сильных электрических раздражений. Последнее из них приводится на рисунке (оп. 1), а первое произведено на 3 мин. раньше. Характерно при этом, что восстановление в таких случаях замечается не сейчас после раздражения, а спустя некоторое время после него. Это объясняется тем, что сейчас после раздражения возбудимость коры вообще повышена в такой мере, что ввиду расстройства временных связей

возбуждение скорее рассеивается по коре, чем идет по путям временных связей, как это характерно для начального периода образования индивидуального рефлекса.



Фиг. 48. „Боб“. 3. III. 1917. Оживление угасшего индивидуального рефлекса на передней ноге на стук метронома после электрического раздражения названной ноги. В оп. 1 индивидуальный раздражитель (метроном) не дает рефлекса. В оп. 2 спустя 3 мин. приложено слабое электрическое раздражение и по окончании эффекта через 24 сек. метроном вызывает рефлекс. Через 2 мин. метроном производит ничтожный эффект.

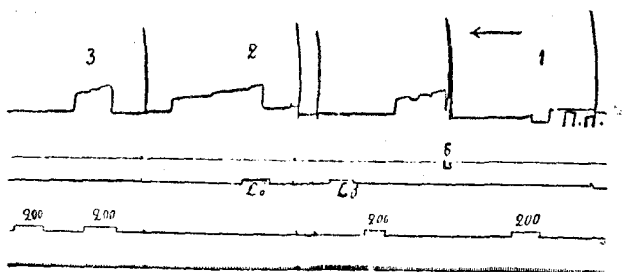


Рис. 49. „Боб“. 1. III. 1917. Оживление угасших индивидуальных рефлексов правой передней ноги на звук 200 к. в сек. и на свет электрической лампы после электрического раздражения названной ноги. В оп. 1 индивидуальное звучание 200 к. (нижний сигнал) не дает рефлекса ни до электрического раздражения, ни сейчас после него. Не дает его и индивидуальный раздражитель — свет. Но свет дает его спустя 3 мин. (оп. 2), а звук 200 — через 6 мин.

В одном случае, после угасания всех рефлексов, сильное электрическое раздражение было применено 8 раз подряд в течение 45 мин.; рефлексы в этот день восстановились, но на другой день все они по-прежнему отсутствовали. Характерно, что для этого временного восстановления рефлекса совершенно

не необходимо раздражение правой передней ноги. То же получается, если раздражать другую переднюю ногу или одну из задних. При этом только требуется, чтобы реакция на каждое из этих раздражений являлась разлитой, общей.

Из приведенных наблюдений можно сделать два таких фактических вывода:

а) Изолированное возбуждение коркового кожно-двигательного аппарата правой передней ноги, входящего в дугу угасшего рефлекса, крайне слабо благоприятствует восстановлению угасшего рефлекса.

б) Общее возбуждение коры больших полушарий в связи с сильным электрическим раздражением производит более значительное восстановление рефлекса, но последнее все-таки удерживается лишь на несколько минут и никогда не сохраняется до следующего дня.

Из этих фактов, мне кажется, ясно видно, что восстановление угасшего рефлекса под влиянием предшествующего электрического раздражения происходит не путем возрождения временных связей, а всего только благодаря повышению возбудимости в корковых двигательных участках, а также в других корковых элементах рефлекторной дуги. Отсюда мы заключаем, что оживление рефлекса, наблюдаемое вообще под влиянием предшествующего возбуждения коры, не может быть признано настоящим подлинным восстановлением.

Явление восстановления угасшего слюнного рефлекса под влиянием того или другого раздражения, которое вызывает слюнный рефлекс, было изучено впервые Бабкиным (29), потом Болдыревым (110—111), Зеленым (194), Эльясоном и др. В результате этих исследований было установлено, что восстановление происходит всегда на некоторое время, а именно, на несколько минут (Завадский), и что при глубоком угасании слюнного рефлекса под влиянием ряда повторных угасаний полное восстановление не может быть достигнуто даже после многократного ротового раздражения (Перельцайтг).

Что касается объяснения, то в первое время оно было того же рода, как оно дается мною. Так, Павлов в 1903 г. объясняет данное оживление угасшего индивидуального рефлекса повышенном возбудимости в центре слюнных желез. „Мы можем принять, говорит Павлов, что благодаря прямому рефлексу (основное раздражение—И. Б.) раздражимость центра слюнных желез повышается и более слабое раздражение, действие объекта на расстояние (вид и запах пищи—И. Б.) вновь приобре-

тает способность к действию“ (293). Автор подтверждает это объяснение соответствующими наблюдениями Толочнинова. Это же объяснение выдвигается Бабининым в 1904 г. „Благодаря новому периферическому раздражению система центров как бы заряжается и становится вновь способной к действию“ (29). При этом автор имеет в виду не только слюнной центр, но и корковый вкусовой центр. Следовательно, у Бабина, как и у меня, речь идет о повышении возбудимости в конечных корковых пунктах временных связей. Впоследствии еще Перельцайг (в 1907 г.) обращается к этому объяснению наблюдаемого им оживления угасшего рефлекса с помощью соответствующего вкусового раздражения. Но начиная с Завадского (в 1908 г.), который установил точку зрения на угасание, как на внутреннее торможение, все авторы рассматривают оживление угасшего индивидуального рефлекса под влиянием основного рефлекса, как растормаживание угасательного торможения (Былина и др.)

2. Оживление рефлекса путем вызова другого однородного рефлекса или путем постороннего необычного раздражения.

После неглубокого угасания индивидуального рефлекса, как это обычно бывает при остром угасании в течении одного опытного дня, рефлекс может быть временно оживлен, если вызвать сильный однородный рефлекс. Вскоре после этого угасший рефлекс вновь может быть вызван хотя бы один раз. Так, после угасания двух однородных рефлексов на звук 200 к. в 1 сек. и на метроном, индивидуальный раздражитель — свет еще вызывал однородный рефлекс. В этот период работы я имел возможность убедиться, что индивидуальные раздражители — метроном и звук 200 к. в 1 сек. производили рефлекс сейчас после светового рефлекса, т. е. мы наблюдали факт, известный еще Бабину (29) (см. рис. 50).

Точно то же наблюдается после сильного необычного раздражения, вызвавшего значительную ориентировочную реакцию. Когда необычное раздражение перестает давать сильную ориентировочную реакцию, тогда перестает влиять и на угасший рефлекс. Для иллюстрации смотри рис. 47. Опыт записан, когда были угашены три однородных рефлекса. Рефлекс вызывался только при одновременном применении всех трех соответствующих раздражений, но, когда был произведен сильный стук в дверь в комнату собаки, то вскоре после этого достаточно совместного действия двух раздражителей, чтобы вызвать рефлекс.

Происхождение этого явления всецело обуславливается общим повышением возбудимости в коре большого мозга. При вызывании однородного рефлекса возбудимость повышается как во временных связях, так и в общем для них конечном двигательном пункте большого мозга. Вследствие этого последующее раздражение с угасшим рефлексом может дать значительный эффект. То слабое возбуждение, которое в период угасания было [не-

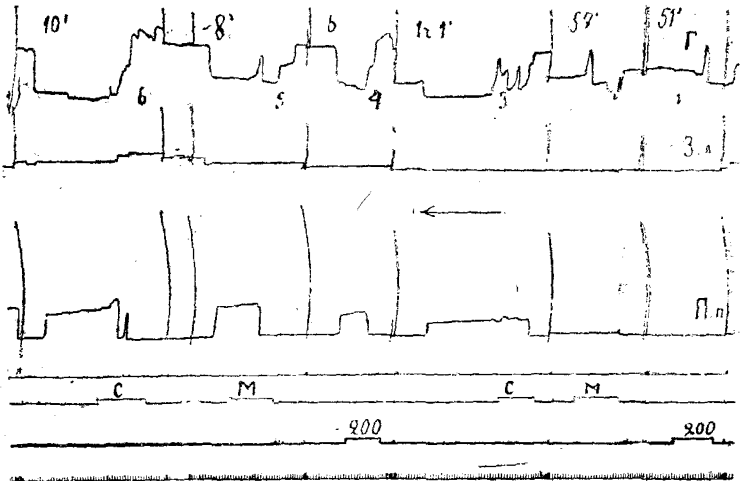


Рис. 50. „Боб“ 7. III. 1917. Оживление угасших рефлексов на звук 200 к. в 1 сек. и на метроном после вызова сильного индивидуального рефлекса на свет электрической лампы. В начале опытного дня рефлексы на звуки 200 к. в 1 сек. и на метроном были окончательно угашены, путем систематического их повторения в течении предыдущих дней без единого подкрепления основным раздражением. Первая проба их (оп. 1 и 2) не дает рефлекса на ногах; есть лишь ориентировочная реакция на голове. Но после света (оп. 3), который дал сильный эффект, звук 200 (оп. 4) и метроном (оп. 5) также дают рефлексы. Последняя проба света (оп. 6) опять дает сильный эффект. Промежутки между опытами 2—4 мин-

достаточно для вызова активного состояния в конечном двигательном участке, теперь в состоянии вызвать его здесь. При необычном раздражении возбудимость повышается вообще в коре и прежде всего в двигательных участках, которые участвовали в двигательной реакции на необычное раздражение. Возбудимость между прочим должна была повыситься и в конечном двигательном участке угасшего рефлекса. А потому пока

эта повышенная возбудимость держится здесь, индивидуальный сигнал будет в состоянии вновь вызвать угасший рефлекс.

Ученики Павлова, как, например, в самое последнее время Подкопаев (338), представляют все дело, как „растормаживание угасательного торможения“. Значит, необычное раздражение — „гаснущий тормоз“ производит „расторжение угасательного торможения“.

3. Восстановление угасшего индивидуального рефлекса путем отдыха.

Действительное восстановление угашенного рефлекса происходит прежде всего в связи с отдыхом. Чем глубже угасание, тем дольше должен быть отдых для более или менее значительного восстановления рефлекса (Бабкин 29, Кашеринова 227, Перельцвайг 323 и др.). При некотором глубоком угасании восстановление рефлекса таким путем не может являться полным, как бы долго не длился отдых. Это выражается в том, что рефлекс обнаруживает меньше устойчивости к новому угасанию, чем раньше. А после ряда повторных угасаний, понятно, без промежуточных сочетаний с основным раздражением, восстановление рефлекса ничтожное и даже может отсутствовать. Отсюда можно заключить, что то изменение, которое вызывается во временных связях при некотором глубоком угасании рефлекса, с течением времени несколько проходит, но никогда не исчезает полностью.

В противоположность первично-угашенному рефлексу, вторично-угашенный однородный рефлекс восстанавливается не только очень скоро — в течение нескольких секунд, но и более или менее полно. В этом восстановлении, понятно, сама временная связь вторично-угашенного рефлекса не должна играть роли. Как указывалось выше, вторичное быстро-проходящее угашение было обусловлено утомлением конечных общих пунктов того и другого рефлекса. Следовательно, и восстановление такого вторично-угашенного рефлекса должно было происходить быстро и полно, ибо утомление конечных пунктов временных путей, подобно локальному утомлению каких-либо элементов прирожденной рефлекторной дуги, должно проходить при нормальном обмене веществ очень быстро и полностью.

Восстановление же вторично-угашенного рефлекса, угасшего при глубоком угасании старого рефлекса, благодаря раз-

витию обратных временных связей, не может происходить просто от повышения возбудимости конечных пунктов поступательных временных связей. Вторично-угашенный рефлекс может восстанавливаться только в том случае, если возбудимость обратных связей понизилась в достаточной мере в связи с отдыхом, т. е. спустя некоторое время после применения первично-угашенного рефлекса. Однако возможно, что возбудимость этих связей все время будет значительно повышенной, а потому вторичное угашение окажется непроходящим. В таких случаях восстановление вторично-угашенного рефлекса не может произойти без сочетания первично-угашенного рефлекса с основным раздражением. Только после усиления соотв. поступательных связей под влиянием сочетания с основным раздражением произойдет действительное восстановление вторично-угашенного рефлекса.

Явление быстрого восстановления вторично-угашенных рефлексов в связи с отдыхом хорошо известно в лаборатории Павлова. Но оно изучалось систематически в тот период, когда угашение рассматривалось как „внутреннее торможение“. Как уже указывалось, это торможение авторы локализируют в „анализаторе“ индивидуального раздражения, а вторичное угашение данного рефлекса они представляют как результат иррадиации этого торможения на „анализатор“ индивидуального раздражения последнего рефлекса (Горн, Дегтярева). С этой точки зрения более легкое восстановление вторично-угашенных рефлексов представляется в таком виде: по учению школы Павлова, за иррадиацией торможения следует концентрация, т. е. обратное стягивание торможения к своему первоначальному очагу, а потому все другие „анализаторы“ должны скорее освободиться от этого торможения, чем „анализатор“ индивидуального раздражения первично-угашенного рефлекса. В пределах же последнего „анализатора“, понятно, освобождение самого очага индивидуального раздражения от торможения должно происходить позднее, чем всех других участков того же „анализатора“. Это теоретическое представление, кроме своей чрезвычайной искусственности и гипотетичности, имеет еще тот недостаток, что оно совершенно не учитывает того обстоятельства, что после многодневной работы с угашением рефлекс угасает вторично почти окончательно, значит, внутреннее торможение, раз возникнув, может удержаться целые дни и месяцы, а то и на всю жизнь!

4. Восстановление угасшего индивидуального рефлекса путем сочетания с основным раздражением.

Полное восстановление угасшего рефлекса происходит только путем сочетания индивидуального раздражения с основ-

ным, с помощью которого был образован данный рефлекс. Восстановление рефлекса при этом условии происходит быстро, но все-таки не сразу. Устойчивость рефлекса возрастает с каждым новым сочетанием. Чем глубже было угасание, тем больше сочетаний требуется для полного восстановления (Кашеринова). Характерно, что сочетание одного рефлекса ведет лишь к восстановлению данного рефлекса, но не других, также угашенных рефлексов. Мною было замечено, что после каждого сочетания или в особенности после ряда быстро следующих сочетаний одного индивидуального рефлекса с основным раздражением и другие индивидуальные рефлексы начинают вызываться, но восстановление последних очень неустойчивое и наблюдается лишь на короткое время — в течение нескольких минут — совершенно как после применения основного раздражения в отдельности. Сочетанный же рефлекс приобретает большую устойчивость и может вызываться подряд при быстром повторении индивидуального раздражения. Более того, что наиболее характерно, он передается на следующий день почти без ослабления. Для иллюстрации приведу несколько фактов из собственных опытов на „Бобе“. 6-го марта, на четвертый день после угасания всех трех однородных рефлексов (восьмой день от начала работы с угасанием), я впервые стал сочетать с электрическим раздражением свет, который до работы с угасанием производил наименее устойчивый рефлекс. Было произведено всего 14 сочетаний. После восьми сочетаний все обычные раздражители производили рефлекс. Но вскоре все несочетанные перестали вызывать рефлекс. Так, звук 200 к. вызвал рефлекс в последний раз спустя 12 мин. после последнего сочетания. Восстановление же рефлекса на свет было длительное. Он производил, как в этот день, так и на следующий сильный рефлекс.

Несколько дней спустя — 11 марта, было сделано сочетание метронома с электрическим раздражением. Всего было четыре сочетания. Из них три подряд в течение 15 мин. После этого трехкратного сочетания рефлекс на метроном оживился очень сильно. Спустя 22 мин. после последнего сочетания я стал угашать его путем быстрого повторения стука метронома с промежутком от конца предыдущего эффекта до начала следующего раздражения около 10—20 сек. Рефлекс вызывался подряд 9 раз в течение 7 минут. Рефлекс передался и на сле-

дующий день, когда он был вызван 8 раз подряд при тех же условиях. Рефлекс на звук 200 к. тоже оживился, как и следовало ожидать, но удержался не дольше 20—25 мин. На следующий день этот рефлекс не вызывался (см. рис. 51 и 52).

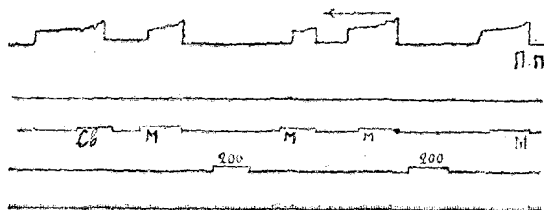


Рис. 51. „Боб“. 11. III. 1917. Восстановление угасших однородных рефлексов на звук 200 к. в 1 сек., на метроном и на свет после сочетания метронома и света с электрическим раздражением. Запись начинается спустя 24 мин. после последнего электрического раздражения. До первого метрономного рефлекса, который приведен на фигуре, тот же рефлекс вызывался пять раз. На этой фигуре метроном и свет производят рефлекс каждый раз, а звук 200 к., который после угасания ни разу не сочетался, не даст эффекта.

Восстановление рефлекса на метроном после четырехкратного сочетания за день все-таки не было полным. Устойчивость рефлекса была меньше, чем до опытов с угасанием. Раньше он вызывался в течение одного опыта подряд 17 раз без сочетания с электрическим раздражением, а теперь самое большее 8—9 раз.

Рефлекс на звук 200 к. был впервые подкреплён на 15-й день (12 марта) от начала работы с угасанием этого рефлекса в конце опытного дня. Всего было 3 подкрепления. Рефлекс восстановился в значительной мере и мог быть повторяем раз за разом без угасания. Но степень устойчивости за окончанием опытного дня не была прослежена в этот день. На следующий день не было опытов. А через день (14 марта) звук 200 вызвал рефлекс в начале дня. Таким образом, рефлекс оказался довольно-таки восстановленным, раз после трехкратного сочетания он перешел на третий день. Но устойчивость этого рефлекса 14-го марта оказалась малой. Он угасал после двух быстро следующих звучаний. В этот момент он был менее устойчив, чем рефлекс на метроном. Это несомненно указывает на слабое еще восстановление временной связи. В этот день звук 200 был под-

креплен еще 4 раза; от этого устойчивость рефлекса значительно повысилась: он вызывался подряд 4—5 раз. На следующий день — 15 марта, после еще одного подкрепления, рефлекс был вызван подряд 6 раз.

Из моих наблюдений ясно видно, что восстановление угасшего индивидуального двигательного рефлекса путем сочетания с электрическим раздражением характерно отличается от того, что наблюдается при оживлении рефлекса от электрического раздражения в отдельности. В последнем случае оживление рефлекса общее и наблюдается лишь на короткое время без передачи на другой день, в первом же случае — кроме этого общего явления наблюдается еще действительное восстановление сочетаемого рефлекса. Последнее характерно выражается в том, что он становится устойчивым: не угасает при быстром повторении без сочетания с основным раздражением и передается в следующие дни без ослабления.

Восстановление угасшего рефлекса путем сочетания с основным раздражением несомненно представляет собой обратный процесс сравнительно с первичным угасанием рефлекса. Оно несомненно основывается на восстановлении ослабленных поступательных временных связей, ибо, как мы показали, более или менее полное угасание рефлекса связано с некоторыми изменениями, вызываемыми продолжительной односторонней деятельностью в механизме этих связей. Поэтому можно утверждать, что восстановление есть процесс, совершенно подобный новообразованию рефлекса. Иначе говоря, восстановление угасшего рефлекса путем сочетания с соответствующим основным раздражением обозначает новое морфологическое и функциональное развитие поступательных временных связей до нормы, бывшей до угасания. Само собою разумеется, при восстановлении поступательных временных связей угасшего рефлекса дело идет не об устраниии в них утомления, произведенного в период угасания. Как бы сильно ни было утомление, оно не может продолжаться после угасания целые дни и притом на совершенно нормальном животном: оно должно проходить в течение нескольких минут и самое большее в течение нескольких часов. Это, напр., хорошо известно по работам на спинно-мозговых животных.

Восстановление угашенного рефлекса путем сочетания с основным раздражением происходит быстрее, чем образование

нового однородного рефлекса. Естественно поэтому, что восстановление не сопровождается генерализацией рефлекса. В момент восстановления угашенного рефлекса близкие дифференцированные раздражения не только не дают положительного эффекта, но даже оказывают на восстановленный рефлекс такое же отрицательное действие, как до угашения. Так, на рисунке 52 дается период работы с восстановлением рефлекса на звук 200 к. в 1 сек. на „Бобе“ (14 марта). Как указывалось выше, этот рефлекс был угашен вместе с однородным метрономным рефлексом в течении предыдущих дней и только за три дня раньше (11 марта) он подкреплялся всего три раза. Рефлекс восстановился тогда частично; он был не устойчив. Теперь он вновь подкрепляется подряд три раза. И вот, после этого подкрепления звук 200 к. регулярно дает рефлекс; дифференцированный же звук 300 к. в 1 сек. не дает своего рефлекса, и устраняет рефлекс на звук 200 к. Он был испытан и до подкрепления, именно по отношению к метрономному рефлексу и оказал значительное отрицательное действие (рис. 52).

Из этих опытов следует, что дифференцированные раздражители не теряют свойства отрицательного раздражителя, как во время хронического угашения рефлекса, так и в момент его восстановления путем подкрепления основным раздражением.

В случае глубокого угашения старого и прочного рефлекса мы отметили в предыдущем отделе усиленное развитие обратных связей параллельно с ослаблением поступательных. Но, конечно, после восстановления последних путем сочетания с основным раздражением усиленная деятельность обратных связей будет иметь место каждый раз во время индивидуального рефлекса. Но вследствие сильного возбуждения коркового двигательного центра через поступательные связи, деятельность обратных связей не будет в состоянии устранить в полной мере распространение возбуждения из этого центра к рабочему органу и тем помешать наступлению периферического двигательного эффекта.

Итак, восстановление глубоко-угашенного индивидуального рефлекса в связи с сочетанием с основным раздражением обуславливается не устранением утомления во временных связях, а

новым функциональным и морфологическим развитием поступательных временных связей.

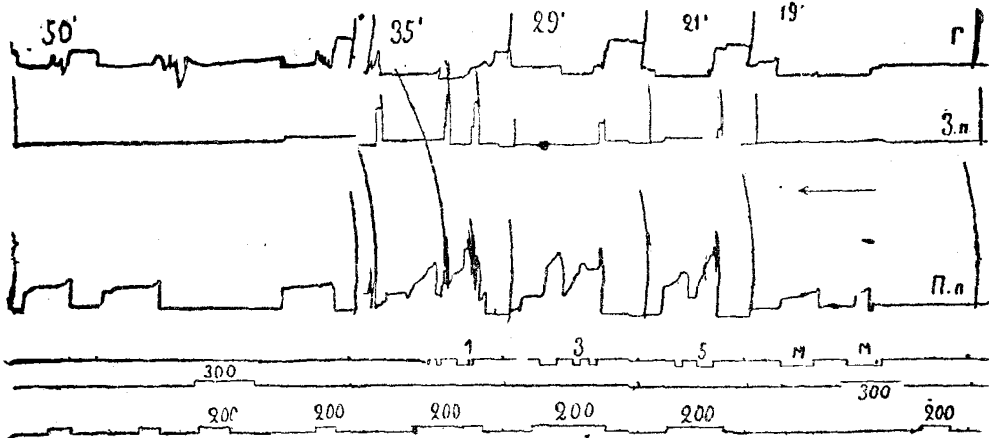


Рис. 52. „Боб“. 14. III. 1917. Восстановление угашенного индивидуального рефлекса на правой передней ноге на звук тонв. Штерна 200 к. в 1 сек. В оп. 1 дается сначала проба звука 200 к., который эффекта не дает, затем влияние дифференцированного звука тонвариатора Штерна 300 к. на метрономный рефлекс. Последний был слабее, чем потом в отдельности. В оп. 2, 3 и 4 происходит подкрепление звука 200 к. В 3 сочетания он уже дает рефлекс. Оп. 5 записан спустя 14 мин. после подкреплений. Здесь звук 200 к. повторялся друг за другом четыре раза, один раз во время звука 300 к. В последнем случае звук 200 к. не дал рефлекса, в остальных случаях он дал его.

В лаб. Павлова восстановление слюнного индивидуального рефлекса путем обычного сочетания с ротовым раздражением в первое время понимали в том же смысле, как и оживление рефлекса под влиянием одного ротового раздражения, без сочетания с индивидуальным раздражением. Начиная с Бабкина 1904 г. до Кашериной 1908 г. это мнение, видимо, являлось господствующим. Но потом, когда Завадский в 1908 г. установил тот взгляд на угасание, что, мол, последнее является внутренним торможением, было выдвинуто новое объяснение, что всякое восстановление есть „расторжение угасательного торможения“. Более детальное рассмотрение различий в восстановлении угасшего рефлекса от одного ротового раздражения и путем сочетания его с индивидуальным раздражением, поскольку мне известно, еще не производилось. Так как „угасательное торможение“ локализуется в „анализаторе“ индивидуального раздражения, то понятно, по мнению авторов, восстановление должно быть обусловлено прекращением торможения в этом „анализаторе“.

Но замечательно, что в переходный период, когда представления Бабкина казались неудовлетворительными, а нового взгляда еще не было, Перельца и Гайг (1907) высказался насчет того и другого восстановления в общем довольно близко к моему пониманию. Именно, он считает оживление рефлекса от одного раздражения ротовой полости как результат повышения возбудимости „ротового центра“, который воспринимает раздражения ротовой полости, иначе говоря, конечного пункта временных связей пищевого индивидуального рефлекса. Восстановление же рефлекса в силу сочетания с ротовым раздражением он признает за новообразование рефлекса, за результат восстановления нарушенной угасанием временной связи. Конечно, все это говорится в виде догадок, ибо автор не анализирует самого механизма угасания, не устанавливает определенной точки зрения на условия, которые должны были вызвать расстройство временной связи. Автор подошел к такому в общем верному предположению на основании того впервые им установленного факта, что при прочих равных условиях степень восстановления угасшего рефлекса выше, если индивидуальное раздражение сочетается с основным, чем при производстве одного основного раздражения без сопровождающего действия индивидуального раздражения.

Согласно нашей точке зрения на восстановление рефлекса между прочим нужно было ожидать, что сочетание угасшего рефлекса с основным раздражением сейчас после угасания, пока еще не прошло утомление поступательных временных связей, не должно произвести восстановления рефлекса, ибо сочетание не в состоянии устранить утомления. Нужно иметь в виду, что во время сочетания индивидуального раздражителя с основным временные связи и конечные пункты находятся в работе; следовательно, во время сочетания утомление этих элементов даже должно несколько углубиться. Наблюдение подтверждает это наше ожидание. После основательного угасения рефлекса сочетание его, даже многократное, производит лишь небольшое восстановление. Причем характер этого восстановления в общем такой, как это имеет место после применения электрического раздражения в отдельности, т. е. оно зависит от общего повышения корковой возбудимости. Так, на „Бобе“ был угашен рефлекс на звук 200, когда он был еще очень молод и мало устойчив. Было произведено 18 звучаний за 45 мин. с промежутком в 1—3 мин. Рефлекс на ногах вызывался подряд 6 раз, затем вызывался еще дважды при 8 и 9 звучаний и угас окончательно. При последующих звучаниях наблюдалась лишь ориентировочная реакция, да и то не всегда. Спустя 2 мин. после 18-го звучания было произведено дважды электрическое раздражение правой передней ноги. В результате общая возбудимость сильно повысилась: животное

дает спонтанные движения и стонет. Спустя 4 минуты после электрического раздражения звук 200 дал сильное движение общего характера, а спустя 7 мин. тот же звук не дал рефлекса. После этого звучание было сочтано подряд трижды через каждые 2 мин. И вот, спустя 3 мин. после последнего подкрепления, звук 200 дал слабый эффект, который угас при повторении. Факты этого рода были описаны и Бабкиным из области так наз. натуральных рефлексов на запах, вид и другие внешние свойства пищевого вещества. Рефлекс, вызываемый этими внешними свойствами, угасает при повторении и восстанавливается при кормлении соответствующей пищей. Но, если подряд угашать и оживлять рефлекс путем кормления, то последний после каждого оживления выступает все слабее и слабее и наконец исчезает, т. е. индивидуальный рефлекс перестает восстанавливаться несмотря на сочетание (29).

Данные факты указывают, что состояние угашенного рефлекса в течение нескольких минут после последнего индивидуального раздражения и спустя долгое время после этого совершенно не однородно. Угасший рефлекс оказывается более или менее неспособным к восстановлению сейчас после угасания; эта способность приходит несколько позднее. Вот это различие в состоянии угасшей рефлекторной дуги по всей вероятности и обусловлено главным образом тем, что после угасания рефлекса утомление временных связей не проходит в течение некоторого короткого времени, и в это время не может произойти восстановление рефлекса путем сочетания с основным раздражением. Лишь после того как утомление прошло, временная связь становится способной к восстановлению при указанных условиях.

4. В ы в о д ы.

1. Временное оживление угашенного индивидуального рефлекса под влиянием одного основного раздражения, или после вызова другого однородного индивидуального рефлекса, или же после постороннего необычного раздражения, вызвавшего ориентировочную реакцию, зависит каждый раз от повышения воз-

будимости в корковых конечных двигательных участках, а также в других элементах временных связей.

2. Более или менее полное восстановление угасшего рефлекса в связи с отдыхом имеет место лишь при разовом угашении. Это восстановление основывается прежде всего на отдыхе поступательных временных связей. При глубоком, повторном угашении происходящее расстройство достигает такой степени, что поступательные временные связи даже после отдыха, т. е. будучи освобождены от утомления, продолжают оставаться расстроенными.

3. Действительное восстановление более или менее полностью угашенного рефлекса происходит только при его сочетании с основным раздражением и оно совершенно сходно с новообразованием рефлекса. Оно основывается на устранении тех изменений механизма временных связей, которые были произведены односторонней деятельностью, а не на устранении утомления. Следовательно, оно зависит от прогрессивного морфологического и функционального развития поступательных временных связей.

ХII. Отношение индивидуально-приобретенных рефлексов к посторонним раздражениям.

1. Действие посторонних необычных раздражений на индивидуальные рефлексы.

Как указывалось выше, каждый индивидуальный рефлекс может быть устранен под влиянием посторонних раздражений. При этом имеет существенное значение не только особенность, но и сила постороннего необычного раздражения. Чем сильнее необычное раздражение, тем значительнее и длительнее его отрицательное действие на индивидуальный рефлекс. Однако, сила отрицательного действия постороннего раздражения зависит равным образом от прочности и интенсивности индивидуального рефлекса. Чем моложе рефлекс, тем легче он подвергается отрицательному действию. Характерно, что молодой, только что образованный рефлекс совершенно подавляется в присутствии какого-либо постороннего человека в камере собаки, или даже при освобождении собаки от плечевых лямок, т. е. при малейшем изменении обычной обстановки. Если же рефлекс старый,

достаточно прочный, тогда собаку можно снять со станка, вывести из камеры и поставить на пол, при этом можно даже окружить ее студентами, т. е. поместить ее в совершенно новую обстановку, и все-таки индивидуальный рефлекс наступит на индивидуальное раздражение.

Для выяснения первого механизма отрицательного действия посторонних необычных раздражений на индивидуальный рефлекс, изложенные выше факты еще недостаточны. Необходимо привести дополнительно подробный экспериментальный анализ некоторых явлений.

В моих опытах отношение индивидуального рефлекса к постороннему раздражению было не совсем одинаково при том или другом порядке сочетания. Рассмотрим сперва тот случай, когда сначала идет постороннее раздражение, а затем к нему присоединяется индивидуальное. В этом случае, для того, чтобы рефлекс устранился вполне, не имеет совершенно значения, сколько времени перед началом индивидуального раздражения продолжалось постороннее раздражение. Это время может быть десятки секунд; или даже минут, а может быть и не более 1 сек. Нередко полное исчезновение рефлекса наблюдается даже в том случае, если оба раздражения начинаются одновременно. Далее, для полного устранения рефлекса, совершенно достаточно, чтобы совпадение индивидуального раздражения с посторонним происходило хотя бы на 1—2 сек. Если затем прекратить постороннее раздражение, но продолжить индивидуальное, то рефлекс продолжает не наступать в течение десятков секунд, несмотря на непрерывное продолжение индивидуального раздражения (см. рис. 17, стр. 54). Если продолжающееся индивидуальное раздражение прекратить на промежутки 10—20 сек., то при его возобновлении рефлекс все-таки не наступает, даже если после прекращения постороннего раздражения прошло более одной минуты. Рефлекс наступает при возобновлении индивидуального раздражения впервые после паузы более чем 10—20 сек. Это явление наблюдается всегда, если только индивидуальный рефлекс относительно слабый. Но, если рефлекс очень прочный, тогда он наступает после более короткой паузы (Рис. 53).

Это длительное последствие, так сказать, отрицательного характера, не обуславливается непосредственно одним посторонним раздражением. В условиях моих опытов постороннее раз-

дражение умеренной интенсивности, как звуки и шумы средней силы, чесание, зажигание электрической лампы в затемненной

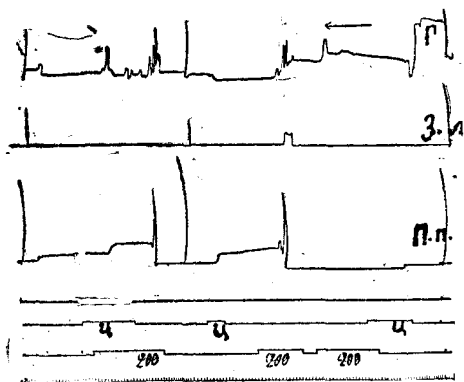


Рис. 53. „Боб“. 24. XII. 1916. Действие необычного постороннего раздражения на индивидуальный рефлекс. В оп. 1 сначала дается необычное звучание металлического цилиндра (п) по удару через каждую секунду. В этот момент собака дремала. На звуки она пробуждается, поднимает голову (опускание кривой). К необычному звучанию на несколько секунд присоединяется индивидуальный звук 200 кол. в 1 сек.; потом это необычное раздражение прекращается, а индивидуальное продолжается еще 17 сек. Но последнее не дает рефлекса как во время необычного звука, так и после него. Индивидуальное раздражение по прекращении было возобновлено опять спустя 5 сек.; на этот раз оно вызвало обычный рефлекс — поднятие правой передней ноги. Во время последействия вновь дается звучание металлического цилиндра и оно прерывает последействие. В оп. 2 спустя 4 минуты после оп. 1, сначала производится индивидуальное раздражение, которое вызывает обычный рефлекс. К нему вскоре присоединяется необычный звук металлического цилиндра, что производит только ослабление рефлекса.

в лаборатории Павлова, чем прочнее индивидуальный рефлекс, тем труднее он поддается влиянию отрицательного после-

лампы в затемненной комнате, действует на рефлекс последующего индивидуального раздражения только через весьма короткий промежуток времени. Обычно этот промежуток не превосходит 10 сек., а чаще всего он меньше 5 сек. Иначе говоря, сейчас после постороннего раздражения — спустя 1 — 5 сек. индивидуальное раздражение не дает рефлекса или дает в слабой форме, а спустя 5 — 10 сек. оно вызывает его с полной интенсивностью.

Длительное отрицательное последействие до минуты и более от такого рода необычных раздражений у меня наблюдалось очень редко. Именно, это случалось при первых применениях необычного раздражения и притом еще лишь в отношении очень слабого индивидуального рефлекса. Как это наблюдалось

действия посторонних раздражений. Но почти всегда, если, постороннее раздражение сочетается с индивидуальным и последнее продолжается по прекращении постороннего, рефлекс очень часто не вызывается и в течении многих десятков секунд. Совершенно ясно, что большая длительность отрицательного последействия постороннего раздражения на индивидуальный рефлекс, если последний сочетается с ним, обуславливается самым сочетанием индивидуального раздражения с посторонним, или, вернее, тем обстоятельством, что отрицательное действие, вызванное посторонним раздражением, поддерживается затем самим индивидуальным раздражением.

Однако, рефлекс может наступить по прекращении постороннего раздражения и во время сочетанного с ним индивидуального раздражения. Это бывает только в том случае, если состояние рефлекса очень хорошее, т. е. если в отдельности он вызывается в интенсивной и длительной форме. Кроме того, чем прочнее, устойчивее рефлекс, тем скорее он наступает при данном условии. Поэтому более молодые рефлексы появляются всегда позднее старых. Но каждый раз рефлекс возникает со значительным опозданием и в слабой форме. Быстрее всего рефлекс наступает после постороннего раздражения в том случае, если с ним сочетаются два индивидуальных раздражения, производящих однородные рефлексы. На рис. 54 это выступает с достаточной ясностью. При сочетании необычного раздражения — звонка с индивидуальным раздражением — звуком тонов. 200 к. в сек., на который был образован наиболее устойчивый рефлекс, последний наступает спустя 25 сек. после звонка (оп. 1); а при аналогичном сочетании того же звонка с метрономом, на который рефлекс был образован недавно, последний наступает спустя 54 сек. после звонка (оп. 2). При одновременном же сочетании обоих индивидуальных раздражений со звонком, рефлекс получается спустя всего 5 сек. после звонка (оп. 3).

Весьма характерно, что отрицательное действие постороннего раздражения не прекращается, если постороннее и индивидуальное раздражение продолжают вместе очень долго; рефлекса не будет, даже если постороннее раздражение сочетается с индивидуальным в течение нескольких минут.

При определенных условиях, когда возбудимость рефлекторной дуги высокая или прочность рефлекса очень большая, или интенсивность постороннего необычного раздражения в смысле его физиологического действия сравнительно незначительная, тогда рефлекс может наступить и во время постороннего раздражения. Но, конечно, интенсивность и продолжительность индивидуального рефлекса могут быть значительно редуцированы (См. рис. 55). В то время, когда собаке предлагается хлеб, что при данной постановке опыта должно являться сильнейшим раздражителем, индивидуальное раздражение, чеса-

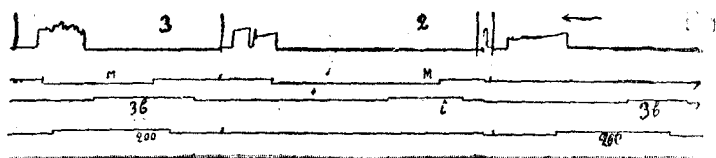


Рис. 54. „Боб“. 24. I. 1917. Влияние постороннего раздражения — электрического звонка — на индивидуальный рефлекс правой передней ноги. В оп. 1 дается действие звонка (поднятие среднего сигнала) на индивидуальный рефлекс на звук тонвариатора 200 к. в 1 сек. (поднятие нижнего сигнала). В опыте 2 дается подобное действие звонка на индивидуальный рефлекс на стук метронома (опускание верхнего сигнала). В оп. 3 дается действие того же звонка на оба индивидуальных рефлекса сразу. Прочие объяснения см. в тексте.

ние спины, не производит никакого рефлекса (оп. 1). Чесание отдельно производило сильный двойной рефлекс с общим движением и сильным визгом в начале и поднятием правой передней ноги после них (оп. 2). А вот индивидуальный звук 200 к. в 1 сек., который вызывал старый, очень прочный рефлекс на передней правой ноге, а теперь в данный период работы производил такой же рефлекс, как чесание, вызвал очень слабый двигательный эффект во время такого необычного раздражения, как сильные удары по жестяной чашке; собака поднимает немного правую переднюю ногу, но не дает общих движений, не визжит (оп. 3). Возможно, что в сравнении с хлебом, удары по жестянке оказались более слабым физиологическим раздражителем и потому они не были в состоянии устранить индивидуальный рефлекс в полной мере.

Обратимся теперь к изложению отношений индивидуального рефлекса к посторонним раздражениям при другом порядке сочетания их, т. е., когда постороннее раздражение начинается,

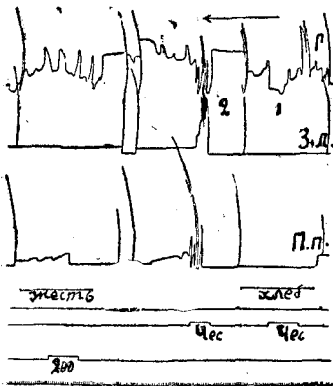


Рис. 55. „Боб“. 13. V. 1917. Действие необычного раздражения на индивидуальный рефлекс. В оп. 1 дается постороннее раздражение—вид и запах хлеба; подносят хлеб близко к морде и двигают его на близком расстоянии: собака следит за хлебом, хочет схватить его, но не может. Во время этого раздражения производится индивидуальный раздражение — чесание спины (чес.). Оп. 2 дает реакцию на одно чесание. Оп. 3 дает влияние необычного раздражения звуками жестянки (удары по ней производятся в собачьей камере мальчиком перед глазами собаки) на индивидуальный рефлекс на звук тонв. 200 к. в 1 сек. Прочие объяснения см. в тексте.

хотя бы на 1 сек. позднее индивидуального. Если рефлекс сам по себе довольно сильный, то обыкновенно присоединение постороннего раздражения совершенно не влияет на рефлекс или влияет в смысле небольшого ослабления. (Рис. 53). При этом обратном порядке сочетания необычное раздражение оказывает значительное влияние на индивидуальный рефлекс лишь в том случае, если последний является слабым и непрочным или в силу своей молодости, или в силу утомления благодаря длительной предшествующей деятельности. Обыкновенно рефлекс прекращается через большой промежуток времени от начала действия постороннего раздражения — спустя 5 — 10 сек. и нередко происходит это не сразу, а с большой постепенностью. Конечно, рефлекс исчезает тем раньше, чем он слабее. Коль скоро прекратился рефлекс под влиянием постороннего раздражения, дальнейшие отношения последнего к индивидуальному

рефлексу складываются так, как было указано выше насчет первого порядка сочетания раздражений. Напр., если по прекращении эффекта прервать постороннее раздражение, но продолжать индивидуальный, рефлекс возобновляется очень редко и притом с большим запозданием. Это бывает при сильных и прочных рефлексах. Отрицательное действие постороннего раздражения проявляется особенно сильно по отношению к по-

следствию рефлекса. Кроме того в этом случае скрытый период отрицательного действия значительно меньше, чем во время индивидуального раздражения (см. рис. 53, стр. 276 и 17, стр. 54).

Отрицательное действие постороннего раздражения не является неизменным. Большею частью посторонние раздражители с повторением опыта совершенно перестают влиять на рефлекс. Необходимо прервать работу с ними на значительный промежуток времени, на несколько дней и недель, чтобы они возвратили свое прежнее действие. В лаборатории Павлова эти раздражители поэтому называются „гаснущими тормозами“. К ним относятся все раздражители, действующие по сравнению с индивидуальным раздражением на другие воспринимающие области коры, и затем раздражители одного качества с индивидуальным раздражением, но более или менее значительно отличные от последнего.

Однако, сильное постороннее раздражение того же рода, как индивидуальное раздражение, не теряет своего отрицательного действия, как бы часто и долго оно не применялось. Оно действует отрицательно на индивидуальный рефлекс, совершенно независимо от того, вызывает оно или нет ориентировочную реакцию. Так напр., я испытал очень длительное действие постороннего необычного раздражения того же качества, как индивидуальное раздражение. Это было сделано на „Муре“, у которой был образован рефлекс на левой задней ноге на звук 200 к. в 1 сек. Необычным раздражением служил стук метронома, который длился в общем 50 минут с тремя перерывами в 5—10 минут. Собака на стук метронома то реагировала продолжительной ориентировочной реакцией, то стояла совершенно спокойно и дремала. Метроном раньше применялся очень редко. Только на день раньше он стучал 15 мин. без перерыва. Оказалось, что удары метронома производили все время в течении 50 мин. отрицательное действие на индивидуальный рефлекс и это действие было совершенно одинаково от начала до конца применения метронома. Индивидуальное раздражение испытывалось несколько раз, как во время дремоты, так и в момент ориентировочной реакции и всегда без эффекта. В следующий день метроном применялся два раза по 15 мин. с перерывом в 5 мин. и опять индивидуальный рефлекс устранился во время него.

Итак, отрицательное действие посторонних необычных раздражений на индивидуальный ре-

флекс может удержаться очень долго, многие десятки минут, почти без изменения, если только эти раздражения того-же качества, как индивидуальное раздражение.

Из приведенных фактов насчет отрицательного действия необычных раздражений на индивидуальные рефлексy следует заключить, что мы здесь не имеем ничего похожего на алгебраическую суммацию спинальных антагонистических рефлексов, или на известную суммацию возбуждения с торможением (Sherrington). Во 1-ых, в отношении спинальных рефлексов не имеет существенного значения порядок сочетания: рефлекс одинаково тормозится при любом сочетании и при том тем глубже, чем сильнее тормозящее раздражение; во 2-ых, тормозящее действие на рефлекс тем длительнее, чем дольше длится тормозящее раздражение в период сочетания; в 3-их, положительный рефлекс восстанавливается обычно немедленно после тормозящего раздражения. Отсюда следует, что отрицательное действие необычного раздражения на индивидуальный рефлекс не может быть такого же происхождения, как торможение спинальных рефлексов и вообще торможение. Безусловно, отрицательное действие необычного раздражения основывается на особенностях индивидуально-приобретенной деятельности коры большого мозга.

Перейдем теперь к выяснению тех центральных нервных процессов, которыми регулируется отрицательное действие необычных раздражений на индивидуальный рефлекс.

Всякое необычное раздражение, впервые применяемое, производит ориентировочную реакцию: собака оборачивается в сторону раздражителя — приглядывается, движет ноздрями — обнюхивает, наводит уши — прислушивается. Собака может даже ответить на необычное раздражение ориентировочной реакцией в виде передвижения в сторону необычного раздражителя. Если данное раздражение не сопровождалось никакими особыми последствиями для жизнедеятельности собаки, то ориентировочная реакция при повторении раздражения постепенно ослабевает и, наконец, исчезает совершенно. Это ослабление ориентировочной реакции очень часто как раз совпадает с ослаблением и прекращением отрицательного действия данного раздражителя на индивидуальный рефлекс. Это, напр., хорошо видно из опытов д-ра Розовой (363) из лаборатории Павлова. В опытах ее, чем дольше сохраняется ориентировочная реакция на давнее

необычное раздражение, тем дольше удерживается его отрицательное действие. Поэтому в высшей степени вероятно, что в данных условиях отрицательное действие на индивидуальный рефлекс зависит прежде всего не от непосредственно возбуждаемых данным раздражением воспринимающих нервных элементов коры, а от возбуждения через них целого ряда корковых аппаратов ориентировочной реакции. Во время деятельности этих корковых аппаратов возбуждение должно иррадиировать из них не только к спинальным координирующим аппаратам, но и вообще по коре больших полушарий. Но кроме того, что наиболее важно, с наступлением ориентировочной реакции происходит раздражение проприоцепторов тех и других двигательных органов, а также статического органа уха. Возникающие здесь возбуждения действуют также на кору. А как указывалось выше, возбуждение указанных проприоцепторов имеет чрезвычайно важное значение в поддержании бодрствующего состояния животного, т. е. в поддержании возбудимости коры мозга на некотором высоком уровне. Следовательно, при необычных раздражениях, производящих ориентировочную реакцию, в коре больших полушарий возбудимость повышается как непосредственно от первичного раздражения, так еще в большей мере от вторичных проприоцептивных раздражений. В частности возбудимость повышается от этого в области корковых элементов индивидуального рефлекса. А согласно правилу сопряженной иррадиации, из этих корковых элементов тем сильнее возбуждение будет иррадиировать по коре, чем выше станет возбудимость коры; и сообразно с этим возбуждение, переходящее из корковых элементов рефлекторной дуги на пути, ведущие к периферическому рабочему органу, может оказаться таким слабым, что оно не даст эффекта.

С угашением ориентировочной реакции выпадает не только иррадиация возбуждения из корковых двигательных участков ориентировочной реакции, но также периферическое действие проприоцепторов шеи, уха и других органов. Следовательно, с угашением ориентировочной реакции необычное раздражение не в состоянии повысить возбудимость вообще в коре мозга в такой мере, чтобы это могло являться препятствием для обычной преимущественной деятельности нервных элементов индивидуальной рефлекторной дуги в ответ на индивидуальное раздражение.

Но мы указывали выше, что в определенных случаях необычное раздражение влияет отрицательно на индивидуальный рефлекс, даже если не вызывает ориентировочной реакции. Именно это бывает, когда необычное раздражение того же качества, как индивидуальное раздражение.

Это, однако, не может противоречить всему тому, что говорилось выше о значении ориентировочной реакции. Все дело в том, что кора большого мозга может возбудиться в нек. мере без того, чтобы произвести внешний эффект. Но это возбуждение, несмотря на то, что оно недостаточно для вызова внешнего эффекта, в состоянии заметно повысить возбудимость коры, в особенности в соответствующей воспринимающей области. Безусловно, означенное необычное раздражение повышает возбудимость прежде всего во всей соотв. воспринимающей области, а следовательно, и вокруг очага индивидуального раздражения. Это должно вызывать преимущественную иррадиацию возбуждений из данного очага по всей воспринимающей области и тем самым обусловить ослабление иррадируемого возбуждения по поступательным связям данного рефлекса.

Мне кажется, все приведенные факты определенно говорят за это предположение. Однако, можно привести в доказательство и более прямые указания. Так, если индивидуальное звучание продолжается непрерывно 2 и 4 мин. в сочетании с необычным посторонним звуком, то после одновременного прекращения этих звуков, возобновление индивидуального звучания через 10 сек. вызывает такой же рефлекс, как если бы перед тем не производилось индивидуальное раздражение. Это, напр., дано в оп. 1 на фиг. 56. Это указывает, что во время сочетания временная связь не была в работе. Иначе рефлекс угас бы, а потому спустя 10 сек. по прекращении индивидуального раздражения, он не мог бы иметь места почти в полной форме. А раз временная связь не была в работе, то значит усиленная иррадиация возбуждения вообще в коре происходила из очага индивидуального раздражения, но не из временных связей или конечных пунктов — двигательных участков коры.

Однако, из моих опытов было видно, что в определенных случаях посторонние раздражители действуют не только на начальный пункт, т. е. на очаг индивидуального раздражения, но они могут действовать и на другие элементы временных связей. Индивидуальный двигательный рефлекс на звук с некото-

рых пор дает длительное последствие, которое, как показано выше, является проприоцептивным индивидуальным рефлексом, возникшим на почве сочетания проприоцептивных мышечно-суставных раздражений с электрическим раздражением. На это последствие посторонние раздражители того же качества, как индивидуальное, оказывают отрицательное действие, при чем последнее тем резче, чем слабее последствие (рис. 57, оп. 1).

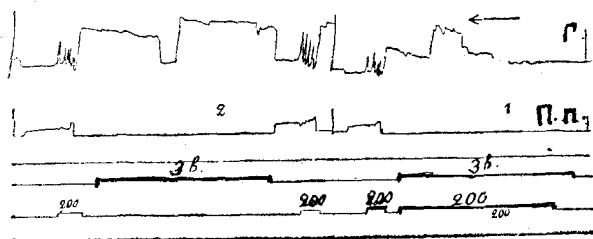


Рис. 56. „Боб“. 21. II. 1917. Отрицательное действие длительного раздражения звонка на индивидуальный рефлекс правой передней ноги на звук 200 к. в 1 сек. В оп. 1 звонок и звук 200 к. вместе продолжают около 2 мин.; за это время рефлекса не было, даже ориентировочной реакции на голове. Раздражения были прекращены одновременно и после этого спустя 10 сек. звук 200 к. в отдельности вызывает рефлекс со скрытым периодом не более 2 сек. В оп. 2 сначала производится один звук 200, который вызывает рефлекс со скрытым периодом около 2 сек., а затем один звонок продолжительностью около 2 мин. После звонка спустя 10 сек. звук 200 производит такой же рефлекс, как в начале со скрытым периодом около 5 сек.

Характерно, что это отрицательное действие обнаруживается и по отношению к последствиям после рефлекса от одного электрического раздражения (рис. 57, оп. 2). Нет сомнения, что здесь и речи не может быть об отрицательном действии на начальный пункт временной связи первичного рефлекса. В силу иррадиации возбуждения, произведенного посторонним раздражением, по всей коре больших полушарий, возбудимость должна повыситься в некоторой малой степени и вообще в коре большого мозга. Понятно отсюда, что посторонние раздражители должны действовать отрицательным образом, как на начальные пункты вторичного рефлекса, которые воспринимают раздражение мышц, сухожилий и суставов, так и на конечные пункты вторичного и первичного рефлексов, т. е. на двигательные участки коры.

Итак, отрицательное действие необычных посторонних раздражителей, которые производят ориентировочную реакцию, на данный индивидуальный рефлекс обуславливается повышением возбудимости в коре большого мозга, главным образом под влиянием вторичных проприоцептивных раздражений шеи, уха и других органов и затем от иррадиации возбуждения из корковых элементов ориентировочной реакции. А это повышение возбудимости в коре большого мозга

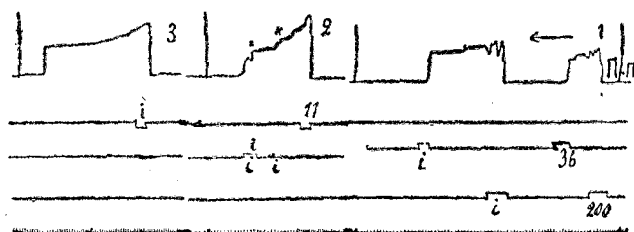


Рис. 57. „Боб“ 3. I. 1917. Действие постороннего раздражения на последствие. В оп. 1 дважды вызывается индивидуальный рефлекс на звук тонвариатора 200 к. в сек. Во время последствия применялся звук электрического звонка и оба раза последствие прекращалось. В оп. 2 и 3 рефлекс поднятия ноги вызывается электрическим раздражением ноги. В первом случае во время последствия звонок применялся дважды: первый раз он произвел ослабление последствия (обозначено звездочкой), а во второй раз он прекратил последствие. Во втором случае дается примерный эффект от одного электрического раздражения.

приводит к усиленной иррадиации возбуждения из корковых элементов каждой рефлекторной дуги вообще по коре и сообразно с этим к уменьшению распространения возбуждения вне коры к периферическому органу.

Отрицательное действие посторонних раздражений того же качества, как индивидуальное, основывается главным образом на повышении возбудимости в соответствующей воспринимающей области, благодаря чему возбуждение из очага индивидуального раздражения иррадирует преимущественно в этой области и потому

не распространяется через временные связи к периферическому органу в такой мере, чтобы вызвать рефлекс.

2. Действие посторонних дифференцированных раздражений на индивидуальный рефлекс.

Как известно, дифференцированные раздражения характеризуются тем, что они не теряют отрицательных свойств, как бы часто они не применялись. Если, напр., образовать двигательный рефлекс на звук тонвариатора 200 к. в 1 сек, то с постепенным развитием дифференциации сначала более отдаленные звуки, а затем и более близкие звуки начинают действовать отрицательно на индивидуальный рефлекс на звук 200 к. в 1 сек. Данные дифференцированные звуки производят отрицательное действие при любом повторении. Они действуют всегда одинаково, как при первом применении, так и спустя много дней и недель после сотого применения. Я имел случай испытать повторное действие дифференцированных звуков тонвариатора в 500 и 300 к. в 1 сек. Все эти звуки все время от начала дифференциации, несмотря на многократное повторение, обнаруживали отрицательное действие.

Однако, длительное отрицательное действие дифференцированного раздражителя не наблюдается при всех условиях. Если дифференцированное раздражение почему-либо обнаруживает слабое отрицательное действие, то оно при длительном применении теряет это свойство. Так бывает с дифференцированным раздражением в начале дифференциации рефлекса, или в том случае, когда рефлекс достиг очень большой устойчивости, а дифференцированный раздражитель наоборот является очень слабым. Мне это пришлось наблюдать на „Безухе“. На этой собаке был образован рефлекс на звук тонв. 300 к. в 1 сек. Рефлекс был мало дифференцирован. Звук 400 к. давал рефлекс, а звук 500 к. изо дня в день, а иногда в течении дня то давал его, то нет. Менялось также отношение этого звука к индивидуальному рефлексу: он то ослаблял рефлекс, то устранял его совершенно. И вот, оказалось, что звук 500 к. при длительном применении очень легко теряет свое отрицательное действие, тем скорее, чем меньше обнаруживается это действие в самом начале длительного применения. Так, напр., в одном случае,

когда звук 500 к. производил лишь ослабление индивидуального рефлекса, он потерял вполне свое отрицательное действие не позднее 80 сек., как это видно на рис. 58. В другом же случае, когда он устранил рефлекс вполне в начале длительного применения, тогда отрицательное действие его, хотя и заметно ослабло спустя 90 сек., но все-таки еще являлось довольно значительным (рис. 59). Характерно, что в обоих случаях небольшого перерыва на 10 сек. в действии дифференцированного раздражителя было совершенно достаточно, чтобы заметно восстановить его отрицательное действие (рис. 58 и 59).

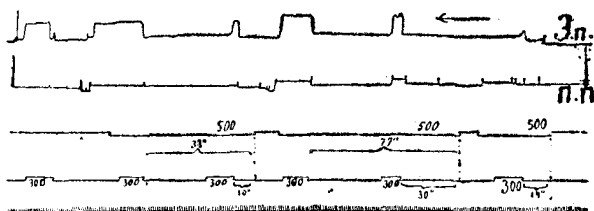


Рис. 58. „Безух“. 7. VI. 1918. Влияние длительного действия дифференцированного звука тонв. 500 к. в 1 сек на индивидуальный рефлекс задней правой ноги на звук тонв. 300 к. Звук 300 к. применяется во время звука 500 к. сначала спустя 14 сек. от начала его действия. Индивидуальный рефлекс при этом наступает, но в очень ослабленной форме. Затем звук 300 испытывается спустя 30 сек. от начала действия и он производит более значительный эффект, чем в первом случае. Спустя 77 сек. тот же звук дает почти полный эффект. Затем был сделан перерыв звука 500 на 12 сек. Сейчас после перерыва звук 300 снова дает редуцированный эффект во время звука 500, а спустя 33 сек. вызывает опять полный эффект. После звука 500 к. испытывается один звук 300 и он дает хороший эффект.

Во всех отношениях дифференцированные раздражения действуют на индивидуальные рефлексы подобно тому, как посторонние необычные раздражения того же качества. Дифференцированные раздражения не дают ориентировочной реакции и несмотря на это они производят сильное отрицательное действие при такой комбинации, когда начинаются раньше индивидуального раздражения. При этом не имеет значения, через сколько времени присоединяется индивидуальное раздражение, через 0,1 сек. или много секунд. Результат всегда один и тот же. Если после сочетания дифференцированное раздражение

прекратить, а индивидуальное продолжить, то рефлекс все-таки не наступит. Рефлекс равным образом не наступает, если индивидуальное раздражение на некоторое время, не дольше, чем на

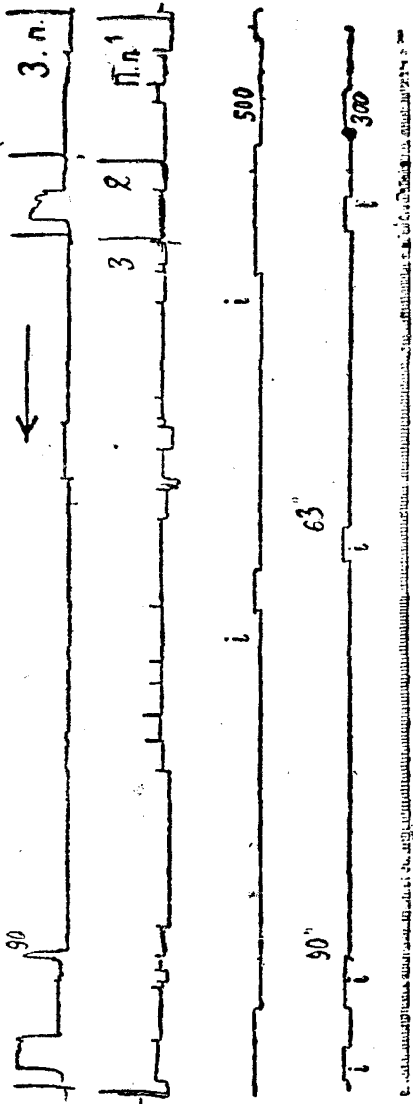


Рис. 59. „Безух“. 7. VI. 1918. Те-же условия опыта, как на пред. рисунке. В оп. 1 индивидуаль- ный звук 300 к. в 1 сек. не дает эффекта во время дифференцированного звука 500 к. В оп. 2 дается обычный эффект от звука 300 к. В оп. 3 производится длительное применение звука 500 к. Во время него зв. 300 к. один раз применялся через 63 сек. и он не дал рефлекса, второй раз он применялся через 90 сек. и тогда он произвел сильно ослабленный рефлекс. Через 10 сек. после перерыва дифференцированного звука вновь производится индивидуальный звук и он те- перь дает нормальный эффект.

20 сек., прервать, и затем возобновить (см. рис. 18, стр. 56). При обратном порядке сочетания дифференцированное раздражение действует на индивидуальный рефлекс очень слабо. Его отрица- тельное действие проявляется несколько больше по отношению к

последствию (см. рис. 60). Короче говоря, отношение дифференцированных раздражений к индивидуальным рефлексам почти такое-же, как необычных раздражений того же качества.

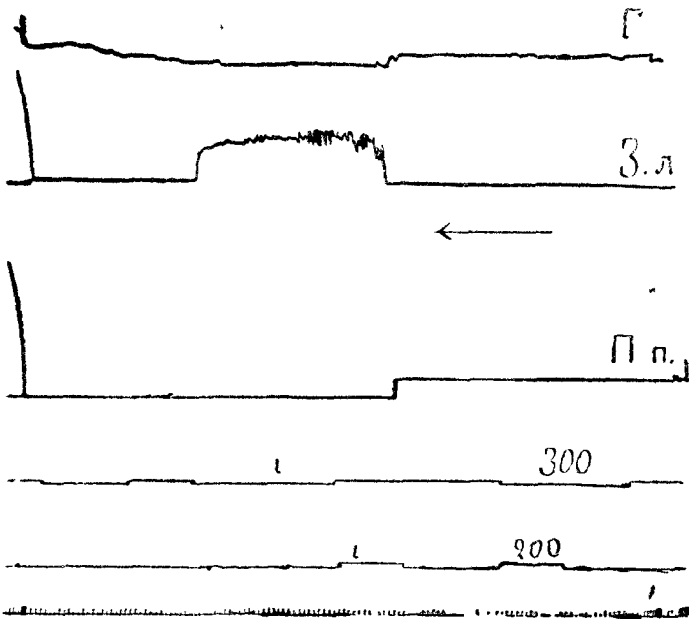


Рис. 60. „Мура“. 23. IX. 1917. Отношение дифференцированного звука, 300 к. в 1 сек. к индивидуальному рефлексу на задней ноге на звук 200 к. в 1 сек. Сперва звук 200 к. присоединяется к звуку 300 к. и не дает рефлекса. Нет даже ориентировочной реакции. Затем производится обратное сочетание: сначала идет звук 200 к., который производит значительный рефлекс на задней ноге. В конце этого звука присоединяется звук 300 к. и затем продолжается один около 35 сек. За все это время рефлекс на ноге есть. Он прекращается после звука.

Рассмотрим теперь физиологические процессы, которые лежат в основе отрицательного действия дифференцированных раздражений на индивидуальные рефлексы.

Возбуждение от дифференцированного раздражителя иррадирует по всему полушарию и конечно прежде всего и сильнее всего по своей воспринимающей области. Вследствие этого возбудимость последней повышается в большей мере, чем в осталь-

ной коре. Возбуждение от индивидуального раздражения также иррадирует по всему полушарию, но обычно эта иррадиация идет в сильной мере по путям временных связей, как по более возбудимым путям, согласно закону сопряженной иррадиации возбуждения. Но если индивидуальному раздражению предшествует какое либо дифференцированное раздражение, которое повышает возбудимость вокруг начального пункта временной связи, то возбуждение, вызванное индивидуальным раздражением в этом пункте, должно иррадиировать в значительной мере по свежее возбужденным путям вообще в пределах данной воспринимающей области. По путям же временных связей оно пойдет со слабой интенсивностью, недостаточной для вызова периферического эффекта. Словом, механизм действия дифференцированного раздражителя на индивидуальный рефлекс в общем такой же, как постороннего необычного раздражителя.

То обстоятельство, что дифференцированные раздражители должны оказывать тем большее возбуждающее действие на область вокруг очага индивидуального раздражения, чем они ближе к этому последнему раздражению, хорошо объясняет следующие факты, известные по работам из лаборатории Павлова:

1. Наиболее близкие дифференцированные раздражители обнаруживают наибольшее отрицательное действие на данный индивидуальный рефлекс (Эльясон, Красногорский и др.).

2. Отрицательное действие дифференцированных раздражителей данной воспринимающей области на индивидуальные рефлексы, возбуждаемые через другие воспринимающие области, или очень слабое или совсем отсутствует (Беляков 38, Понизовский 341 и др.).

Итак, отрицательное действие дифференцированных раздражений следует рассматривать, как результат усиленной иррадиации возбуждения из корковых очагов индивидуального раздражения в соответствующей воспринимающей области, благодаря повышенной здесь возбудимости под влиянием дифференцированного раздражения.

Однако, не каждое дифференцированное раздражение совершенно сходно в своем действии с посторонним необычным

раздражением. Из работ лаборатории Павлова известно, что раздражения, которые стоят очень близко к индивидуальному звуку, только тогда перестают вызывать генерализованный рефлекс, если они применяются ежедневно систематически попеременно с индивидуальным раздражением. Близкие раздражения сами собой не дифференцируются, т. е. если ограничиваться одним только подкреплением индивидуального рефлекса основным (Розенталь 360). После того, как близкие звуки хорошо отдифференцировались, их отрицательное действие на индивидуальный рефлекс определено другой физиологической природы. Как указывалось выше, близкие звуки вызывают рефлекс через временные связи обычного индивидуального рефлекса. Благодаря этому между очагом каждого близкого дифференцированного раздражения и всеми элементами временных связей индивидуального рефлекса развиваются новые временные связи. При систематическом повторении генерализованного рефлекса в связи с ослаблением последнего происходит усиленное развитие обратных связей, как об этом уже говорилось выше. Развитие обратных связей, в свою очередь, становится причиной того, что близкие необычные раздражения перестают вызывать генерализованный индивидуальный рефлекс. Исходя из этих данных, мы можем утверждать, что близкие дифференцированные раздражения обнаруживают свое отрицательное действие на индивидуальный рефлекс, главным образом благодаря развитию обратных временных связей с начальным и конечным пунктом, а также со всеми элементами временных связей индивидуального рефлекса. Можно привести ряд фактов, которые подтверждают правильность этого объяснения отрицательного действия близких дифференцированных раздражений:

А. Близкие дифференцированные раздражения перестают отрицательно влиять на индивидуальный рефлекс, они наоборот вызывают генерализованный рефлекс, если ими не пользоваться долгое время и через это ослабить деятельность обратных связей.

В. Отрицательное действие исчезает также в том случае, если сильно укрепить индивидуальный рефлекс и благодаря этому усилить распространение возбуждения из элементов временных связей к рабочему органу.

С. Близкие дифференцированные раздражения действуют отрицательно на ориентировочную и голосовую реакцию и тем усыпляют животное. Это явление указывает, между прочим, на существование хорошо развитых обратных связей от корковых центров ориентировочной и голосовой реакции индивидуального рефлекса к очагу дифференцированного раздражения.

В стадии генерализации рефлекса одни необычные раздражители, более отдаленные от индивидуального, не производят рефлекса, а другие более близкие вызывают его. Спрашивается, каково будет отношение первых раздражителей ко вторым? Мне пришлось изучить это при таких условиях, когда необычные раздражения, вызывающие рефлекс, были так близки к обычному, что они должны были производить рефлекс через его временную связь. Оказалось, что в таких случаях рассматриваемое отношение совершенно такое же, как дифференцированных раздражений к рефлексу от индивидуального раздражения. Если дифференцированное раздражение устраняет данный рефлекс, то оно устраняет его точно также на необычное, еще недифференцированное раздражение (См. рис. 61). Это отрицательное действие необычного дифференцированного раздражения на генерализованный рефлекс, конечно, должно быть совершенно такого же рода, как рассмотренное выше действие на рефлекс от индивидуального раздражения.

Следовательно, можно утверждать, что отрицательное действие дифференцированных раздражений на генерализованный рефлекс обуславливается, во 1-х, повышением возбудимости вообще в коре большого мозга, в особенности в воспринимающей области данных раздражений, и во 2-х, развитием обратных временных связей между очагами дифференцированных раздражений и нервными элементами временных связей индивидуального рефлекса. Благодаря этому обстоятельству возбуждение усиленно иррадирует из элементов временных связей частью вообще в коре, частью в обратные связи, а к рабочему органу, согласно закону сопряженной иррадиации возбуждения, распространяется с малой интенсивностью, недостаточной для вызова периферического эффекта.

Выше мы указали, что все посторонние раздражения устраняют рефлекс при любом порядке сочетания, только при обратном порядке они действуют много слабее. Если в первую очередь вызывается индивидуальный рефлекс, а затем присоединяется необычное или дифференцированное раздражение, то рефлекс не так легко поддается отрицательному действию посторонних раздражений. Необходимо предположить, что при обра-

ном порядке сочетания в коре мозга протекают те же нервные процессы, как при обычном порядке. Но только в виду того, что временные связи уже находятся в деятельном состоянии и по тому возбудимость их является особенно повышенной, возбуждение этих связей настолько значительное, что иррадиация его вообще по коре не повлияет на силу периферического эффекта. Естественно, в случае слабого возбуждения временных связей и большого повышения возбудимости под влиянием постороннего раздражения иррадиация возбуждения из элементов временных связей может привести к прекращению рефлекса.

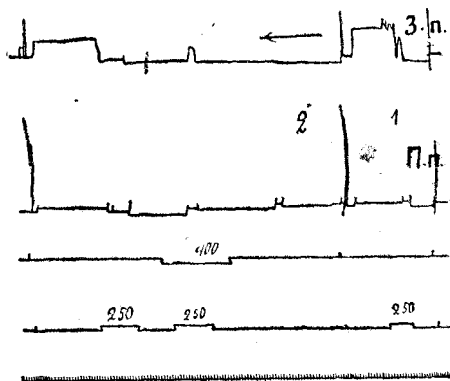


Рис. 61 „Безух“. 15. VI. 1918. Действие дифференцированного раздражения на генерализованный рефлекс. Стадия генерализации индивидуального рефлекса на звук 300 к. в 1 сек. Опыт 1 показывает эффект необычного дифференцируемого звука 250 к. в 1 сек., а именно поднятие правой задней ноги. В опыте 2 этот звук присоединяется к уже дифференцированному звуку 400 к. в 1 сек. и в этом случае он дает только слабое вздрагивание ноги. Но при повторении его вскоре после звука 40 к. в 1 сек. наступает значительный эффект и притом с довольно сильным последствием.

3. Происхождение отрицательного последствия посторонних раздражителей на индивидуальный рефлекс.

Выше указывалось на то, что отрицательное последствие посторонних раздражений продолжается несколько секунд. Но в общем продолжительность этого последствия зависит от проч-

ности индивидуального рефлекса в данный момент: чем моложе индивидуальный рефлекс или чем больше он ослаблен каким-либо образом, тем легче он подвергается влиянию отрицательного последствия. В лаборатории Павлова отрицательное последствие в некоторых случаях измеряется многими минутами. Однако, в моих опытах отрицательное последствие посторонних раздражений на рефлекс длилось не дольше нескольких секунд, если рефлекс был укреплен в полной мере и был совершенно свеж. Другими словами, рефлекс наступал полностью, если даже индивидуальное раздражение совершалось спустя несколько секунд по прекращении постороннего раздражения. Все эти явления отрицательного последствия носили такой же характер, как выше анализированное отрицательное действие необычного раздражения на индивидуальный рефлекс. Следовательно, и происхождение отрицательного последствия посторонних раздражений должно быть такой же физиологической природы, как того отрицательного действия, которое наблюдается при совпадении раздражений. Повышение возбудимости в коре вообще и в особенности около элементов временных связей, вызванное посторонним раздражением, не проходит сейчас же по прекращении последнего. Повышенная возбудимость остается и некоторое время после него. Чем сильнее было физиологическое действие постороннего раздражения, тем дольше держится вызванное им повышение возбудимости. Отсюда понятно, что индивидуальное раздражение должно вызывать сейчас же после постороннего раздражения ослабленный эффект, благодаря некоторой усиленной иррадиации возбуждения из элементов временных связей вообще в коре, согласно закону сопряженной иррадиации. Очевидно, чем слабее исследуемый рефлекс, т. е. чем слабее возбуждение временных связей, тем дольше будет продолжаться отрицательное последствие постороннего раздражения на данный рефлекс.

Выше указывалось также на то, что индивидуальное раздражение перестает вызывать рефлекс, если оно присоединялось к постороннему раздражению на какой-нибудь небольшой промежуток времени. Так бывает только в том случае, если при этом индивидуальный рефлекс не наступил. Раз при сочетании постороннего раздражения с индивидуальным рефлексом не было, это указывает на усиленную иррадиацию возбуждений из элементов временных связей. Как было указано выше, это обуславливается

повышением возбудимости вокруг элементов временных связей, а также в определенных случаях в обратных временных связях, в силу чего возбуждение в большей мере распространяется вообще в коре и в обратные связи и в меньшей, субминимальной степени оно идет из конечного пункта поступательных связей к периферическому органу. С прекращением постороннего раздражения более или менее быстро прекращается его влияние на возбудимость коры. Но если это обстоятельство не благоприятствует наступлению индивидуального рефлекса, так это происходит потому, что изменение возбудимости, которое было вызвано посторонним раздражением, поддерживается после него самым индивидуальным раздражением путем тех возбуждений, которые иррадиируют из элементов временных связей.

С течением времени, по прекращении постороннего раздражения возбудимость вообще в коре неминусом должна ослабнуть, не взирая на возбуждающее действие индивидуального раздражения. А когда возбудимость вообще в коре окажется ниже, чем в элементах индивидуальной рефлекторной дуги, возбуждение перестанет распространяться в коре вообще и пойдет главным образом по временным путям к рабочему органу. Чем сильнее будут развиты временные связи, чем выше будет их возбудимость, тем скорее произойдет это. Отсюда понятно, почему иной раз индивидуальные рефлексy наступают по прекращении постороннего раздражения и притом тем скорее, чем они прочнее и устойчивее, или чем они старше.

Выше мы отметили, что если постороннее раздражение сочетать с индивидуальным и оба раздражения одновременно прервать, сейчас после этого повторное индивидуальное раздражение произведет обычный эффект (См. рис. 56). Однако, отсюда нельзя еще прийти к заключению, что отрицательное последствие постороннего раздражения совершенно одинаково, будет ли последнее сочетаться с индивидуальным раздражением или нет. Опыт показывает, что отрицательное последствие в первом случае заметно сильнее. Это легко доказать по отношению к молодым рефлексам. Так, на рис. 62 индивидуальное раздражение — чесание спины, производит после необычного звука — электрического звонка, обычный для него в данный момент двойной эффект: общее бурное движение всего тела, которое является новообразованием, и затем поднятие правой передней ноги вслед за общим движением, что является очень прочным

старым рефлексом (оп. 2). После же сочетания с посторонним раздражением — спустя 16 сек. по прекращении обоих раздражений — то же чесание не вызывает первой части рефлекса, а только вторую часть, т. е. старый рефлекс (оп. 1).

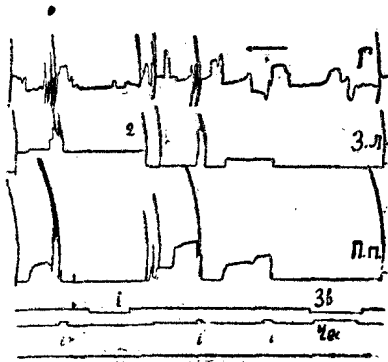


Рис. 62. „Боб“. 25. IV. 1916. Отрицательное действие обычного раздражения, электрического звонка, на последующий индивидуальный рефлекс. В оп. 1. сначала производится комбинация необычного электрического звонка с индивидуальным раздражением, чесанием спины. Комбинация продолжается 20 сек., при чем чесание прекращается на несколько сек. раньше звонка. На 16 сек. позднее чесание вызывает спокойное поднятие правой передней ноги. Еще позднее повторное чесание дает обычный рефлекс: сначала бурное общее движение, а затем поднятие передней ноги. В оп. 2 вначале происходит только звонок опять таки продолжительностью 20 сек., а 9 сек. позднее чесание дает обычный слюнной рефлекс с бурным движением вначале.

Эти наблюдения вполне отвечают данному выше представлению о взаимодействии индивидуального и постороннего раздражения. Как уже было отмечено, во время сочетания возбудимость повышается вообще в коре и в частности вокруг очага индивидуального раздражения, не только от действия постороннего раздражения, но и самого индивид. раздражения. Отсюда понятно, что в случае сочетания постороннего раздражения с индивидуальным, повышенная возбудимость вообще в коре мозга должна держаться дольше времени по прекращении их, чем после прекращения одного постороннего раздражения.

Итак, постороннее раздражение очень слабо влияет своим последствием на последующий довольно

прочный индивидуальный рефлекс и притом только в течение очень короткого времени, не дольше 10 сек. по прекращении раздражения, ибо вызванное посторонним раздражением повышение возбудимости в коре вообще в значительной мере проходит спустя несколько секунд после раздражения. Однако, это отрицательное действие выступает несколько дольше, если постороннее раздражение раньше сочета-

лось с индивидуальным раздражением. Это обусловливается тем, что повышенная возбудимость, вызванная посторонними раздражениями, еще более повышается самым индивидуальным раздражением, а именно, путем иррадиации возбуждения из элементов временных связей.

В лаб. Павлова известно еще одно своеобразное отрицательное последствие. При образовании отрицательного рефлекса так наз. „условного тормаза“, или при выработке дифференцировки, индивидуальный рефлекс перестает вызываться долгое время после последнего применения дифференцируемого раздражения или отрицательной комбинации раздражений. Это время иногда равняется нескольким дням. В иных случаях индивидуальные рефлексы совершенно перестают вызываться. При этом собаки становятся совершенно вялыми, сонливыми. Это явление именуется „последовательным торможением“ (Розенков 349, Крепс 234, Ющенко 449 и др.).

Происхождение этого явления безусловно связано с развитием обратных временных связей на всю ту обстановку, в которой производится дифференцирование или отрицательный рефлекс. Было замечено, что „последовательное торможение“ пропадает сейчас же после снятия собаки со станка. Как только собака выводится из обычной экспериментальной камеры, она как бы оживает, она становится нормально подвижной. Вместе с тем ей возвращаются все бывшие положительные индивидуальные рефлексы (Крепс). Этот факт указывает на то, что обстановка является отрицательным сигналом. Очевидно, в результате многократного применения отрицательной комбинации или дифференцированного раздражения без сочетания с основным раздражением обратные временные связи развиваются не только между очагами дифференцируемого или отрицательного раздражения и всеми нервными элементами временных связей положительного рефлекса, но и между всеми нервными элементами, возбуждаемыми обстановкой опыта, и теми же элементами временных связей. Положительный раздражитель не дает в этой обстановке соответствующего рефлекса, ибо вызванное им возбуждение в элементах поступательных временных связей, иррадирует, главным образом, через хорошо развитые обратные связи к тем очагам, которые возбуждаются обстановкой и сообразно этому в слабой степени распространяются к коор-

динирующим аппаратам рабочего органа. Но, конечно, одновременно с означенными обратными связями образуются также обратные связи между очагами, возбуждаемыми обстановкой, и двигательными элементами всех ориентировочных реакций и вообще всех движений. Благодаря непрерывной деятельности этих обратных связей животные становятся вялыми, сонливыми.

Явление длительного многодневного последовательного устранения рефлекса аналогично хорошо известному противоположному явлению исчезновения всех видов отрицательного рефлекса и возникновения непрерывного слюноотечения и спокойного движения, как только собака ставится в экспериментальную камеру. В данном случае обстановка является положительным индивидуальным раздражителем для этих рефлекторных явлений.

Последовательное торможение с течением времени ограничивается и может дойти до того, что отрицательный сигнал будет влиять отрицательно на совпадающие индивидуальные положительные сигналы, затем на те последующие, которые начнутся сейчас же после отрицательного сигнала. Отрицательное действие совершенно отсутствует, если положительный сигнал начинается спустя несколько секунд. С этим явлением мы уже познакомились выше; там же приводили соответствующие иллюстрации. Дело в том, что с течением времени в связи с постоянным подкреплением положительных сигналов основным раздражением, поступательные временные связи подкрепляемого рефлекса развиваются все больше и больше; благодаря этому обстановочное раздражение перестает действовать на эти рефлексy отрицательным образом. При этом, конечно, усиленно развиваются точно также обратные связи от элементов означенных поступательных связей к очагу дифференцированного или отрицательного раздражения, как это уже указывалось выше. Но эти связи, как известно, могут действовать отрицательно на положительные индивидуальные рефлексy, пока они сами действуют, т. е. во время дифференцированного и отрицательного раздражения.

Итак, так наз. „последовательное торможение“, наблюдаемое при дифференциации или при образовании отрицательного рефлекса, обуславливается развитием прочных обратных связей на всю обстановку, в которой происходит дифференци-

ация или образование отрицательного рефлекса. Последующее ограничение времени последовательного торможения и сведения его почти к нулю обуславливается усиленным развитием поступательных временных связей подкрепляемых основн. раздражением положительных рефлексов.

4. Выводы.

1. Постороннее раздражение может производить отрицательное действие на индивидуальный рефлекс при трех условиях: 1. если постороннее раздражение является совершенно необычным и потому вызывает ориентировочную реакцию, 2, если постороннее раздражение действует на тот же рецепторный орган, как и индивидуальное раздражение и 3, если оно является дифференцированным отрицательным раздражителем. В двух последних случаях постороннее раздражение может не давать никакой внешней реакции.

2. Отрицательное действие необычных посторонних раздражений, производящих ориентировочную реакцию, обуславливается общим повышением возбудимости в коре большого мозга, во 1-ых, вследствие иррадиации возбуждения из корковых центров ориентировочной реакции, и во 2-ых, вследствие действия на кору возникающих при этом вторичных проприоцептивных раздражений. Это повышение возбудимости приводит к усиленной иррадиации возбуждения из корковых элементов каждой деятельной рефлекторной дуги, а, значит, также к уменьшению возможности передачи возбуждения к соответствующему рабочему органу. Когда необычное раздражение перестает вызывать ориентировочную реакцию, тогда исчезает его означенное возбуждающее действие на кору, а в связи с этим исчезает и его отрицательное действие.

Необычные посторонние раздражения того же качества, как индивидуальное раздражение, могут вызывать отрицательное действие и без ориентировочной реакции. Это происходит благодаря тому, что такие необычные раздражения повышают возбудимость путем иррадиации возбуждения из соотв. очагов, гл. образом, в соответствующей воспринимающей области. Это в свою очередь приводит к усиленной иррадиации возбуждения из начального пункта временных связей вообще по коре и к ослаблению ее по временным связям.

3. Отрицательное действие дифференцированного раздражения обуславливается главным образом тем, что оно действует на ту же восприимчивую область, как индивидуальное раздражение, по той самой причине, как это было указано в предыдущем параграфе. Но кроме того, близкие дифференцированные раздражения приобретают сильное отрицательное свойство благодаря развитию обратных связей между очагом этого раздражения, с одной стороны, и начальным и конечным пунктами и всеми элементами временных связей индивидуального рефлекса, с другой.

4. Каждое постороннее раздражение производит также отрицательное последствие. Это последствие проявляется очень слабо по отношению к достаточно прочным индивидуальным рефлексам и удерживается только короткое время. Это по видимому зависит от того, что путем постороннего раздражения умеренной силы произведенное повышение возбудимости коры проходит очень быстро, уже в течении нескольких секунд после раздражения. Отрицательное действие продолжается несколько дольше, если постороннее раздражение перед тем сочеталось с индивидуальным. Это обуславливается тем, что вызванная путем постороннего раздражения повышенная возбудимость повышается еще больше от действия самого индивидуального раздражения.

5. При определенных условиях, а именно при выработке тонкой дифференциации рефлекса или при образовании отрицательного рефлекса, положительный индивидуальный рефлекс исчезает на долгое время, на многие дни и недели. Это длительное отрицательное последствие должно обуславливаться развитием прочных обратных связей между всей экспериментальной обстановкой и теми двигательными участками коры, которые производят общее движение, а также ориентировочную и голосовую реакцию.

XIII. Отношение индивидуально-приобретенных рефлексов друг к другу.

1. Отношение индивидуального рефлекса к недифференцированному раздражению во время генерализации рефлекса.

Выше рассмотренное отрицательное действие дифференцированных раздражений на индивидуальный рефлекс не является их

специфической особенностью. Оно же свойственно в одинаковой мере и тем необычным раздражениям, которые еще не успели дифференцироваться, т. е. которые вызывают генерализованный рефлекс. Это хорошо видно из многочисленных опытов. Так, напр., если во время рефлекса, вызванного необычным звуком, производить индивидуальное звучание, то результат получится разный в зависимости от того, продолжается ли в момент индивидуального звучания необычный звук, или нет. Если последний действует, то индивидуальное звучание не дает никакого внешнего эффекта, а если он не действует, т. е. если индивидуальное звучание приходится во время последствия генерализованного рефлекса, то оно непременно производит свой собственный эффект. Этот эффект представляет собой или усиление существующего эффекта, или новую ориентировочную реакцию, или в случае неоднородных рефлексов—замену одного рода рефлекса другим. Один такой случай дается на рис. 63. При образовании рефлекса на „Безухе“ на левой передней ноге на звук тонвар. 300 к. рефлексы, как на это обычное раздражение, так и на необычное, протекали следующим образом: сначала антагонистические движения передних ног с визгом и с сильным движением головы, а затем изолированное поднятие левой передней ноги без стопа и движений головы. Во время такого изолированного поднятия ноги, вызванного необычным раздражением зв. 350 к., обычный индивидуальный звук в одном случае, когда он пришелся еще при наличии необычного звука, не вызывает никакого эффекта; а во втором случае, когда он был испытан тоже во время поднятия ноги, но после необычного звука, он дает сильный эффект: изолированное поднятие заменяется антагонистическим движением ног со стоном и движением головы, вслед за которым вновь возникает изолированное поднятие ноги.

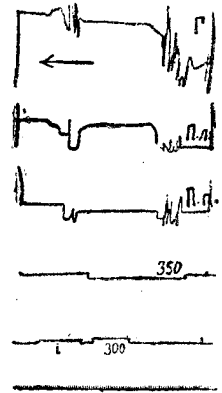


Рис. 63. „Безух“. 18. V. 1918. Отношение генерализованного рефлекса на звук 350 к. к индивидуальному звучанию зв. 300 к. в сек. Последний звук производится два раза: раз во время необычного звука, а другой раз спустя 5 сек. после него. (Прочие объяснения см. в тексте).

Для полной характеристики следует прибавить, что отрицательное действие необычного раздражения на генерализованный рефлекс имеет место только в том случае, если близкие ему необычные и вполне дифференцированные раздражения производят такое действие. Иногда случается, что в силу ли большой устойчивости индивидуального рефлекса или от другой причины дифференцированный раздражитель не устрояет индивидуального рефлекса. В таких случаях недифференцированные раздражения, вызывающие рефлекс, не действуют на индивидуальный рефлекс отрицательным образом (рис. 64).

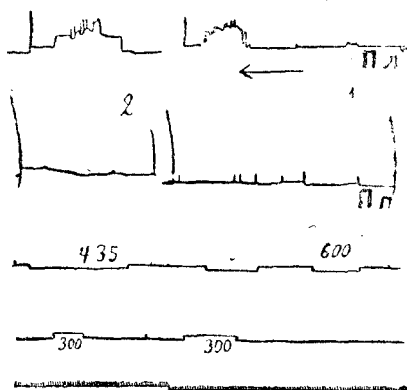


Рис. 64. „Безух“. 17. V. 1918. Отношение дифференцированного и недифференцированного звука к индивидуальному рефлексу на левой передней ноге на звук 300 к. в 1 сек. В оп. 1 сначала производится дифференцированный звук 600 к. в 1 сек, который не вызывает рефлекса. Второй раз во время этого звука испытывается индивидуальный звук 300 к. в 1 сек. и он вызывает обычный рефлекс. В оп. 2 пробуются недифференцированный звук 435 к. в 1 сек. и он производит слабый генерализованный рефлекс — поднятие левой передней ноги. Во время него индивидуальный звук вызывает обычный рефлекс.

Таким образом, необычное раздражение, стоящее близко к индивидуальному раздражению, производит отрицательное действие на индивидуальный рефлекс, совершенно независимо от того, является ли оно совершенно дифференцированным или производит еще генерализованный рефлекс.

Это утверждение стоит в фактическом противоречии с тем мнением, которое господствует в школе Павлова насчет отрицательного действия необычных раздражений. Павлов и его сотрудники придерживаются того мнения, что дифференцируемые необычные раздражения приобретают свои отрицательные

свойства с момента их дифференциации, т. е. с того самого момента, когда они перестают производить генерализованный рефлекс. Мы же нашли, что отрицательное действие их по существу не

зависит от этого: необычные раздражения производят или не производят отрицательного действия независимо от того, вызывают ли они при этом генерализованный рефлекс или нет.

Корковые процессы при описанных взаимодействиях генерализованных индивидуальных раздражений, понятно, должны быть того же характера, как и при рассмотренном выше действии дифференцированных раздражений на индивидуальный рефлекс. В данных здесь опытах мы имеем дело с таким необычным раздражением, которое производит генерализованный рефлекс через временные связи индивидуального рефлекса. Мы будем рассматривать здесь только этот случай. Генерализованное раздражение вызывает рефлекс путем иррадиации вызванного им возбуждения к очагу индивидуального раздражения. Вследствие этого в области данного очага должно произойти повышение возбудимости. Если это повышение возбудимости явится достаточно высоким, то естественно может случиться, что возбуждение, вызванное индивидуальным раздражением, будет иррадиировать, главным образом, по коре и не даст внешнего эффекта через временные связи.

Итак, отрицательное действие всякого необычного раздражения, вызывающего генерализованный рефлекс, на индивидуальный рефлекс обуславливается, подобно действию дифференцированных необычных раздражителей, производимым им повышением возбудимости в области очага индивидуального раздражения. Согласно закону сопряженной иррадиации это создает препятствие для вызова соответствующего рефлекса на индивидуальное раздражение.

2. Отношение однородных индивидуальных рефлексов друг к другу.

Взаимоотношение между однородными индивидуальными рефлексами изучалось мною наиболее подробно. Соответствующие опыты ставились главным образом на „Бобе“. На правой передней ноге этой собаки были образованы следующие рефлексы: на звук тонв. 200 к. в 1 сек., на метроном и на свет электрической лампы. Каждое из этих раздражений в отдельности вызывало совершенно одинаковое движение правой передней ноги.

Метрономом, до образования на него рефлекса, действовал отрицательно на существующий индивидуальный рефлекс на звук 200 к. в 1 сек. Он был с самого начала сильным необычным раздражителем, но затем в результате частых сочетаний с индивидуальными раздражениями он видимо превратился в отрицательный индив. раздражитель. Когда на метроном был образован положительный рефлекс, то отрицательное действие его совершенно исчезло, и притом сейчас же, еще в первый день

опыта. Обнаружить это, пока метроном производит сильный эффект, конечно нельзя. Но можно добиться, чтобы он не давал рефлекса совсем или давал его в значительно более слабой форме. Напр., рефлекс на метроном с самого начала его образования легко устранялся под влиянием звонка, звука тонв. 300 к. в 1 сек. и других звуков. По обычному, если присоединить метроном к одному из необычных звуков, а

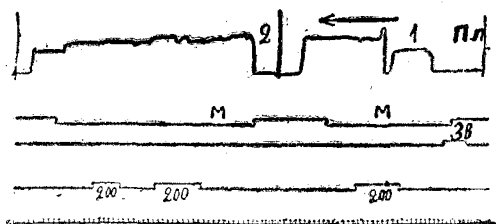


Рис. 65. „Боб“. 16. III. 1917. Действие одного индивидуального рефлекса на другие однородные рефлексы. В оп. 1 вначале производится необычное звучание электрического звонка. К нему присоединяются удары метронома. При этом наступает слабый рефлекс. Во время этого метрономного рефлекса индивидуальный звук тонв. 200 к. в 1 сек. вызывает полный рефлекс. В оп. 2 вызывается обычный метрономный рефлекс. Во время него испытывается дважды индивидуальный звук 200 к. в 1 сек. Первый раз он произвел усиление существующего рефлекса.

затем после нескольких секунд сочетания прекратить необычный звук, то метроном может продолжаться десятки секунд без рефлекса, или будет вызывать сравнительно слабый эффект. Вот, если в течение этого времени произвести звук 200 или свет, то рефлекс на эти индивидуальные раздражения наступает почти так же хорошо, как в норме. Значит, в данном случае метроном не обнаруживает отрицательного действия на индивидуальные рефлексы (см. рис. 65).

Объяснение данного явления не представляет затруднений. Под влиянием необычного раздражения (напр., звонка) возбуждение из очага индивидуального раздражения (метроном) иррадирует в значительной мере по коре больших полушарий. Ко-

нечно, с присоединением метронома возбуждение должно распространяться точно также по путям временных связей метрономного рефлекса и действовать в некоторой степени на двигательный участок правой передней ноги. С присоединением нового индивидуального раздражения—звука 200 к.—возбуждение из начального пункта соответствующей временной связи также начнет иррадиировать вообще по коре, ввиду ее повышенной возбудимости, но одновременно должно действовать и на временные связи обоих рефлексов. Так как конечный пункт является общим для временных связей того и другого рефлекса, то этот конечный пункт будет испытывать возбуждающее действие со стороны временных связей обоих рефлексов; вследствие этого может наступить полный рефлекс.

Вот другой пример взаимодействия однородных рефлексов. Путем длительного или повторного применения метронома без сочетания с электрическим раздражением рефлекс на метроном может быть ослаблен в значительной мере. Во время этого рефлекса звук 200 к. и свет дают полный рефлекс, как если бы не было метрономного раздражения. В тех случаях, когда оба индивидуальные раздражения в отдельности производят слабые эффекты, то вместе они могут вызвать усиленные рефлексы. Таким образом, и в этом случае одно индивидуальное раздражение совершенно не препятствует наступлению рефлекса на другое индивидуальное раздражение.

Имея в виду, что каждое индивидуальное раздражение влияет возбуждающим образом на всю кору больших полушарий, мы не должны были ожидать исключительно описанных выше результатов. Ведь при повышенной возбудимости в коре под влиянием одного индивидуального раздражения иррадиация возбуждения, вызываемая другим индивидуальным раздражением вообще в коре мозга, может оказаться настолько значительной, что внешний эффект от второго индивидуального раздражения будет отсутствовать. Такой результат получился, когда был сочетан звук 200 к. с метрономом, после того как рефлекс на метроном был угашен путем его длительного применения (см. рис. 66).

Это явление станет совершенно понятным, если примем во внимание, что в результате длительной деятельности метронома

корковый двигательный центр был в некоторой мере утомлен, а потому возбуждение его от нового индивидуального раздражения не могло быть в такой мере интенсивным, чтобы после усиленной иррадиации по коре оно могло в достаточной степени распространиться по путям к рабочему органу.

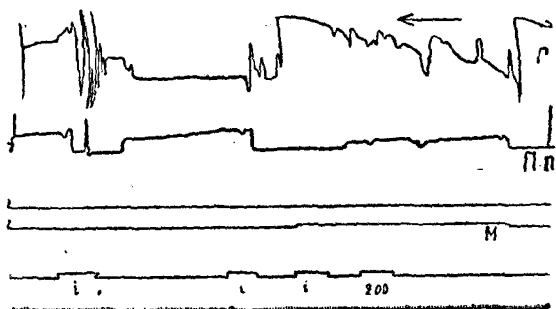


Рис. 66. „Боб“ 16. V. 1917. Отношение одного индивидуального раздражения к другому, вызывающему однородный рефлекс. Сначала происходит длительное раздражение метрономом. В конце длительного метрономного рефлекса звук 200 к. не дает рефлекса, даже ориентировочной реакции, не дает их и сейчас после угашения метрономного рефлекса, и во время стука метронома. Но этот же звук дает рефлекс спустя 12 сек. после метронома в сильной форме и с длительным последствием. По окончании рефлекса, спустя 8 сек., повторение звука 200 к. дает еще более сильный рефлекс.

По работам в лаборатории Павлова также известно, что при комбинации двух индивидуальных раздражений может получиться меньший эффект, чем от каждого раздражения в отдельности (Зеленый, Кашерниова и др.). Здесь комбинация производилась не путем присоединения одного раздражения к другому, а путем одновременного их действия. При этом условии взаимное отрицательное действие должно выступать сильнее, чем в том случае, когда одно раздражение присоединяется во время работы временных связей от другого раздражения. При одновременном действии двух индивидуальных раздражений, возбудимость повышается вообще в коре сразу сильнее, чем от одного раздражения. Поэтому в первом случае возбуждение рассеивается из корковых элементов обоих рефлекторных дуг сильнее, чем в последнем. Это ослабляет возбуждение общего конечного пункта поступательных связей и тем самым уменьшает конечный двигательный эффект.

Итак, действие одного индивидуального рефлекса на другие однородные рефлексы большей частью является положительным, ибо поступательные временные связи обоих рефлексив имеют

один общий конечный пункт. Только в случае такого угашения одного рефлекса, которое связано с некоторым утомлением этого общего конечного пункта, угашенный рефлекс оказывает отрицательное действие на другие рефлексы.

3. Отношение разнородных индивидуальных рефлексов друг к другу.

Вопрос о взаимоотношениях разнородных рефлексов особенно детально изучался мною на „Муре“, на которой были образованы несколько разнородных рефлексов: на задней левой ноге на звук 200 к., на правой передней на чесание спины и на передней левой на звук металлического цилиндра. Чесание спины до образования на него рефлекса не давало ориентировочной реакции. Отрицательное его действие на рефлекс от звука 200 было слабое, ибо проявлялось лишь в том случае, если рефлекс на звук был значительно ослаблен. Звуки металлического цилиндра были испытаны за несколько дней до образования на них рефлекса и они обнаруживали сильное отрицательное действие на существующие рефлексы на чесание и на звук 200 при любом порядке сочетания. Первое звучание металлического цилиндра вызвало ориентировочную реакцию на голове, а впоследствии оно не давало ее.

После того, как были образованы рефлексы на чесание и на звук металлического цилиндра отношение этих индивидуальных раздражений к рефлексу на звук 200 стало очень сложным. Во первых, сильно возросло отрицательное действие чесания на рефлекс, вызываемый зв. 200 к. в 1 сек. Это, однако, наблюдалось не при всех условиях. В определенных случаях, если рефлекс на звук 200 являлся очень сильным, чесание не ослабляло его совсем, или даже, наоборот, производило его усиление. Совершенно то же показал звук 200 по отношению к рефлексу на чесание. Отрицательное действие звука металлического цилиндра на другой рефлекс ничуть не ослабло после образования на него рефлекса. Но опять-таки, если существующий рефлекс являлся очень сильным, то звуки металлического цилиндра также в одних случаях не влияли на него, в других производили его усиление. В свою очередь и звук 200 и чесание оказывали аналогичное разнородное действие на рефлекс, вызванный звуками

металлического цилиндра. Для иллюстрации привожу рис. 67 и 68. На рисунках дается взаимодействие индивидуального рефлекса на чесание с индивидуальным рефлексом на звук 200 к. в сек. На рис. 67 опыт из того периода, когда рефлекс на чесание был молодой; он устранился под влиянием звука 200 к. и уступил место рефлексу на этот звук. На рис. 68 опыт записан на две недели позднее, когда рефлекс на чесание был более или менее закреплен. Под влиянием звука 200 к. рефлекс на чесание не устраняется, наоборот, усиливается на некоторое время, своего же рефлекса на левой задней ноге он не дает.

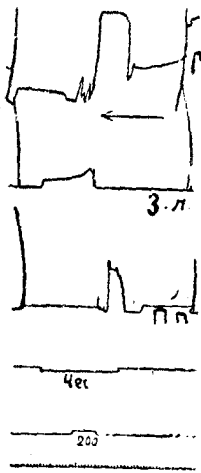


Рис. 67. „Мура“ 2. X. 1917. Взаимодействие разнородных индивидуальных рефлексов. Комбинируются молодой рефлекс на чесание спины на передней правой ноге и старый рефлекс на звук тонвариатора 200 к. в сек. на левой задней ноге. Опыт начинается чесанием, которое вызывает обычный рефлекс на правой передней. К нему присоединяется звук, который вызывает сильную ориентировочную реакцию и поднятие левой задней ноги, существующий же рефлекс на чесание на передней ноге прекращается.

звук 200 следовал без чесания спустя 8 сек. после звука металлического цилиндра и вызвал обычный рефлекс. Последний опыт свидетельствует, что устранение индивидуального рефлекса на

звук 200 к. в оп. 1 было обусловлено не отрицательным последствием звуков мет. цилиндра, а самым чесанием.

Если два разнородных рефлекса равной интенсивности действуют друг на друга, то оба они или исчезают, или же проявляются оба без ослабления. Так, на рис. 70 представлен случай, когда оба рефлекса наступают беспрепятственно: во время существующего рефлекса на задней левой на звук 200, чесание спины производит свой рефлекс на передней правой. Животное, конечно, удерживается в стоячем положении благодаря тому, что опирается на ляжки. На рис. 71 приводится случай устранения обоих рефлексов.

Приведенные фактические результаты насчет взаимодействия разнородных рефлексов могут быть формулированы так:

1) Когда существующий индивидуальный рефлекс обладает небольшой интенсивностью, то он обычно устраняется под влиянием индивидуального раздражения другого более прочного рефлекса; если при этом временные связи последнего рефлекса также недостаточно устойчивы, то новый рефлекс не наступает. Если же временные связи рефлекса на второе индивидуальное раздражение достаточно крепки, то с прекращением существующего рефлекса на первое раздражение наступает новый рефлекс на второе.

2) Когда существующий индивидуальный рефлекс на первое раздражение очень стойкий, то он не подвергается отрицательному действию другого индивидуального раздражения. Более того, существующий сильный рефлекс очень часто еще более усиливается под влиянием другого индивидуального раздражения, при полном

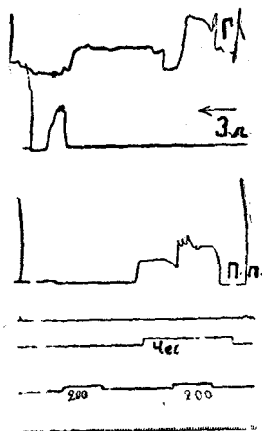
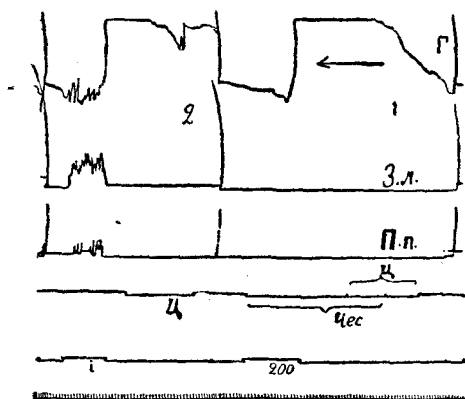


Рис. 68. „Мура“ 17. X. 1917. Комбинация тех же рефлексов, что и на предыдущем рисунке. Сначала идет чесание спины, которое вызывает довольно прочный обычный рефлекс на правой передней ноге. К нему присоединяется звук 200 к. в сек. Он не дает своего рефлекса на задней левой, но производит рефлекс на правой же передней ноге в виде клонических движений; кроме того вызывает ориентировочное движение головы. Через несколько секунд после этой комбинации один звук 200 к. дает обычный рефлекс на задней левой ноге. Он носит такой же слабо клонический характер.

отсутствии соответствующего рефлекса на последнее раздражение.

3) Когда сочетаемые рефлексы одинаково прочны, то может случиться не только их одновременное отрицание в силу взаимного отрицательного действия друг на друга, как это указывалось в первом пункте, но также и одновременное их наступление почти без ослабления.



Следует здесь заметить, что наше суждение о степени интенсивности, прочности или устойчивости того или другого рефлекса в каждом данном случае не является голословным, а непосредственно вытекает из ряда фактических наблюдений. О степени интенсивности рефлекса мы можем судить, напр., из отношения этих рефлексов к индивидуальным и необычным раздражениям, затем, из его устойчивости при угасании, из количества сочетаний с основным раздражением, из величины самого рефлекса и т. д.

Рис. 69. „Мура“. 5 X. 1917. Взаимодействие разнородных рефлексов. В оп. 1 посторонний звук металлического цилиндра (опускание верхнего сигнала с буквой п) сочетается с индивидуальным раздражением—чесанием спины (опускание того же сигнала с буквами Чес.); затем звук мет. цилиндра прекращается, а чесание продолжается. Во время этого чесания производится другое индивидуальное раздражение—звук 200 к. в 1 сек. (повышение нижнего сигнала). В оп. 2 звук 200 к. в сек. следует после звуков мет. цилиндра без чесания. Прочие объяснения см. в тексте.

Теперь перейдем к выяснению тех основных процессов, которые обуславливают означенное взаимодействие разнородных рефлексов.

Каждый раз, когда одно индивидуальное раздражение производится в момент индивидуального рефлекса от другого раздражения, в коре больших полушарий происходит следующее взаимодействие. В момент существующего индивидуального рефлекса возбуждение возникает, во 1-х, в начальном пункте временных путей, т. е. в очаге, который воспринимает индивидуальное раздражение, во 2-х, в элементах временных связей,

в 3-х, в конечном пункте временных путей, т. е. двигательном аппарате коры для реагирующей ноги и, в 4-х, в корковых участках, воспринимаящих вторичные проприоцептивные раздражения. Эти возбуждения не являются строго локализованными в данных элементах коры. Они иррадируют более или менее по всей коре больших полушарий. Возбуждение каждого коркового элемента, конечно, сопровождается повышением возбудимости. Но в некоторой степени это должно произойти и во всей коре в связи с иррадирующим возбуждением. С присоединением к данному рефлексу нового индивидуального раздражения, в коре больших полушарий создаются новые очаги возбуждения и вновь происходит иррадиация возбуждения вообще в коре. Так как в момент присоединения кора уже находилась в состоянии повышенной возбудимости, то иррадиация возбуждений из вновь возбужденных элементов должна быть сравнительно сильнее и соответственно с этим, конечно, должна повыситься возбудимость коры еще больше. Это, в свою очередь, является условием для усиления иррадиации импульсов из корковых элементов, возбужденных первым раздражением. Рассуждая таким образом, мы должны прийти к заключению, что через некоторое время возбуждение конечного пункта временных путей существующего рефлекса может в силу все возрастающей иррадиации возбуждения по коре ослабеть до такой степени, что данный рефлекс исчезнет совершенно. Это, понятно, может произойти в том случае, если влияние второго индивидуального раздражения вообще на

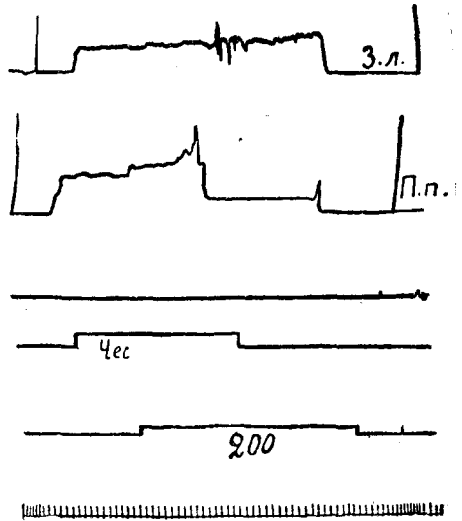


Рис. 70. „Мура“ 17. X. 1917. Одновременное выступление двух разнородных рефлексов. Верхняя кривая записывает движение левой задней ноги в ответ на звук 200 кол. в сек., нижняя — движение правой передней на чесание спины. (Прочие объяснения см. в тексте).

кору явится достаточно сильным. Если же этого нет, т. е. если от второго раздражения деятельность корковых элементов вообще мала, то и иррадиация возбуждения из элементов рефлекторной дуги первого рефлекса по коре будет малой, а поэтому второе раздражение может не оказать влияния на этот рефлекс. Конечно, в этом случае, рефлекс на второе раз-

дражение должен подвергнуться устранению, ибо повышение возбудимости коры от первого, более сильного рефлекса, может быть настолько большим, что возбуждение из корковых элементов, возбужденных вторым раздражением, в значительной мере будет иррадиировать вообще в коре мозга. Сообразно с этим возбуждение конечного пункта соответствующих временных путей окажется недостаточным для вызова рефлекса.

Другая картина должна получиться в том случае, если второе индивидуальное раздражение возбуждает очень прочные временные связи, более прочные, чем те, которые действуют в существующем рефлексе на первое раздражение. Теперь произойдет не только прекращение последн. ре-

флекса, но и замена его новым, отвечающим второму раздражению, ибо, когда иррадиация возбуждений из обеих возбужденных рефлекторных дуг по коре большого полуш. приведет к прекращению существующего рефлекса, тогда возбуждение конечного пункта более деятельных временных связей, возбуж-

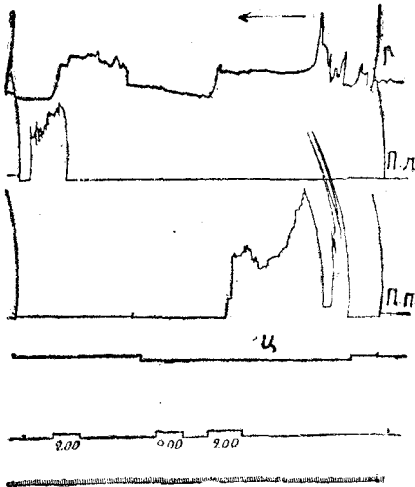


Рис. 71. „Мура“. 27. X. 1917. Одновременное отрицание двух разнородных рефлексов. Сначала производится звук металлического цилиндра, который вызывает рефлекс на правой передней ноге; к нему дважды присоединяется звук 200 к. в 1 сек. Оба раза последний звук не дает своего рефлекса на ногу, а в первый раз он устранил существующий рефлекс на звуки металлического цилиндра. После этой комбинации звук 200 к. в сек. в отдельности дает обычный рефлекс на левой задней ноге.

даемых вторым раздражением, может оказаться еще достаточным для вызова соответствующего движения ноги.

Если имеется налицо сильный индивидуальный рефлекс, а значит сильное повышение возбудимости корковых элементов соответствующей дуги, то присоединение нового индивидуального раздражения может усилить путем иррадиации активное состояние элементов временных путей существующего рефлекса. Это, конечно, должно произойти в том случае, если второе раздражение не поведет к особенно сильному возбуждению соответств. ему временных связей. Если же оно поведет к этому, тогда, наоборот, может случиться ослабление существующего рефлекса. Это должно случиться в силу дальнейшего значительного повышения корковой возбудимости больших полушарий; а в связи с этим неизбежно должна будет усиливаться иррадиация возбуждения из корковых элементов дуги первого рефлекса.

Когда возбуждение, иррадирующее по коре больших полушарий из корковых элементов каждой из одновременно возбужденных рефлекторных дуг, в такой мере повышает возбудимость коры, что это поведет в свою очередь к усиленной иррадиации возбуждения из временных путей, тогда естественно не может получиться ни один из сочетаемых рефлексов. Это должно иметь место при сочетании равносильных рефлексов не особенно большой устойчивости. Если же, наоборот, иррадиация возбуждений из корковых элементов одновременно возбужденных рефлекторных дуг не в такой мере повышает возбудимость коры, чтобы последнее обстоятельство подействовало в свою очередь отрицательным образом на деятельность этих дуг, тогда оба рефлекса имеют возможность одновременно проявиться на периферии, что и бывает при комбинации одинаково очень сильных и прочных рефлексов.

Итак, отношение разнородных рефлексов друг к другу очень сложное и очень разнообразное, причем исход комбинации разнородных рефлексов тоже определяется прочностью и интенсивностью сочетаемых рефлексов и еще порядком сочетания. Нервные процессы, лежащие в основе взаимодействия этих рефлексов, заключаются в распространении возбуждения вообще в коре мозга и по временным связям, согласно закону сопряженной иррадиации.

4. Отношение последовательного рефлекса к посторонним необычным и индивидуальным раздражениям.

Отношение обычных и необычных раздражений к последовательному рефлексу изучалось мною на нескольких собаках. Но

для иллюстрации буду пользоваться только материалом из опытов с последовательными рефлексами на звонок (правая передняя нога) и на свет электрической лампы (левая задняя нога), образованными на „Муре“.

Последовательный рефлекс на звонок не устранялся употребляемыми мною необычными раздражениями, если последние кончились или одновременно со звонком, или же раньше его (См. рис. 72). Рефлекс устранялся некоторыми необычными раздражениями только в том случае, если они продолжались после звонка. Напр., метроном в первые дни образования рефлекса на звонок регулярно устранял этот рефлекс. Это случалось даже тогда, если стук метронома продолжался после звонка всего 3—5 сек.; а впоследствии с укреплением последовательного рефлекса продолжение метронома иногда на 10—20 сек. оказывалось недостаточным для устранения последовательного рефлекса (См. рис. 73).

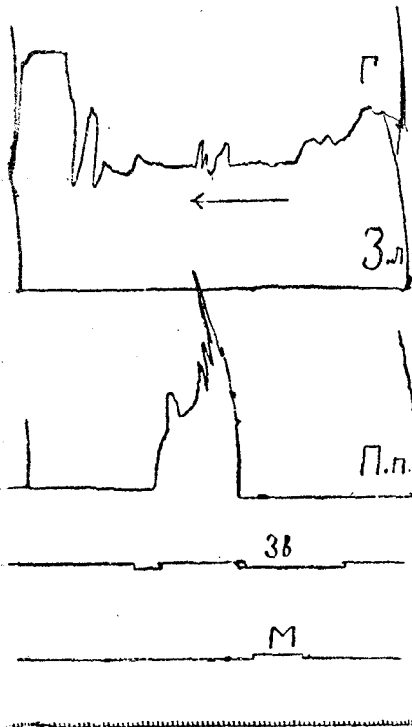


Рис. 72. „Муре“. 16. IX. 1917. Отношение необычного раздражения стука метронома к последовательному рефлексу на звонок. В данном опыте стук метронома (М) производится во время звонка (зв.) и прекращается раньше его. Последовательный рефлекс наступает по обычному.

оказывалось недостаточным для устранения последовательного рефлекса (См. рис. 73).

Последовательный рефлекс на звонок устранялся под влиянием других индивидуальных раздражений обычно также только в том случае, если последние кончались после звонка. Это наблюдалось даже в том случае, если присчитаеваемые индивидуальны. раздражения сами по себе не давали рефлекса в силу угасания.

После того как, напр., рефлекс на левой задней ноге на звук металлического цилиндра был угашен путем многократного повторения без комбинации с электрическим раздражением, было произведено сочетание этого звука с электрическим звонком, который обычно производил последовательный рефлекс на правой передней ноге. В результате этого сочетания последний рефлекс на звонок был устранен, но сейчас же после звонка появился угашенный рефлекс на звуки металлического цилиндра (см. рис. 74).

Последовательный рефлекс на свет легко устраняется всякого рода индивидуальными раздражениями. Это происходило независимо от

того, вызывался ли во время света рефлекс, отвечающий сочетаемому раздражению, или нет. Затем это происходило также независимо от того, когда заканчивалось данное раздражение: до света или после него.

Точно также последовательный рефлекс на свет устранялся всякого рода необычными раздражениями, как стуком метронома, звуком тонвариатора 450—300 кол. в сек., и также совер-

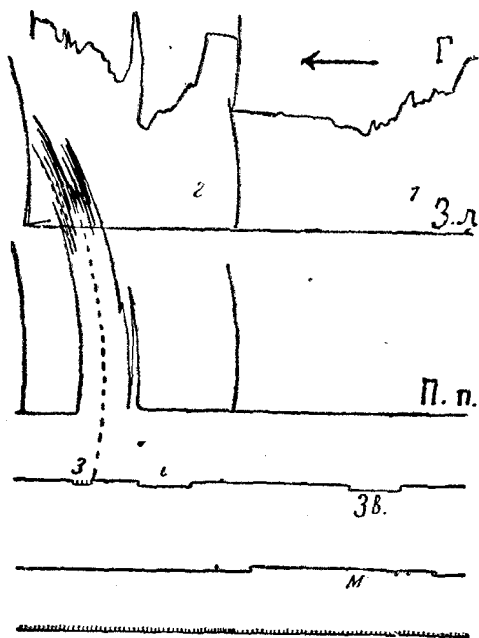
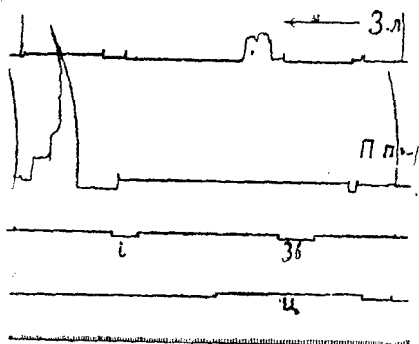


Рис 73. „Мура“. 16. IX. 1917. Отношение необычного раздражения стука метронома к последовательному рефлексу на звонок. В оп. 1 звонок производится во время метронома, при чем кончается раньше последнего. Последовательный рефлекс отсутствует. В оп. 2 производится один звонок и дает сильный последовательный рефлекс.

шенно независимо от того, когда они кончались. Впрочем случилось и таким образом, что постороннее раздражение не устраняло рефлекс, если оно кончалось раньше света.

Так, на рис. 75 индивидуальный звук тонвариатора 200 к. в 1 сек., производится во время света, который должен был вызвать последовательный рефлекс. Звук вызвал совпадающий рефлекс на задней левой ноге и устранил последовательный ре-



флекс на свет. На рис. 76 производится во время того же света дифференцированный звук 450 к. в 1 сек. Звук своего рефлекса не дает, но устраняет последовательный рефлекс на свет.

Итак, в отношении посторонних раздражений последовательные рефлексы на звонок и на свет обнаруживают большое различие. В то время как рефлекс на звонок не устраняется никакими посторонними раздражениями, если они кончаются раньше прекращения звонка, рефлекс на свет, наоборот, легко устраняется как обычными индивидуальными, так и необычными посторонними

Рис. 74. „Мура“. 27. X. 1917. Отношение угасшего индивидуального рефлекса на левой задней ноге на звучание металлич. цилиндра к последовательному рефлексу на правой передней ноге на звонок. В оп. 1 во время звуков цилиндра дается звонок: ни до звонка, ни во время него рефлекса не было. Рефлекс наступил после звонка и притом на левой задней, который обычно вызывается звуками металлич. цилиндра. В оп. 2 тот же звонок производит обычный последовательный рефлекс на правой передней ноге.

раздражениями, и притом даже в том случае, если кончаются раньше света.

Эта легкость устранения светового рефлекса безусловно стоит в связи со слабым возбуждением начального пункта временных связей, но в некоторой малой степени она несомненно зависит и от слабой деятельности других элементов временных связей. Свет электрической лампочки, хотя и становится с повторением подкреплений все более и более сильным раздражителем, но он в этом отношении все-таки оказывается ниже других существующих индивидуальных раздражителей. Это и по-

нятно, ибо интенсивность индивидуального сигнала между прочим зависит от степени взаимодействия между начальным и конечным пунктами временных связей. Кроме того это взаимодействие должно быть вообще много слабее в последовательных рефlekсах, чем в совпадающих. Поэтому при взаимодействии света с другими индивидуальными раздражителями свет не может взять верх: возбужде-

ние, вызванное светом в зрительной воспринимающей области, иррадирует в коре, благодаря повышению возбудимости последней под влиянием присочетаемого индивидуального раздражения. Несомненно, что в тех случаях, когда постороннее индивидуальное раздражение — чесание — производит рефлекс во время света, значительную роль играет в означенном повышении корковой возбудимости точно также иррадиация возбуждения из временных связей и конечного двигательного пункта индивидуального рефлекса на чесание. Послед-

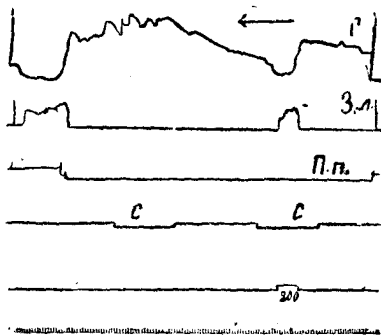


Рис. 75. „Мура“. 20. XI. 1917. Отношение последовательного рефлекса на левой задней ноге на свет к рефлексу той же ноги на звук 200 к. в 1 сек. Последний раздражитель вызвал свой рефлекс во время света с ориентировочной реакцией и устранил последовательный рефлекс на свет. Повторный свет спустя 30 сек. дал обычный последовательный рефлекс.

овательный рефлекс на свет устраняется даже в том случае, если рефлекс на присочетаемое индивидуальное раздражение предварительно был угашен, или если свет сочетался просто с необычным дифференцированным раздражением. В этих случаях безусловно определенную роль играют обратные связи от общего двигательного участка к очагам угашенного или дифференцированного раздражителя. Возбуждение поступательных временных связей последовательного рефлекса должно иррадиировать через этот двигательный участок не только по обратным связям последовательного рефлекса, но также по указанным обратным связям к очагам присочетаемого раздражения.

Как указывалось выше, последовательный рефлекс на свет устраняется посторонними раздражениями даже в том случае, если это постороннее раздражение кончается раньше индивидуального. Подобное явление наблюдалось и с совпадающими рефlekсами. Совпадающий рефлекс в определенных условиях не наступает после постороннего раздражения, даже если последнее прекращается на много раньше индивидуального раздражения. Иррадиация возбуждения с начального пункта временных путей не прекращается сейчас после постороннего раздражения, ибо, во 1-х, вызванная последним повышенная возбудимость удержи-

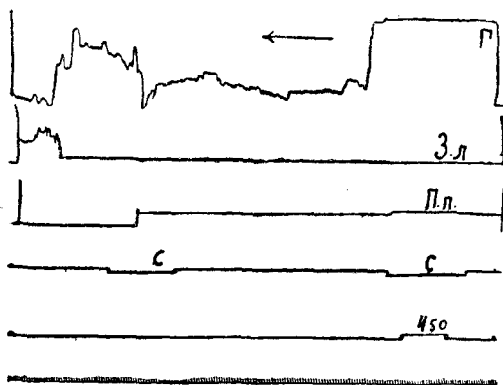


Рис. 76. „Мура“. 17. XI. 1917. Отношение последовательного рефлекса на свет к необычному звуку тонвариатора 450 кол. в 1 сек. Этот звук окончился раньше света, но устранил последовательный рефлекс. Повторный свет спустя 80 сек. дает последовательный рефлекс.

вается некоторое время после него, а во 2-х, это повышение возбудимости поддерживается в некоторой мере возбуждением, иррадирующим из начального пункта временных путей. Но в некоторых случаях последовательный рефлекс на свет получается, несмотря на то, что свет перед окончанием находился в сочетании с посторон. раздражением. Это, конечно, происходит при том усло-

вии, если иррадиация возбуждения с начального пункта временных путей в зрительной области коры успеет прекратиться еще во время света и потому это возбуждение начнет распространяться по временным путям к соответств. двигательным участкам.

То явление, что последовательный рефлекс на звонок не подвергается устранению, если постороннее раздражение оканчивается одновременно или раньше его, не представляет опять-таки затруднений для объяснения. Звуки являются для собак наиболее сильными раздражителями. Из употребляемых мною звуков электрический звонок занимал в этом отношении пер-

вое место. Вот поэтому возбуждение, вызываемое звонком в слуховой области, а также во всей коре больших полушарий, должно было являться намного сильнее, чем от других употребляемых мною необычных и индивидуальных звуков. Это видно также из того, что звонок на „Муре“ все время, как до образования на него последовательного рефлекса, так и после этого, устранял любой из индивидуальных рефлексов при любом порядке сочетания. Кроме того, звонок, как сильный раздражитель, безусловно образует более прочные временные связи, чем такой слабый раздражитель, как свет обыкновенной электрической лампы в 25 свечей, ибо, как указывалось выше, степень развития временных связей между данными очагами зависит между прочим от интенсивности возбуждений, которыми один очаг действует на другой. Поэтому совершенно естественно, что при действии посторонних раздражений возбуждение, произведенное звонком в начальном пункте временных путей, иррадирует в такой мере по коре, что оно еще в состоянии возбудить временные связи и тем вызвать обычный последовательный рефлекс.

Последовательный рефлекс на звонок устраняется только в том случае, если постороннее раздражение продолжается после звонка, значит, когда отрицательное действие постороннего раздражения главным образом направляется на конечный пункт временных путей. Так действует, напр., на „Муре“ необычное раздражение — метроном. Какое-либо индивидуальное раздражение также устраняет последовательный рефлекс, если оно продолжается после звонка, но при этом очень часто взамен последовательного рефлекса наступает рефлекс присочетаемого индивидуального раздражения. Это происходит даже в том случае, если рефлекс на данное индивид. раздражение был угашен. Объяснение данного явления опять-таки совершенно укладывается в рамки известных законов взаимодействия.

Отрицательное действие угасшего индивидуального раздражителя, положим, напр., звуков металл. цилиндра, на последовательный рефлекс на звонок должно заключаться прежде всего в том, что эти звуки поднимают общую возбудимость коры и этим способствуют усиленной иррадиации возбуждения из корковых элементов дуги последовательного рефлекса. Но ведь это иррадирующее возбуждение будет сильно действовать на те элементы временных связей, которые возбуждаются звуками

металл. цилиндра непосредственно, ибо как раз эти элементы должны обладать наибольшею возбудимостью. Отсюда, слабое возбуждение корковых элементов угасшего рефлекса на звук мет. цилиндра превращается в значительное возбуждение, способное дать периферический эффект (См. рис. 74). Аналогичное явление также нередко случается при взаимодействиях между разнородными совпадающими индивидуальными рефлексам, как это указывалось выше.

Итак, отношение индивидуальных последовательных рефлексов к посторонним необычным и индивидуальным раздражениям зависит, во 1-х, от интенсивности возбуждения и степени возбудимости в корковых элементах последовательного рефлекса, во 2-х, от интенсивности irradiрующего возбуждения и степени повышения возбудимости вообще в коре мозга под влиянием посторонних раздражений и, в 3-х, от степени развития обратных связей между корковыми двигательными участками и корковыми воспринимающими очагами посторонних раздражений.

5. Отношение запаздывающего рефлекса к посторонним необычным и индивидуальным раздражениям.

Отношение запаздывающих рефлексов к посторонним необычным и индивидуальным раздражениям в общем таковы же, как последовательного рефлекса. Как известно по лаборатории Павлова, сильное необычное раздражение ведет к устранению неактивной фазы: рефлекс начинается с самого начала индивидуального сигнала. Слабое раздражение, особенно такое, которое часто употребляется в качестве необычного раздражения, не влияет на течение запаздывающего рефлекса. Так, в моих опытах на „Муре“ запаздывающий рефлекс на правой передней ноге на чесание не менялся под влиянием необычного звука метронома.

Запаздывание рефлекса — его недеятельная фаза — обуславливается, как это было показано выше, значительным развитием обратных временных связей. Возбуждение с конечных пунктов поступательных временных связей распространяется преимущественно в эти обратные связи и потому оно не в со-

стоянии дать, согласно закону сопряженной иррадиации, периферического эффекта. Это продолжается до тех пор, пока произойдет утомление или угасание обратных связей, после чего возбуждение из двигательных конечных пунктов начинает идти преимущественно по пирамидным путям к координирующим аппаратам конечности. Сильное необычное раздражение превращает неактивную фазу в активную, очевидно, потому что под влиянием сильного необычного раздражения возбудимость в коре повышается в значительной мере. Вследствие этого возбуждение конечных пунктов поступательных связей может усиливаться в такой мере, что оно в состоянии дать на периферии соответствующий эффект, не взирая на его иррадиацию в обратные связи и другие нервные пути. Но, конечно, при некоторых особенно сильных необычных раздражениях может случиться полное исчезновение рефлекса, а именно вследствие сильной иррадиации возбуждения из всех элементов временных связей.

Отношение запаздывающего рефлекса к посторонним индивидуальным рефлексам исследовано мной подробно на „Муре“, у которой были образованы следующие индивидуальные рефлексы: 1) запаздывающий рефлекс на чесание спины с отставлением в 60 сек. на правой передней ноге, 2) совпадающий рефлекс на звук тонвариатора 200 к. в 1 сек. на левой задней ноге, 3) совпадающий рефлекс на звук металлического цилиндра на левой передней ноге, 4) последовательный рефлекс на свет электрической лампы на левой задней ноге и 5) последовательный рефлекс на звонок на правой передней ноге.

Рассмотрим сначала отношение запаздывающего рефлекса на чесание к последовательному рефлексу на звонок. Положим, чесание начинается сейчас же после звонка и продолжается долго по прекращении последнего. Звонок дает свой последовательный рефлекс во время чесания и, что характерно, еще в более интенсивной форме, чем отдельно, но при этом запаздывающий рефлекс на чесание отсутствует. Если чесание и звонок начинать одновременно и чесание прекратить много раньше звонка, то и тогда последовательный рефлекс наступает безпрепятственно. У этих рефлексов по отношению к поступательным временным связям имеется общий конечный пункт в коре мозга. Поэтому, когда этот пункт будет получать усиленное возбуж-

дение по путям поступательных временных связей последовательного рефлекса, чесание не может помешать наступлению соответствующего рефлекса. Наоборот, чесание должно усилить этот эффект, ибо как только повысится возбудимость конечного пункта

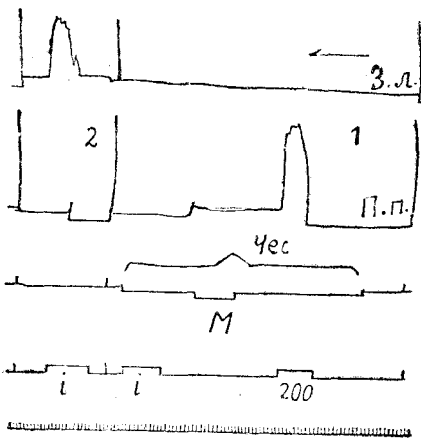


Рис. 77. „Мура“. I. XII. 1917 г. Влияние постороннего индивидуального раздражения на недействительную фазу запаздывающего рефлекса на чесание спины. Верхняя кривая от левой задней ноги, нижняя от правой передней. Восьмой день работы с образованием запаздывающего рефлекса. В оп. 1 производится чесание около одной минуты (Чес.) Во время этого чесания индивидуальный звук 200 к. в 1 сек. производился два раза по 10 сек. в начале и конце чесания (нижний сигнал 200). Первый раз он дал рефлекс на правой передней ноге, а второй раз не дал эффекта. В середине чесания производится необычный звук метронома (М), который также не дает положительного эффекта. Сам запаздывающий рефлекс отсутствует. В оп. 2 пробуются один индивидуальный звук 200 к. и он дает обычный рефлекс на задней левой ноге.

и нисходящих путей под влиянием последовательного рефлекса, тогда, согласно закону сопряженной иррадиации, возбуждение поступательных связей неактивной фазы запаздывающего рефлекса сильнее будет действовать на эти первые элементы. Вследствие этого, запаздывающий рефлекс может превратиться в совпадающий. Об этом, собственно говоря, и свидетельствует факт усиления последовательного рефлекса во время чесания.

Отношение запаздывающего рефлекса к разнородным рефлексам чрезвычайно сложно. Так, например, индивидуальный звук 200 к. в 1 сек., который нормально дает рефлекс на задней левой ноге, во время неактивной фазы чесания то дает рефлекс, то нет; если он дает рефлекс, последний наступает не на задней левой, а на правой передней ноге, т. е. как бы производит превращение за-

паздывающего рефлекса в совпадающий. Вот, напр., на рис. 77 во время неактивной фазы чесания дважды пробовался звук 200 к. Первый раз он вызвал совпадающий рефлекс на правой передней ноге, а второй раз не произвел никакого эффекта.

Если во время недействительной фазы чесания разнородный индивидуальный рефлекс отсутствует, так это безусловно зависит от того, что в этой фазе соответствующие временные связи находятся в деятельности и потому из них все время иррадирует возбуждение, которое повышает возбудимость вообще в коре. Это, конечно, может быть в определенных случаях совершенно достаточно для устранения разнородного рефлекса. Вызванная при этом иррадиация возбуждения из нервных элементов разнородного рефлекса со своей стороны влияет на общую возбудимость и в частности на двигательные участки и на временные связи запаздывающего рефлекса. Если вследствие этого возбуждение данных связей усилится в более или менее значительной степени, то через эти связи может получиться соотв. внешний эффект, и тем самым произойдет превращение запаздывающего рефлекса в совпадающий.

В определенных случаях, когда присчитаемое индивидуальное раздражение дает сильный и прочный рефлекс, оно может вызвать свой эффект и во время неактивной фазы запаздывающего рефлекса. Это, например, наблюдалось мною при испытании старого рефлекса на индивидуальный звук 200 к. в 1 сек., если до этого момента указанный звук несколько раз подкреплялся основным раздражением (См. рис. 78). Если же данный индивидуальный звук производился во время положительного рефлекса на чесание, тогда иной раз последний рефлекс на правой передней ноге прекращался и наступал новый рефлекс на левой задней. Очевидно, в этих случаях временные связи присчитаемого рефлекса приходили в такое сильное возбуждение, что они не только давали свой периферический эффект, но даже прекращали существующий эффект на чесание, благодаря повышению возбудимости под влиянием иррадиации возбуждения из элементов рефлекторной дуги присчитаемого рефлекса.

Следует отметить, что такое отношение запаздывающего рефлекса к разнородным индивидуальным рефлексам ни в какой мере не зависит от неактивной фазы. Совершенно аналогичная картина явлений наблюдается в тот период образования запаздывающего рефлекса, когда чесание не давало запаздывания, когда рефлекс был еще совпадающим. Типичная иллюстрация дается на рис. 79. Здесь индивидуальный звук металлического цилиндра дважды пробуетея в то время, когда чесание дает

совпадающий рефлекс. Оба раза он не дал своего рефлекса на левой передней ноге, а произвел усиление существующего рефлекса на правой передней. Очевидно, мы должны искать объяснение для этого извращения рефлекса в том же изменении возбудимости вообще в коре и в частности в корковых элементах дуги чесательного рефлекса, о котором уже говорилось выше.

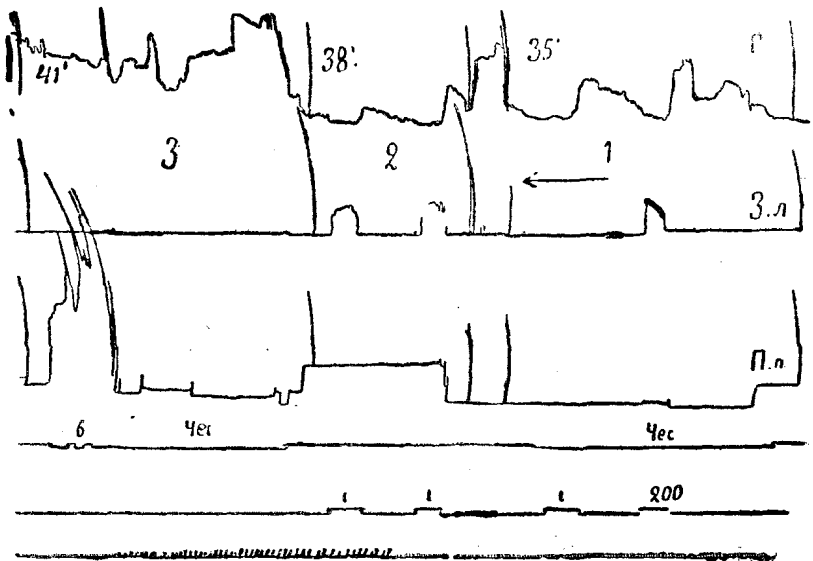


Рис. 78. „Мура“ 7. XII. 1917. Отношение запаздывающего рефлекса на правой передней ноге на чесание спины к разнородному рефлексу на задней левой ноге на звук 200 к. в 1 сек. В оп. 1 во время чесания производится звук 200 к. в 1 сек. Первый раз он дает рефлекс на задней левой, а второй раз не дает эффекта. Чесание также не дало своего рефлекса. В оп. 2 тот же звук производит обычный рефлекс. В оп. 3 одно чесание; оно тоже произвело обычный запаздывающий рефлекс.

Следует отметить, что приведенный фактический материал стоит в явном противоречии с гипотетическим представлением Павлова о природе неактивной фазы запаздывающего рефлекса. Если другие индивидуальные раздражения производят положительный эффект через рефлекторную дугу запаздывающего рефлекса, то естественно думать, что корковые элементы данной дуги не находятся в состоянии угнетения или торможения, а, наоборот, они все время находятся в состоянии повышенной возбудимости. Только благодаря этому присчитаемое индивидуальное раздражение в состоянии производить реакцию через эти элементы запаздывающего рефлекса. Что во время неактивной фазы присчитаемое индивидуальное раздражение в определенных случаях не дает своего рефлекса, это опять-таки ни в коем случае не свидетельствует о тор-

можении во время неактивной фазы, ибо совершенно то же самое наблюдается в тот период работы, когда чесание еще дает сильный совпадающий рефлекс, когда нет еще неактивной фазы.

Итак, отношение запаздывающих рефлексов к посторонним необычным и индивидуальным раздражениям не представляет ничего своеобразного. Это отношение всецело определяется функциональным состоянием временных связей запаздывающего рефлекса и тем физиологическим действием, какое производится посторонним необычным или индивидуальным раздражением. Превратится ли запаздывающий рефлекс в совпадающий, или нет, даст ли присочетаемое индивидуальн. раздражение свой эффект или нет, — все это зависит от степени изменения возбудимости вообще в коре и в частности во временных связях под влиянием иррадиации возбуждения из всех корковых элементов, возбуждаемых сочетаемыми раздражениями.

6. *Отношение отрицательного индивидуального рефлекса к посторонним необычным раздражениям и положительным индивидуальным рефлексам.*

Путем экспериментального анализа было установлено, что индивидуально приобретенное отрицательное действие основано на преобладающем развитии обратных временных связей между элементами поступательных временных связей и очагом возбуж-

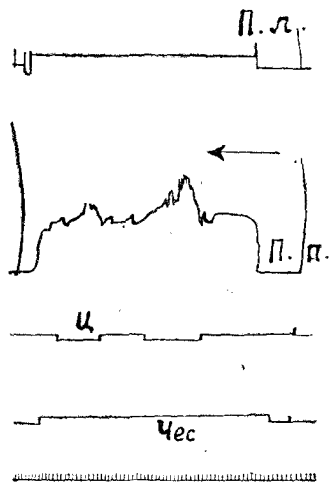


Рис. 79. „Мура“ 25 XI. 1917. Влияние индивидуального раздражения — звуков металлического цилиндра, вызывающего рефлекс на левой передней ноге, на совпадающий рефлекс правой передней ноги на чесание спины. 2-й день образования запаздывающего рефлекса на чесание спины, когда еще чесание давало совпадающий рефлекс. Чесание продолжается около минуты (нижний сигнал) и все время правая передняя нога поднята (нижняя кривая). Во время чесания дважды производится звучание металлического цилиндра (верхний сигнал п). Оба раза произошло усиление существующего рефлекса на правой передней ноге, левая передняя нога не реагирует (верхняя кривая).

дения, воспринимающим отрицательное раздражение. Под влиянием отрицательных раздражений возбудимость обратных временных связей может повыситься в такой мере, что возбуждение поступательных временных связей, вызванное положительным индивидуальным раздражением, в значительной мере распространяется через эти обратные временные связи. По закону же сопряженной иррадиации возбуждения, возбуждение поступательных связей достигнет конечного пункта временных путей, т. е. коркового двигательного или секреторного участка, в такой мере, что оно не произведет обычного внешнего эффекта.

Посмотрим сначала, каково отношение посторонних раздражений к отрицательному индивидуальному рефлексу.

Как известно из лаб. Павлова, отрицательный индивидуальный рефлекс подобно положительному индивидуальному рефлексу, ослабевает или совершенно устраняется под влиянием посторонних необычных раздражений. Именно, если комбинация отрицательного и положительного индивидуального раздражения сопровождается необычным посторонним раздражением, то может наступить положительный рефлекс или частично, или даже полностью. Особенно сильно влияют необычные раздражители того же качества, как и отрицательное индивидуальное раздражение. Это действие необычных раздражений быстро угасает. По данным Николаева (287) одно и то же необычное раздражение действует на отрицательный, индивидуальный рефлекс сильнее и несколько дольше, чем на положительный рефлекс. Действие необычных раздражений на отрицательный рефлекс несомненно зависит от характера влияния их на кору больших полушарий. Как уже мы видели выше, необычные раздражения путем иррадиации возбуждения через корковые двигательные участки ориентировочной реакции и затем при посредстве вторичных проприоцептивных раздражений производят общее повышение возбудимости всей коры. Это должно привести к усиленной иррадиации возбуждения из очага, воспринимающего отрицательное индивидуальное раздражение, и из сравнительно слабо развитых обратных временных связей. Сообразно с этим возбудимость обратных временных связей отрицательного рефлекса не повысится более или менее значительно, и вследствие этого положительный рефлекс может наступить без изменения.

Раз все дело в общем повышении возбудимости коры, то необычное раздражение могло бы подействовать аналогичным образом и на положительный рефлекс. В результате не должен был бы получиться и этот положительный рефлекс. Это так и бывает, если постороннее раздражение при сочетании с положительным индивидуальным рефлексом в отдельности устраняет его полностью, как это хорошо видно по опытам Николаева. Но дело в том, что, как указывалось выше, отрицательное действие постороннего раздражения выступает сильнее по отношению к более молодым и менее прочным, менее деятельным рефлексам, чем к более старым, более стойким, более деятельным. Отрицательный рефлекс один из наиболее непрочных и наименее деятельных рефлексов. Совершенно ясно, что постороннее раздражение скорее и легче должно устранять отрицательный рефлекс, чем положительный. Поэтому при присоединении постороннего раздражения к обычной комбинации отрицательного и положительного раздражения, должно исчезнуть первым делом действие отрицательного раздражения на индивидуальный рефлекс и через это должен быть вызван эффект положительного индивидуального раздражения.

Итак, отрицательные индивидуальные рефлексy устраняются или не устраняются под влиянием посторонних раздражений по типу положительных индивидуальных рефлексов.

Обратимся теперь к взаимодействию между отрицательным раздражением и положительным рефлексом. Отрицательное действие отрицательного раздражения на положительный рефлекс сильнее всего выступает при такой комбинации, когда положительный индивид. раздражитель присоединяется к отрицательному. При этом не имеет значения, через сколько времени от начала последнего присоединилось положительное раздражение: через долю сек. или многие десятки секунд. Это отрицательное действие значительно слабее при обратном порядке сочетания. Когда положительный рефлекс уже существует, отрицательный индивидуальный раздражитель действует очень слабо, с большой постепенностью и после большого скрытого периода (рис. 10, стр. 40).

Отрицательный раздражитель не оставляет за собой более или менее значительного последствия. Даже через несколько секунд после него положительный раздражитель дает полный

рефлекс (рис. 80, оп. 2). Но индивидуальный отрицательный раздражитель обнаруживает длительное отрицательное последствие, если некоторое время сочетать его с индивидуальным раздражителем. В этом случае положительный индивидуальный раздражитель можно продолжать десятки секунд и затем прерывать его на многие секунды и вновь начинать, не вызывая при этом рефлекса (рис. 80, оп. 1). Словом, индивидуальный отрицательный раздражитель обнаруживает такое же действие на индивид. рефлекс, как дифференцированное или постороннее необычное раздражение.

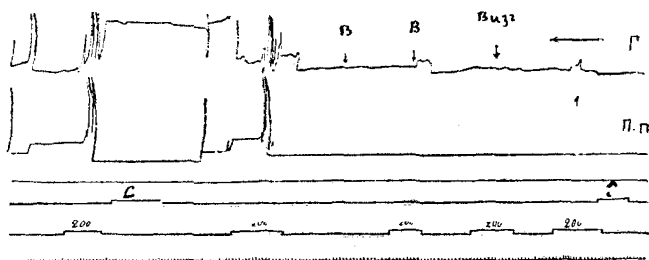


Рис. 80. „Боб“ 22. I. 1917. Действие отрицательного индивидуального раздражения—света электрической лампы—на индивидуальный рефлекс на звук 200 кол. в сек. В оп. 1 свет появляется до звука, но затем оба продолжают 2,5 сек., после чего звук один продолжается 1,5 мин. с перерывами. Первый перерыв на 11 сек., после перерыва звук продолжает не давать рефлекса. Второй раз звук прерывается спустя 36 сек. после света на 13 сек. и по возобновлении вновь не дает рефлекса. Лишь после третьего перерыва в 32 сек. звук дает рефлекс. В оп. 2 тот же звук производится спустя 2 сек. после света с продолжительностью в 15 сек. и дает полный рефлекс.

Явление отрицательного действия на положительный рефлекс, как указывалось выше, обуславливается усиленной иррадиацией возбуждения из элементов временных путей положительного рефлекса через обратные связи к очагу отрицательного раздражения. По закону сопряженной иррадиации возбуждение это может происходить только в том случае, если возбудимость обратных связей выше, чем поступательных временных связей положительного рефлекса. Так бывает, когда положительный раздражитель производится во время отрицательного. Но если происходит наоборот, сначала производится положительный индивидуальный раздражитель, а затем присоединяется отрицательный, тогда условия иррадиации возбуждения должны быть

другими. К моменту присоединения отрицательного раздражителя возбудимость положительных связей будет выше, чем обратных связей отрицательного рефлекса и потому распространение возбуждения в обратные связи произойдет в слабой мере; только после нарастания возбудимости в этих обратных связях под влиянием отрицательного раздражения иррадиация возбуждения через эти связи может усиливаться до такой степени, что произойдет ослабление и даже прекращение положительного рефлекса. Что здесь все дело в степени возбудимости тех и других связей, можно хорошо доказать, если каким-либо образом повысить возбудимость в элементах временных связей положительного рефлекса, напр., многократным сочетанием положительного рефлекса с основным раздражителем. Каждый раз вскоре после такого сочетания отрицательное раздражение в течение нескольких минут перестает влиять на положительный рефлекс или в значительной мере ослабевает его отрицательное действие (см. рис. 10, ст. 40). Очевидно, возбудимость временных путей положительного рефлекса, в особенности конечного пункта поступательных связей повышается в такой мере, что иррадиация возбуждения по обратным связям отрицательного рефлекса под влиянием отрицательного раздражителя не препятствует наступлению положительного рефлекса.

Длительное отрицательное последствие, вызванное сочетанием отрицательного индивидуального раздражителя с положительным, очевидно обуславливается тем, что возбудимость обратных временных связей остается в большей мере повышенной, чем после одного отрицательного раздражения. Как указывалось выше, во время сочетания обратные связи приводятся в деятельность не только отрицательным раздражением, но и положительным раздражением в силу иррадиации возбуждения из элементов поступательных временных связей положительного рефлекса. От этого и возбудимость повышается в означенных обратных связях при сочетании больше, чем при одном отрицательном раздражении, и эта повышенная возбудимость удерживается дольше после сочетания, чем после одного отрицательного раздражения. Если после сочетания рефлекс все-таки не наступает на продолженное положительное раздражение, так это происходит потому, что возбудимость обратных связей все время поддерживается на некотором высоком уровне иррадиацией возбуждения из элементов временных связей положитель-

ного рефлекса не только во время продолженного после сочетания положительного раздражителя, но и после перерывов в несколько секунд.

Мы здесь рассмотрели отношение отрицательного раздражителя к определенному положительному рефлексу, с которым он сочетался для выработки отрицательного рефлекса. Но ввиду того, что обратные связи отрицательного рефлекса развиваются между прочим и с конечным пунктом временных связей положительного рефлекса, т. е. с определенными двигательными или секреторными участками, то поэтому данный отрицательный раздражитель должен действовать отрицательным образом и на все однородные положительные рефлексы, т. е. на рефлексы, которые имеют тот же самый конечный пункт. Так и бывает в действительности. Это бывало в моих опытах, но оно было показано еще раньше другими авторами (Лепорский 359а, Чеботарева 430 и др.).

Некоторые авторы, работающие со слюнными индивидуальными рефлексам, указывают также на действие отрицательного индивидуального раздражителя на разнородные положительные рефлексы. Но это отрицательное действие выступает слабее. (Кржишковский 238, Понизовский, 341). Это явление авторы объясняют как результат иррадиации торможения из первичного очага по всей коре. Однако, данное явление не представляет затруднений для объяснения с нашей точки зрения на центральную деятельность. Под влиянием отрицательного раздражителя наравне с возбуждением временных путей от очага данного раздражителя к элементам временных путей обычно сочетаемого с ним положительного рефлекса происходит некоторая иррадиация возбуждения по всей коре. В связи с этим должно стоять некоторое повышение возбудимости, которое при известных условиях может вызвать отрицание любого индивидуального рефлекса. Но, конечно, это будет происходить особенно сильно в первое время образования отрицательного рефлекса, когда его временные пути еще не упрочились, и поэтому иррадиация возбуждения вообще по коре должно являться особенно сильной. Это хорошо видно из опытов Понизовского.

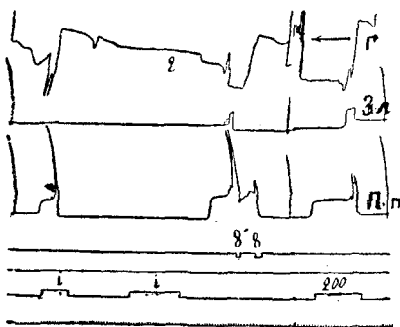
Однако, возможно, что в указанном отрицательном действии на разнородные рефлексы более существенную роль играет образование временных связей с преимущественным развитием обратных с целым рядом двигательных участков коры, одина-

ково участвующих в акте еды любого пищевого вещества. Наконец, можно утверждать, что сама слюнная секреция на различные пищевые вещества не является в полной мере разнородной. Основная разница в слюнных реакциях заключается в процентном содержании органических веществ. А как известно, по секреторной теории Гейденгайна (Heidenhain), предполагается существование двух иннервационных механизмов—одного для воды и солей, а другого для органических веществ. Следовательно, по этой теории любое слюногонное вещество возбуждает тот и другой механизм в большей или меньшей мере. По новейшей секреторной теории Ленглея (Langley), Карлсона (Carlson) и их сотрудников существует лишь один иннервационный механизм для слюнной секреции. Разное же количество слюны с разным содержанием органических веществ при разных раздражениях ротовой полости зависит главным образом от кровенаполнения сосудов железы. Следовательно, и по этой теории при всех условиях раздражения ротовой полости должен приходить в действие один и тот же нервный механизм слюнной секреции. Кортиковые слюнные центры очевидно должны являться корковым представителем этого нервного механизма. Отсюда следует, что если образовать отрицательный индивидуальный рефлекс по отношению к одному индивидуальному слюнному рефлексу, то данный отрицательный раздражитель через обратные связи с слюнным иннервационным механизмом, а также с двигательными участками акта еды, должен действовать отрицательно на самые разнородные слюнные рефлекссы.

7. Отношение индивидуальных рефлексов к разного рода прирожденным рефлексам.

Отношение индивидуальных рефлексов к прирожденному рефлексу, вызываемому электрическим раздражением, исследовалось мною много раз в разные стадии развития рефлексов. Это отношение неодинаково. Если индивидуальный рефлекс молодой, тогда он устраняется под влиянием предшествующего электрического раздражения. В течение 1—2 минут после этого раздражения индивидуальный рефлекс не вызывается.

Но, конечно, при этом имеет значение интенсивность двигательного эффекта от электрического раздражения. Чем сильнее этот эффект, тем длительнее его отрицательное действие на последующий рефлекс (рис. 81). При этом не имеет значения, на какой ноге было произведено электрическое раздражение — на той же ноге, где индивидуальный рефлекс вызывается, или на другой (рис. 82).



„Рис. 81. „Боб“ 18. XII 1916. Влияние электрического раздражения правой передней ноги на индивидуальный рефлекс той же ноги. 40-й день работы после 300 сочетаний индивидуального рефлекса на звук 200 к. в 1 сек. с электрическим раздражением. В опыте 1 дается обычный эффект индивидуального раздражения. В оп. 2 сначала производится электрическое раздражение (8 см. расст. кат.), затем спустя 23 сек. происходит индивидуальное звучание, которое не вызывает эффекта, даже ориентировочного движения. Но позднее, спустя 65 сек. после электрического раздражения, повторное индивидуальное звучание вызывает эффект с большой интенсивностью.

Но, если индивидуальный рефлекс сильный и прочно установившийся, тогда он не устраняется даже спустя несколько секунд после электрического раздражения, даже если индивидуальное раздражение производится на фоне двигательного последствия последнего раздражения.

При этом может быть наблюдаемо характерное извращение индивидуального рефлекса. Если данное электрическое раздражение служило основным при образовании какого-нибудь индивидуального рефлекса, то тогда не только соответствующий индивидуальный раздражитель дает рефлекс на этой ноге, но и все другие раздражители, вызывающие разнородные рефлексы (Беритов в 71). Это явление иллюстрируется на рис. 83.

После сильного электрического раздражения правой передней ноги индивидуальный звук 200, который обычно дает рефлекс на левой задней ноге, производит усиление последствия правой передней ноги. Данное явление нельзя считать результатом рецепторной генерализации рефлекса, ибо в то же самое время диф-

ференцированный звук 300 на последствие электрического эффекта не действует совсем.

Особенно резко явление превращения всех разнородных рефлексов в однородные наблюдается при систематическом подкреплении одного только рефлекса. Наступившее извращение остальных рефлексов настолько стойкое, что оно не проходит скоро после этого. Оно может удерживаться днями и иногда нужно подкреплять многократно каждый рефлекс соответствующим основным раздражением, чтобы вновь они стали разнородными.

Означенное отношение индивидуальных рефлексов к электрическому раздражению ноги обуславливается определенным функциональным изменением коры мозга под влиянием электрического раздражения.

Это раздражение путем иррадиации возбуждения повышает возбудимость вообще в коре. Чем сильнее раздражение и чем чаще оно применяется к данному участку кожи, тем выше становится корковая возбудимость. Возбудимость повышается, разумеется, и в пределах поступательных временных связей. Вслед-

ствие этого происходит, согласно закону сопряженной иррадиации возбуждения, усиленная иррадиация возбуждения из элементов временных связей и их конечных пунктов вообще в коре. И если при этом временные связи недостаточно развиты, возбуждение из них будет иррадиировать вообще

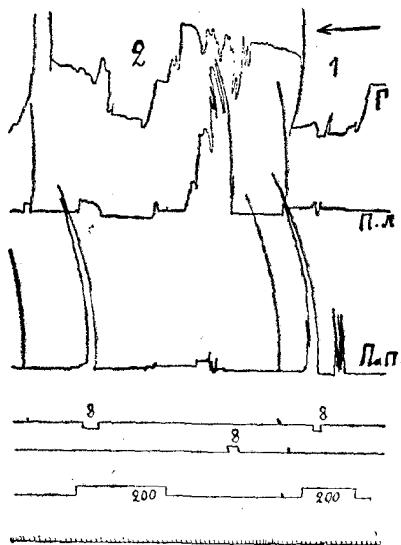


Рис. 82 „Боб“. 20. XI. 1916. Влияние электрического раздражения левой передней ноги на индивидуальный рефлекс правой передней ноги на звук 200 к. в I сек. 12-й день работы после 185 сочетаний. В оп. 1 дается обычное сочетание индивидуального раздражения с электрическим раздражением. В оп. 2 сначала производится электрическое раздражение левой передней ноги, а затем индивидуальное звучание, которое не производит индивидуального рефлекса. Данное звучание сочеталось с электрическим раздражением правой передней ноги.

в коре в такой мере, что оно не будет в состоянии производить внешний эффект. Если же поступательные временные связи достаточно развиты, тогда та же усиленная иррадиация возбуждения не ослабит в такой мере деятельность временных связей и их конечных пунктов, чтобы устранить индивидуальный рефлекс полностью. Понятно, это влияние электрического раздражения будет продолжаться так долго, пока будет налицо вызванная им повышенная возбудимость вообще в коре.

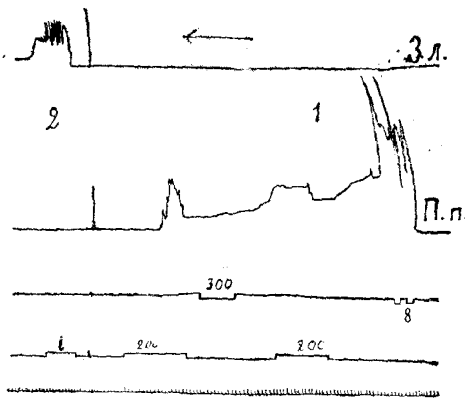


Рис. 83. „Мура“ 22. IX. 1917. Влияние электрического раздражения правой передней ноги на индивидуальный рефлекс задней левой на звук 200 к. в 1 сек. В оп. 1 сначала производится электрическое раздражение, а затем на фоне последствия дважды индивидуальный звук 200 к. в 1 сек. и один раз дифференцированный звук 300 к. в 1 сек. (верхний сигнал с обозначением 300). Индивидуальный звук усиливает оба раза это последствие, а своего рефлекса на задней левой ноге не дает; необычный же звук не действует. В оп. 2 индивидуальный звук дает нормальный эффект на задней левой ноге.

В случае временного превращения разнородных рефлексов в один однородный, мы имеем особый тип эффекторной генерализации. Мы это явление объясняем следующим образом: электрическое раздражение повышает возбудимость во всей коре, в особенности в конечных пунктах времен. связей, т. е. в двигательных участках; причем здесь повышенная возбудимость поддерживается вторичными проприоцептивными раздражениями, которые, собственно говоря, и обуславливают длительное последствие электрического эффекта. Если в это время произвести индивидуальное раздра-

жение, то, конечно, возбуждение из элементов временных связей будет иррадиировать вообще в коре. Но это иррадирующее возбуждение, достигнув означенных конечных пунктов с повышенной возбудимостью, может усилить существующее здесь активное состояние. Таким образом, индивидуальное раздражение своего эффекта не дает, но усиливает другой существующий эффект. Такое взаимодействие нервных процессов

может быть наблюдаемо не только на фоне последствий, но также спустя более или менее значительное время после него; напр., если электрическое раздражение производится много раз друг за другом, то в таких случаях повышенная возбудимость может удерживаться минутами и даже часами.

Отношение индивидуальных двигательных рефлексов ко всем прирожденным рефлексам такое же, как к рассмотренному выше рефлексу от электрического раздражения. На одной собаке мы проследили отношение индивидуального рефлекса к прирожденному рефлексу чесания: собака по временам правой задней ногой почесывала кожу правой передней ноги. Как известно, по работам Шеррингтона (442), чесательный рефлекс может наступать и без коры, даже на спинно-мозговых животных. Весь нервный механизм для этого рефлекса лежит вне коры. Но при наличности коры, на нормальных и бодрствующих животных, едва ли чесательный рефлекс может вызываться при участии одного спинного мозга. Всякое периферическое раздражение действует на кору большого мозга, а слабые раздражения способны дать периферическую реакцию скорее через кору, чем через спинной мозг. Этот чесательный рефлекс на нашей собаке, несомненно, наступал через кору. Как и следовало ожидать, рефлекс этот устранял индивидуальный сгибательный рефлекс на правой передней ноге. Иначе говоря, во время чесательных движений правой задней ноги нельзя было вызвать индивидуального поднятия правой передней. Однако, это наблюдалось не при всех условиях. Если подряд сочетать индивидуальное раздражение с электрическим и таким путем усилить индивидуальный сгибательный рефлекс, тогда, наоборот, индивидуальное звучание устраняло чесательный рефлекс, и вызывало свой рефлекс на правой передней ноге. Таким образом, мы здесь видим такое же взаимоотношение, как у рассмотренных выше разнородных индивидуальных рефлексов.

У этой собаки имелся между прочим индивидуальный сгибательный рефлекс правой передней ноги на механическое раздражение кожи на спине позади плеч чесанием кисточкой. Это раздражение иногда вызывало чесательный рефлекс: животное задней ногой почесывало плеч правой передней ноги. Во время этого чесательного рефлекса индивидуальный рефлекс на правой передней ноге не наступал (Рис. 84).

Рефлекс встряхивания головы и рефлекс чихания точно также устраняли индивидуальный рефлекс. Это отрицательное действие продолжается, главным образом, во время самого акта встряхивания и чихания (рис. 85).

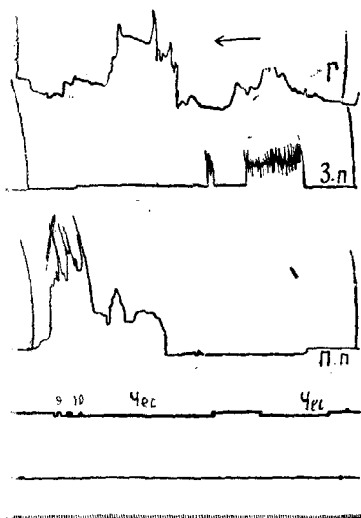


Рис. 84. „Мура“ 4. XII. 1917. Влияние чесательного рефлекса правой задней ноги на индивидуальный рефлекс поднятия правой передней ноги. Индивидуальное раздражение — чесание спины (опускание верхнего сигнала Чес.) первый раз вызывает чесательный рефлекс (средняя кривая), но не дает обычного рефлекса на правой передней ноге. Второй раз оно производит сначала небольшое чесание, а затем поднятие правой передней ноги (нижняя кривая). Рефлекс сочетался с электрическим раздражением (10—см. расст. кат.).

Это отношение индивидуального рефлекса к таким прирожденным рефлексам, как чесание, чихание и встряхивание, я полагаю, определяется не только корковой деятельностью, но также некорковой. Нужно думать, что при чихании и встряхивании головой приходит в активное состояние определенный координирующий аппарат. Из этого аппарата, подобно тому, как из координирующего аппарата глотания и дефекации, по направлению к определенным группам мышц возникает возбуждающая иннервация, а ко всей остальной мускулатуре, наоборот, более или менее интенсивная тормозящая иннервация. Во время рефлекса чихания и встряхивания сгибатели передней конечности безусловно получают тормозящую иннервацию. Вообще можно принять за правило, что каждый координирующий механизм посылает тормозящие импульсы к двигательным нейронам тех мышц, сокращение которых могло бы помешать осуществлению основного рефлекса

из данного координирующего механизма (Беритов 67). Во время чесания, чихания и встряхивания головой сгибание передней ноги грозило бы животному падением, поэтому в этих рефлексах сгибатели должны были испытывать торможение. Очевидно, уже по этой причине, индивидуальный рефлекс сги-

бания не мог бы наступить на правой передней ноге во время чесания, встряхивания и чихания.

Но безусловно отрицательное действие прирощенных рефлексов на индивидуальные двигательные рефлексы должно было случиться и через кору больших полушарий. Такие сильные движения, как чихание, встряхивание головой и чесание, должны были посредством проприоцептивных раздражений так подействовать на кору и повысить здесь возбудимость, что возбуждение временных связей, вызванное индивидуальным раздражением, будет усиленно иррадиировать вообще в коре и потому не будет в состоянии давать внешний эффект.

Итак, взаимодействие между индивидуальными и прирощенными рефлексами определяется, во 1-х, своеобразной деятельностью коры большого мозга, подобно взаимодействию разнородных индивидуальных рефлексов, и, во 2-х, характером и интенсивностью реципрокных иннерваций, исходящих от соответств. координирующих аппаратов, подобно взаимодействию прирощенных рефлексов.

С. В ы в о д ы.

Отношение индивидуального рефлекса ко всякого рода индивидуальным и прирощенным рефлексам чрезвычайно разнообразно.

1. Индивидуальное раздражение одного рефлекса действует на другой однородный рефлекс обычно положительно. Последний

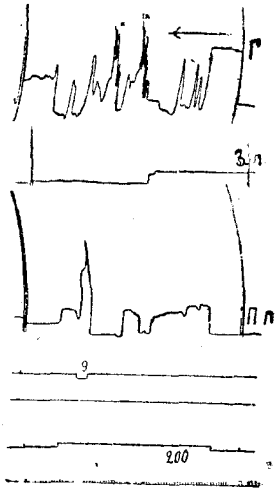


Рис. 85., Боб“. 23. 11. 1917. Рефлекс сотрясения головы и чихания во время индивидуального рефлекса правой передней ноги на звук 200 к. в 1 сек. Во время индивидуального рефлекса собака трясла головой два раза (обозначено звездочкой) и оба раза индивидуальный рефлекс прерывался. После второго встряхивания наступило чихание и опять-таки индивидуальный рефлекс отсутствовал. Позднее сгибательный рефлекс был вызван электрическим раздражением.

усиливается немного или остается без изменения. Хотя каждый из комбинируемых рефлексов производит повышение возбудимости во всей коре большого мозга путем иррадиации возбуждения из всех деятельных элементов коры, но в виду того обстоятельства, что оба рефлекса имеют один общий конечный пункт временных связей, при одновременном действии обоих раздражений может произойти усиленная деятельность этого конечного пункта. А это, в свою очередь, может привести к повышению периферического эффекта.

Только в случае угасания одного рефлекса, которое связано, с одной стороны, с утомлением общего конечного пункта, а, с другой, с усиленным развитием обратных временных связей, угасший рефлекс может действовать на другой однородный рефлекс отрицательно.

2. Отношение разнородных рефлексов друг к другу обуславливается, главным образом, прочностью и интенсивностью рефлексов. Наиболее прочный и интенсивный рефлекс устраняет другой относительно более слабый рефлекс, ибо путем иррадиации возбуждения из всех корковых элементов первого рефлекса возбудимость повышается вообще в коре мозга в такой мере, что возбуждение конечных пунктов рефлекторной дуги более слабого рефлекса, иррадируя вообще в коре, не в состоянии вызвать соответствующий ему периферический эффект.

Если комбинируемые разнородные рефлексы сравнительно слабы и недостаточно прочны, то при комбинации соответств. раздражений оба рефлекса могут отсутствовать. Это зависит от того, что в этом случае корковая возбудимость повышается достаточно высоко, чтобы вызвать усиленную иррадиацию возбуждения из корковых элементов обоих рефлексов вообще в коре и тем самым обусловить отрицание периферических эффектов. При комбинации одинаково сильных и прочных рефлексов может получиться одновременное проявление обоих. В этом случае возбудимость в коре не повышается в такой мере, чтобы вызвать усиленную иррадиацию возбуждения из элементов временных связей и тем самым произвести отрицание периферических эффектов.

3. Отношение индивидуальных последовательных и запаздывающих рефлексов к посторонним необычным раздражениям и к посторонним индивидуальным рефлексам проявляется в очень разнообразной форме, но каждый раз это отношение определя-

ется функциональным состоянием временных связей означенных рефлексов и тем физиологическим действием, какое производят в коре посторонние необычные и индивидуальные раздражения.

4. Отрицательный индивидуальный рефлекс действует отрицательно не только на определенный положительный рефлекс, с которым он сочетается для образования отрицательного рефлекса, но также на другие однородные положительные рефлексы. Это обуславливается тем, что обратные связи развились между прочим также с общим конечным пунктом поступательных временных связей. Отрицательный рефлекс может действовать отрицательно также на разнородный положительный рефлекс, если временные связи последнего еще не упрочены. Отрицательное раздражение может произвести настолько значительное повышение возбудимости вообще в коре, что это будет достаточно для усиленной иррадиации возбуждения из временных связей слабо положительного рефлекса вообще в коре.

Отрицательное раздражение перестает действовать отрицательно на положительный индивидуальный рефлекс под влиянием постороннего раздражения. Это происходит потому, что постороннее раздражение производит общее повышение корковой возбудимости. Это обуславливает усиленную иррадиацию возбуждения вообще в коре из начального пункта сравнительно слабо развитых временных связей отрицательного рефлекса, вследствие чего возбудимость обратных связей не повышается в такой мере, чтобы возбуждение распространялось из временных связей положительного рефлекса в обратные связи отрицательного.

5. Прирожденный рефлекс также действует отрицательно на индивидуальный рефлекс. Это обуславливается, с одной стороны, общим повышением возбудимости в коре большого мозга, а с другой стороны, торможением индивидуального периферического эффекта под влиянием антагонистических реципрокных иннерваций из координирующего аппарата природного рефлекса.

XIV. Действие некоторых физиологических состояний на индивидуальные рефлексы.

1. Влияние некоторых фармакологических средств на индивидуальные рефлексы.

Индивидуальная деятельность характерно меняется при введении некоторых фармакологических средств, которые пони-

жают или повышают функциональное состояние ц. н. с. Это явление первоначально исследовалось Никифоровским из лаб. Павлова (285).

Для исследования действия фармакологических средств, понижающих возбудимость, Никифоровский брал чрезвычайно нервных животных, которые редко находятся в покое, проявляют большое беспокойство и стремление освободиться из станка, реагируют очень резко на всякое изменение в обычной обстановке. На таких животных индивидуальное слюноотделение происходит необычайно обильно. Рефлекс дифференцируется плохо и не удается дифференцировать раздражения, наиболее близкие к индивидуальному раздражению. Очень легко образуется индивидуальный рефлекс высшего порядка, т. е. путем сочетания нового индивидуализируемого раздражения со старым индивидуальным рефлексом. Зато не образуется отрицательный рефлекс. Индивидуальный рефлекс угасает после сравнительно большого числа повторений.

Путем введения *per rectum* 1 гр. бромистого натрия (NaBr) исследовалось влияние понижения возбудимости на индивидуальную деятельность. Оказалось, что бромистый натрий заметно усложняет собаку; в станке она стоит спокойно, не реагирует на такие внешние раздражения, на которые раньше отвечала сильным движением. Влияние бромистого натрия развивается через 30—40 мин. и продолжается в течение всего того же дня, затем следующего, а иногда и третьего. В эти дни дифференцировка заметно улучшается: можно достигнуть такой дифференциации близких раздражений, которая не удавалась до этого. Хорошо образуется отрицательный рефлекс и удерживается впоследствии в течение многих дней. При этом исчезают рефлексы высшего порядка, т. е. образованные путем сочетания со старым индивидуальным рефлексом: они превращаются в отрицательные. Острое угасание слюнного рефлекса происходит быстрее. От бромистого натрия величина слюнного рефлекса заметно не менялась. Аналогичный опыт был произведен Петровой и она получила подобные же результаты (327-а).

Все это изменение индивидуальной деятельности вытекает из измененного функционального состояния. Понижение корковой возбудимости благоприятствует ослаблению иррадиации возбуждения вообще в коре из очага индивидуального и основного раздражения. Это благоприятствует дифференциации рефлекса.

Понижение возбудимости уменьшает сопротивляемость рефлекса к угасанию, ибо угасание основывается на понижении возбудимости в силу утомления. А легкая угасаемость способствует превращению индивидуального рефлекса высшего порядка в отрицательный рефлекс, ибо при повторении сочетания индивидуализируемого раздражения с индивидуальным рефлексом, последний быстро ослабевает, а это уже благоприятствует развитию обратных временных связей.

Никифоровский объясняет все это характерное изменение рефлекса результатом усиления тормозящих процессов под влиянием бромистого натрия. Раз величина индивид. рефлексов осталась без изменения, автор заключает, что при этом возбудимость не уменьшилась. Но из всего поведения собаки после введения бромистого натрия ясно видно, что возбудимость ц. н. с. заметно упала.

Характерно, что как Никифоровский, так и Петрова заключают из своих наблюдений, что бром не понижает возбудимости, как это трактуется в фармакологии, а Петрова даже полагает, что бром слегка ее повышает. Таким образом, из своих опытов в сфере сложной нервной деятельности, авторы опровергают то, что так прочно установлено в общей физиологии и фармакологии. Как известно еще по наблюдениям Альбертини (7), бромистый калий, введенный почти в таких дозах, как в опытах Никифоровского и Петровой, производил значительное понижение корковой возбудимости.

Для исследования влияния фармакологических средств, повышающих возбудимость, тот же Никифоровский исследовал действие кофеина и алкоголя. Для этой цели автор пользовался собаками с умеренной нервной возбудимостью. Он впрыскивал кофеин под кожу в малых дозах от 0,025 до 0,05 гр. В результате происходило характерное изменение индивидуальной деятельности в течение часа. Отрицательный индивидуальный раздражитель превращался в положительный: обычная отрицательная комбинация теперь давала даже больше слюны, чем один положительный раздражитель. Дифференцировка ослабевала: собака уже не реагировала различно на звуки, отличные на полтона. Исчезло также существующее различие необычного участка кожи от участка, обычно раздражаемого индивидуальным раздражением. Сильноросло сопротивление рефлексов, как искусственных, так и натуральных, к угасанию. Что же касается величины рефлекса, то автор отмечает, что она не представляла отклонений от нормы. Однако из приведенных протоколов с угасанием, а также из некоторых приводимых опытов

(напр. 92 и 93) ясно видно, что величина рефлекса после кофеина была много выше, чем до него. Запаздывающие рефлексы теряли свою недеятельную фазу: рефлекс начинался с началом индивид. раздражения. То же наблюдал еще раньше Завадский (188).

Несколько опытов Никифоровский поставил со стрихнинным отравлением и получил аналогичные результаты. Кофеин и стрихния, как известно, действуют на центральную систему таким образом, что повышают возбудимость. Так они действуют как на кору большого мозга, так и на спинно-мозговые центры. К этому заключению приходят почти все исследователи, к нему же пришел Бок (J. Bock) в Handbuch. d. exper. Pharmak. von Heffter. Поэтому все изменения индивидуальной деятельности, какие наблюдал Никифоровский, не трудно объяснить, исходя из факта повышения корковой возбудимости.

Уменьшение дифференцирующей способности есть результат повышенной иррадиации возбуждения в силу повышенной под влиянием алколоида возбудимости. Необычные дифференцировочные раздражители дают рефлекс путем действия вызванного ими возбуждения на очаг индивидуального рефлекса. Исчезновение недеятельной фазы запаздывающего рефлекса, превращение отрицательной комбинации в положительную, это все — результат повышенной возбудимости поступательных временных связей: деятельность этих связей и их конечных пунктов нарастает в такой мере, что несмотря на иррадиацию возбуждения в обратные связи, внешний эффект все-таки не прекращается. Большая сопротивляемость к угасанию опять-таки зависит от повышенной возбудимости временных связей и конечных пунктов. А это, в свою очередь, благоприятствует образованию индивидуальных рефлексов высокого порядка, т. е. исчезновению отрицательных рефлексов.

Никифоровский объясняет все эти характерные изменения индивидуальной деятельности усилением процессов возбуждения, независимо от возбудимости, которая по его мнению не меняется.

Это утверждение стоит в полном противоречии с данными общей физиологии: раз процессе возбуждения усиливается, возбудимость должна быть повышена, ибо процесс возбуждения, собственно говоря, усиливается потому, что повысилась возбудимость. Ослабление процесса возбуждения, наоборот, предполагает понижение возбудимости. В опытах Никифоровского так и было. Прежде всего на это указывает описание симптомов отравления: действие яда развивается быстро. Уже

через минуту собака начинает вертеться, облизываться, сильно стрижит ушами. При этом наступает отделение жидкой слюны. Через час животное оправляется. Все это представляет внешнее проявление повышенной возбудимости в ц. н. с. Только автор не учитывает всех этих фактов для своих суждений.

Действие алкоголя изучалось Никифоровским на собаках с умеренной возбудимостью; 2—5 гр. абсолют. алкоголя вводилось в виде 10⁰/₀ раствора. При небольших дозах было замечено повышение рефлексов в течении десятка минут. Западавающий рефлекс превращался в совпадающий. При больших же дозах вначале было замечено уменьшение рефлекса; через час, наоборот, индивидуальная деятельность повышалась. При больших дозах было замечено также уменьшение дифференцировки.

На основании всех опытов на человеке и животных Кохан (229) приходит к заключению, что алкоголь в малых дозах может действовать на центральную нервную систему возбуждающим образом. В опытах Никифоровского при малых дозах было возбуждающее действие. Значит, можно заключить, что при малых дозах алкоголь производит повышение возбудимости между прочим в коре большого мозга, и только поэтому происходит характерное изменение индивидуальной деятельности.

Но и при некоторых больших дозах алкоголя должно случиться повышение возбудимости. Алкоголь не остается в организме, он постепенно разрушается. Поэтому с течением времени большая доза становится малой и возбудимость ц. н. с. должна в таком случае повыситься.

Никифоровский объясняет все изменение индивидуальной деятельности избирательным действием алкоголя на тормозящие процессы: он будто бы парализует и тем дает преобладание возбуждающим процессам. Никифоровский даже высказывается „против взгляда на алкоголь, как на вещество, действующее возбуждающим образом в малых дозах“, хотя из сообщенных им фактов следует заключить как раз обратное.

В последнее время было исследовано на людях влияние алкоголя (100,0 куб. сорокоградусного хлебного вина на мужчину и столько же 20⁰ вишневой наливки на женщину) на оборонительные индивидуальные рефлексy, выработанные путем сочетания с кожно-электрическим раздражением пальцев руки (Канторович 223). Автор отмечает увеличение дыхательных экскурсий, появление экстра-рефлексов и иррадиацию рефлекса

от обычного эффектора—правой руки на левую, затем в некоторых случаях нарастание величины двигательных рефлексов и понижение дифференцировки. Но что характерно, автор отмечает также понижение прочности сочетательных рефлексов. По этим наблюдениям видно, что алкоголь повышает возбудимость не только мозга, но и других отделов ц. н. с., в частности, дыхательного центра. Все эти явления и между прочим уменьшение прочности рефлекса следует объяснить повышением возбудимости в коре мозга. Как известно, у собак рефлекс образуется и дифференцируется тем быстрее, чем спокойнее животное. Тоже бывает на людях (см. опыты Опариной 291 и других). Очевидно, при значительном повышении возбудимости должна пострадать прочность индивидуальных рефлексов, подобно тому, как это бывает после сильных экстра-раздражений. В силу общего повышения возбудимости в коре мозга возбуждение из элементов временных связей в такой мере иррадирует вообще в коре, что оно переходит на нижележащие координирующие аппараты мозга с недостаточной для их активирования интенсивностью.

Итак, наблюдаемое при введении в организм бромистого натрия, кофеина, стрихнина и алкоголя характерное изменение индивидуальной деятельности всецело объясняется общеизвестным действием этих веществ на кору большого мозга: понижением возбудимости от бромистого натрия и от больших доз алкоголя, и повышением ее от кофеина и стрихнина, а также от малых доз алкоголя.

2. Действие голодания на индивидуальные рефлексы.

В лабор. Павлова уже давно известно, что не долго продолжающееся голодание благоприятствует быстрому образованию индивидуального слюнного рефлекса и превращению недействительной фазы запаздывающего рефлекса в деятельную (Завадский, Никифоровский), а также ослаблению дифференциации рефлекса (Строганов 384). Это явление, очевидно, стоит в известной связи с повышением возбудимости во всей центральной нервной системе и в частности в коре большого мозга. Об этом свидетельствует между прочим беспокойное со-

стояние проголодавшегося животного: передвижение с места на место, усиленные ориентировочные реакции. В результате повышения возбудимости в коре большого мозга, в особенности во вкусовой воспринимающей области, происходит усиленная деятельность поступательных временных связей. Это равносильно усилению физиологического действия основного раздражения. Поэтому поступательные временные связи развиваются скорее, чем обычно; запаздывающий же рефлекс превращается в совпадающий, потому что при повышенном активном состоянии конечных пунктов возбуждение распространяется к нижележащим слюноотделительным центрам с достаточной для их активирования интенсивностью.

В голодное время 1920—1921 г., когда вместе с людьми голодали и животные, в лаб. Павлова было изучено действие сильного и длительного голодного истощения на индивидуальные слюнные рефлексy. Такие собаки чрезвычайно сонливы, мало подвижны, слабо реагируют даже на дразнение пищей. У таких собак индивидуальные слюнные рефлексy образуются медленно. Так, в одном опыте новый рефлекс не образовался, несмотря на 348 соч. (Розенталь 358). Существующие рефлексy генерализуются: слюна выделяется как на индивидуальное раздражение, так и на близкие к нему раздражения. При глубоком голодании исчезают индивидуальные рефлексy совсем, причем сначала исчезают искусственные, а затем натуральные индивидуальные рефлексy (Фролов 411, 413).

Прирожденные слюнные рефлексy всегда были понижены, а перед голодной смертью уменьшались еще больше (Фролов). Собаку в этот период подкармливали такой пищей, которая только поддерживала ее полуголодное существование.

Авторы дают этому изменению рефлексов очень сбивчивое объяснение. „На почве голодания, говорит Розенталь, возникает пониженная возбудимость, на ее фоне развивается сонное состояние, т. е. сонное торможение, а это сонное торможение задерживает условный рефлекс, а у других собак разрушало дифференцировку, а затем и условные рефлексy“. Согласно учению Павлова, сонное состояние есть такое же внутреннее торможение, какое имеет место при дифференциации. Далее, согласно учению Павлова, одно внутреннее торможение не может устранить другого. А у Розенталья получается именно устранение дифференцировочного торможения под влиянием сонного торможения. Фролов же указывает вообще на ослабление внутреннего торможения у голодающих собак, а между тем у них особенно характерно сонное состояние, которое, по Павлову, есть внутреннее тор-

можение; следовательно, по Павлову, у голодающих собак внутреннее торможение должно быть сильнее, чем у нормальных собак. Очевидно, с помощью существующего учения Павлова нельзя подойти к истолкованию всех явлений у голодающих собак.

У долго голодавших собак возбудимость ц. н. системы сильно понижена. На это указывает прежде всего малая подвижность, ослабление прирожденных рефлексов. Пониженная возбудимость существует в частности в коре больших полушарий. На это указывает ослабление и исчезновение существовавших индивидуальных рефлексов. Это же было показано экспериментально путем раздражения двигательных участков коры (Розенбах 357). В связи с понижением возбудимости коры больших полушарий ослабевает действие на нее периферических рецепторных органов. Это приводит к сильному ослаблению и быстрому угашению ориентировочных движений. Все это обуславливает сонливость животного, т. е. быстрое и легкое наступление сонного состояния при обычной обстановке. Понижением возбудимости нужно объяснить также медленное образование рефлексов и исчезновение их. Затруднительность же дифференциации близких раздражителей должна стоять в связи с затруднением образования обратных временных связей между очагами дифференцируемого раздражения и нервными элементами дуги индивидуального рефлекса.

Итак, легкое, недолго продолжающееся голодание вызывает характерное повышение индивидуальной рефлекторной деятельности, благодаря повышению возбудимости в коре мозга, а длительно продолжающееся голодание производит характерное понижение индивидуальной рефлекторной деятельности, благодаря понижению возбудимости в коре мозга.

3. Влияние старости на индивидуальные рефлексы.

Впервые Тонких (394) в лаб. Павлова обратила внимание на особенности образования и на непрочность индивидуальных рефлексов у старой собаки. Именно, она наблюдала, что у такой собаки сохранились все ранее образованные слюнные рефлексы, но в то же время не удавалось получить новый более или менее постоянный индивидуальный рефлекс путем

сочетания с вливанием кислоты. Слюнной рефлекс хотя и образовался, но он отличался своей непрочностью и непостоянством.

В самое последнее время этот вопрос был специально исследован Андреевым (9) в той же лаборатории Павлова. Он работал на собаке с ясно выраженными признаками старческого маразма: „шерсть на лбу и морде седая, местами висит клоچьями; зубы стертые, желтые, некоторые выпали. Некоторое помутнение хрусталика. Поведение всегда вялое. На кличку и на вид экспериментатора реагирует слабо. На самку в период течки — никакой реакции“. Собака подвергалась исследованию в течение года до смерти. Обстановка и общие условия жизни не менялись. Состояние здоровья ее резко не менялось. Вес собаки, правда, имел склонность падать, но это зависело от прогрессивно развивавшегося старческого маразма.

За это время испытывалось многократно образование рефлекса на разные раздражители путем сочетания с мясо-сахарным порошком и вливанием раствора соляной кислоты. При этом оказалось, что индивидуальные рефлексy на почве сочетания с довольно слабым основным раздражителем — мясо-сахарным порошком, совсем не образовывались, несмотря на сотни сочетаний. Индивидуальный же слюнной рефлекс на вливание кислоты, которое вызывало сильную оборонительную реакцию, развился довольно быстро. Но этот рефлекс не дифференцировался.

За месяц до смерти все искусственные слюнные рефлексy исчезли. Прирожденный слюнной рефлекс держался еще обычной интенсивности. Характерно, в то время, когда исчезли искусственные слюнные рефлексy, еще могли быть вызваны натуральные, т. е. на вид и запах пищи. Но впоследствии за 3 дня до смерти и эти рефлексy исчезли. Вообще при развитии старческого маразма наблюдается такая же последовательность в исчезновении индивидуальных рефлексов, как при длительном голодании.

Явление старческого изменения рефлексов безусловно стоит в связи с морфологическим и функциональным изменением коры больших полушарий. У стареющих собак в клетках коры больших полушарий происходит пигментация, фибриллярная структура их исчезает или становится очень неясной. Долше сохраняются ядра с ядрышками, только контуры их становятся неправильными. У очень старых собак сильно уменьшается число

больших пирамидных клеток, а число малых уменьшается почти до половины. С гибелью нервных клеток сильно уменьшается также число аксонов и дендритов (См., напр., новейшую работу Хармса 172).

Итак, основное морфологическое изменение коры больших полушарий заключается как в уменьшении нейрофибрилярного вещества в клеточных элементах, так и числа этих элементов с их аксонами и дендритами. Это обстоятельство безусловно сопровождается понижением общей возбудимости коры больших полушарий, ибо, как мы указывали выше, возбудимость нервных элементов тем выше, чем больше в них нейрофибрилярного вещества. С понижением возбудимости, очевидно, стоит в связи как затруднительность или невозможность образования новых индивидуальных рефлексов, так и их затруднительная дифференциация. При этом условии невозможно создать в коре такие очаги повышенной возбудимости, которые могли бы обусловить как образование достаточно развитых поступательных временных связей для возникновения положительных рефлексов, так и образование достаточно развитых обратных связей для возникновения отрицательных рефлексов и в частности для дифференциации.

Старые, в свое время сильно укрепленные рефлексы сохраняются даже до поздней старости, ибо старые рефлексы предполагают существование морфологически сильно развитых временных связей. До тех пор пока дегенерация нервных элементов этих связей не достигла определенного предела, старые рефлексы могут быть вызваны. Только после гибели этих элементов старые рефлексы также должны исчезнуть. Само собой понятно, что эти временные связи тем позднее перестают функционировать, чем сильнее было их морфологическое развитие. Это и видно из наблюдений, ибо натуральные рефлексы, как наиболее сильно развитые, исчезают позднее искусственных.

Итак, характерное изменение индивидуальной рефлекторной деятельности во время старости стоит в прямой связи с понижением корковой возбудимости, которая в свою очередь обусловлена морфологическим изменением корковых элементов, главным образом, уменьшением нейрофибрилярного вещества и числа нервных элементов.

4. Действие некоторых гормонов на индивидуальные рефлексy.

Известно, что гормоны желез внутренней секреции производят изменение деятельности ц. н. с. Действие их или более или менее избирательное, влияет, главным образом, на определенные центры, или распространяется более или менее на всю центральную нервную систему. Гормоны половых желез, напр., действуют избирательно, повышая возбудимость определенных нервных центров, имеющих отношение к половым рефлексам. Но эти же гормоны в некоторой мере повышают возбудимость точно также во всей центральной нервной системе, влияя в частности и на индивидуальную деятельность. Гормон щитовидной железы влияет, по видимому, на всю ц. н. с., поддерживая возбудимость ее на некотором высоком уровне. Недостаточное выделение этого гормона, между прочим, ведет к идиотизму, т. е. недостаточной функциональной деятельности большого мозга, вызывая вялость движений, сонливость. Все это свидетельствует о сильно пониженной возбудимости вообще и в частности большого мозга.

По отношению к индивидуальной деятельности лучше всего изучено действие гормона щитовидной железы. Впервые Вальков (136) из лаб. Павлова, а затем Азимов (6) (из лабор. Б. Завадовского) изучили влияние удаления щитовидной железы у собак на индивидуальные рефлексy. Они обнаружили затруднение в образовании как пищеварительных, так и оборонительных двигательных рефлексов. Кроме того было замечено, что для образования индивидуального оборонительного рефлекса требуется более высокая сила электрического тока, а образуемый при этом индивидуальный рефлекс не достигает такой интенсивности, как у нормальных животных: нога не поднимается с полу, а только дрожит (Азимов). Дифференциация индивидуального рефлекса была также затруднена (Вальков).

Отсутствие щитовидной железы так отзывается на всем поведении животного, что нетрудно установить происхождение всего симптомокомплекса явлений. Вялость движений, слабость рефлекторных реакций, необходимость сильных раздражений — все это свидетельствует, что вся центральная нервная система целиком находится в состоянии пониженной возбудимости. Эта пониженная возбудимость должна быть прямой причиной, как

ослабления индивидуальных рефлексов и затруднения образования новых рефлексов, так и дифференциации близких необычных раздражений. Именно, благодаря низкой возбудимости коры большого мозга не только затруднялось возникновение и упрочение поступательных временных связей (затруднение новообразования положительных рефлексов), но и возникновение и упрочение обратных временных связей (затруднение дифференциации близких звуков). Это же заключение о понижении корковой возбудимости выводится Завадовским и Рохлиной на основании их новейших опытов над тиреоидэктомированными собаками (183).

Б. Завадовский со своими сотрудниками подробно изучил также действие кормления щитовидной железой на собаках и на курах, т. е. действие искусственного введения через рот гормона щитовидной железы. При разовой даче собакам по 100 гр. сушеной щитовидной железы авторы обнаружили тенденцию к увеличению индивидуальной слюнной секреции в течение многих дней; одновременно уменьшается ее латентный период. На одной собаке в первые дни после дачи железы наблюдалось понижение рефлекторной деятельности, и даже прекращение ее. Это состояние авторы именуют срывом. Только потом начиналась фаза увеличения рефлексов. Характерным результатом авторы считают в первые дни после дачи железы ослабление дифференциации: дифференцированные раздражители дают положительный рефлекс. Но в это время иногда наблюдается также ослабление величины положительных рефлексов и увеличение отрицательного последствия посторонних раздражений (Завадовский и Зак 184).

При ежедневной даче малых доз (1,0 — 0,5 гр.) щитовидной железы, Завадовский с сотрудниками наблюдали на собаках чистое повышение возбудимости ц. н. с., которое сохраняется все время дачи железы и еще несколько недель после дачи. Это проявляется в укорочении скрытого периода индивидуальной слюнной реакции на 23 — 24%, в увеличении индивидуального слюнного рефлекса на 12 — 42%, в увеличении приращенного слюнного рефлекса на 9 — 12%, в уменьшении отрицательного последствия отрицательных рефлексов (условный тормоз и дифференцировка) (Завадовский, Захаров и Злотов 185).

Аналогичные результаты были получены из опытов на курах. На них были предварительно образованы пищево-двигательные рефлексы на звонок и метроном в 100 ударов: по сигналу куры шли к окну, где опускалась чашка с едой. Метроном в 40 ударов был отдифференцирован. Разовая дача щитовидной железы (20 гр.) сначала уменьшает индивидуальную рефлекторную деятельность кур: они становятся менее подвижными и на индивидуальные сигналы не идут к окну. Лишь на четвертый — пятый день рефлексы восстанавливались и даже становились выше нормы. При этом дифференциация нарушалась: метроном в 40 ударов производил положительный рефлекс, как 100 ударов. Такая же картина получилась при хроническом кормлении по 2 — 0,5 гр. в день. Во все те дни, пока животное кормили щитовидной железой, рефлекторная деятельность была понижена, а по прекращении кормления наступила фаза повышенной рефлекторной деятельности. Но в одном случае при даче очень малых доз (0,1 гр.) в первые 2 — 3 дня дифференцировка утончилась, но потом наблюдалось постепенное повышение возбудимости с нарушением дифференцировки (З а в а д о в с к и й и Р о х л и н а 183).

Авторы объясняют это изменение рефлекторной деятельности согласно учению Павлова: увеличение рефлексов — повышением возбудимости, или усилением процессов возбуждения, а нарушение дифференциации — срывом торможения, ослаблением тормозящих процессов.

Между тем весь фактический материал насчет кормления щитовидной железой показывает, что здесь все дело в понижении и повышении возбудимости во всей ц. н. с. Первоначально кормление большими дозами щитовидной железы действует на ц. н. с. в смысле понижения возбудимости: животные становятся неподвижными; как прирожденная, так и индивидуальная деятельность сильно ослабевает вплоть до прекращения индивидуальных рефлексов.

Но потом в связи с уменьшением в организме искусственно введенной большой дозы щитовидной железы следует фаза повышенной возбудимости. Об этом говорит вообще беспокойное состояние: непрерывное слюноотделение на собаках, крики и кудахтание на курах. Но в определенных условиях разовая дача щитовидной железы влияла на собаку с самого начала повышением возбудимости, очевидно потому, что данная доза оказа-

лась для данного животного малой. Вообще авторы отмечают, что на собаках явление „срыва“ т. е. фаза прекращения индивидуальных рефлексов увеличивается с увеличением дозы щитовидной железы. Значит, при некоторой малой дозе „срыв“ может совершенно отсутствовать.

Итак, влияние гормонов щитовидной железы в некоторых малых дозах производит повышение возбудимости всей ц. н. с. и в частности в коре большого мозга, обуславливая этим самым, как усиление положительных индивидуальных рефлексов, так и ослабление дифференцировки, а в больших дозах вызывает общее понижение возбудимости, обуславливая этим в начале действия ослабление положительных рефлексов и упрочение дифференцировки, а потом полное прекращение индивидуальной деятельности.

5. Влияние физической работы на индивидуальные рефлексy.

Насчет влияния физической работы существует только несколько исследований, произведенных сотрудниками Бехтерева на людях, Быковым и его сотрудниками на собаках, и затем еще работа Абуладзе, произведенная в моей лаборатории на собаках. Пока изучалось только влияние работы на прочность рефлекса, дифференцировку и на угасание. В опытах на людях вызывалось общее утомление путем бега на расстоянии 300—350 метров в несколько минут, а затем путем поднятия груза в 20 кг. 20 раз. Результаты получились чрезвычайно противоречивые: прочность рефлекса то нарастала, то уменьшалась, запаздывание рефлекса то усиливалось, то уменьшалась; точно также дифференцировка то проявлялась, то исчезала (Абрамович и Пичугина).

В других опытах производилось утомление руки путем работы динамометром: 40 вытягиваний ручки динамометра или непрерывное вытягивание до падения силы в 3—5 раз, что происходило в течении нескольких минут. В этих опытах утомление совершенно не влияло на индивидуальные рефлексy (Бандурович 222).

Опыты на собаках, поставленные в нашей лаборатории со специальной целью выяснить влияние легкой физической ра-

боты на индивидуальные рефлексy, дали совершенно определенные результаты, которые хорошо согласуются с определенными данными общей физиологии утомления мышечной и нервной системы. Как известно, в период длительной деятельности, еще раньше наступления истощения или уменьшения работоспособности, происходит повышение возбудимости и наряду с этим повышение работоспособности. Так наз. явление лестницы в начале длительной деятельности, свойственное каждой живой ткани, как раз обуславливается этим изменением функционального состояния.

Кроме того, мы выше указывали, что раздражения проприоцепторов в связи с общим движением и ориентировочной реакцией приводят к значительному повышению корковой возбудимости. Физическая работа всегда связана с раздражением проприоцепторов почти всего организма. Следовательно, физическая работа должна повышать корковую возбудимость и притом с самого начала работы. Отсюда мы вправе были ожидать, что при легкой непродолжительной работе прежде всего произойдет такое изменение индивидуальных рефлексов, которое характерно для повышения возбудимости в ц. н. с.: вторичная генерализация рефлекса, увеличение сопротивляемости к угасанию и т. д.

Абуладзе (2) изучил это на пищево-двигательных актах поведения собаки по методу свободных движений (см. методику). Собаки приучались ходить по звуковому сигналу от лежанки к кормушке, от одного места комнаты в другое. После того, как этот двигательный акт хорошо укрепился и стал дифференцированным в такой мере, что ближайшие звуковые раздражения не вызывали этого акта поведения, мы приступили к опытам с утомлением. Утомление вызывалось беганием собаки в течение 20—60 мин.

Собака стоит на краю диска диаметром в 3 метра, вращающегося со скоростью 9 метров в 1 сек. Собака привязана к неподвижной перекладине и потому не может передвигаться вместе с диском. Она должна делать бегательные движения, стоя на одном месте, с одинаковой с диском скоростью, чтобы не свалиться. После бега сейчас же исследовалось состояние индивидуальных рефлекторных актов. Оказалось, что каждый раз

в течение 5—10 мин. после бега дифференциация слабеет: близкие дифференцированные раздражители производили их, чего раньше не делали; рефлекс движения к кормушке угасал при повторении через 2 мин. значительно медленнее, чем обычно; если физическая работа производилась после угасания этого рефлекса, работа благоприятствовала восстановлению его.

К аналогичным результатам пришли Бьков со своими сотрудниками (180а, 7а). Эти авторы изучали влияние работы по отношению к слюнным рефлексам. Они заставляли собак таскать тачку с грузом в течении разного промежутка времени до часу и затем исследовали состояние слюнных индивидуальных рефлексов. При некоторой малой физической работе они обнаружили повышение индивидуальных рефлексов и ослабление дифференцировки.

Все это изменение индивидуальных рефлексов при легкой физической работе несомненно обуславливается повышением возбудимости в коре мозга. Это повышение возбудимости должно зависеть прежде всего от непосредственного функционального изменения самых работающих элементов коры мозга. Однако, не может быть сомнения в том, что в данных условиях оно обуславливается точно также раздражением проприоцепторов работающих двигательных органов. Безусловно, раздражением этих проприоцепторов вызывается значительное повышение возбудимости в соответствующей воспринимающей области коры мозга, а через нее и во всей коре, в особенности в двигательных участках. Поэтому нужно думать, что первоначальное изменение индивидуальных рефлексов под влиянием работы в смысле их усиления и ослабления дифференцировки, обуславливается главным образом вот этими проприоцептивными влияниями и затем также непосредственно функциональной деятельностью самых корковых элементов, а не отравлением коры мозга кислыми продуктами обмена веществ, поступающими в кровь из работающих мышц, как это предполагается некоторыми авторами.

Следовательно, первоначальное повышение корковой возбудимости не является признаком утомления или первой стадией утомления, как это полагали многие авторы по отношению к известным явлениям лестницы во время длительной работы нервно-мышечного препарата. Отравление ц. н. с. кислыми продуктами безусловно также имеет место, но только значительно позднее, и, очевидно, с этого момента его действие в

смысле повышения возбудимости сливается с аналогичным действием проприоцепторов.

Влияние глубокого физического утомления на индивидуальные рефлексы было изучено Быковым и его сотрудниками (130), а именно по отношению к слюнным рефлексам. Собак заставляли таскать тачку с грузом в течении $\frac{1}{2}$ —1 часа. После этого существующие индивидуальные рефлексы становились слабее и, наконец, угасали. Впервые угасали рефлексы на раздражение кожи, затем на звуки и, наконец, на свет. После отдыха последние рефлексы восстанавливались первыми. „Условные тормоза“, т. е. отрицательные рефлексы действовали сильнее, чем нормально. Аналогичное изменение индивидуальной деятельности авторы получили при интравенозном впрыскивании 5—15 к. см. 5% раствора молочной кислоты (Быков и его сотрудники 130, Александров 7а).

Я думаю, что в случае глубокого физического утомления, а также введения указанных доз молочной кислоты, мы имеем дело с сильным понижением корковой возбудимости, причем это изменение получается благодаря воздействию большой концентрации кислых веществ на нервные элементы коры мозга.

Очевидно, при сильном утомлении, в связи с понижением корковой возбудимости, и происходит ослабление рефлексов. А это, в свою очередь, должно привести к усилению отрицательного действия отрицательных сигналов на ослабленные положительные рефлексы.

Быков с сотрудниками объясняют все это изменение рефлексов согласно учению Павлова. Они находят, что при утомлении возникает торможение в кожно-мышечном анализаторе, которое распространяется затем на всю кору. Видимо, и молочная кислота избирательно действует на кожно-мышечный анализатор, производя здесь торможение!

Итак, характерное изменение индивидуальной рефлекторной деятельности при небольшой физической работе обуславливается повышением корковой возбудимости первоначально от деятельности самых корковых элементов и еще от усиленного раздражения проприоцепторов работающих органов, а затем только от действия малого количества кислых продуктов обмена веществ, а характерное изменение индивидуальной деятельности при долгой физической работе,

влекущей за собою глубокое утомление, обуславливается понижением корковой возбудимости под влиянием большого количества тех же кислых продуктов.

6. В ы в о д ы.

При всякого рода изменениях физиологического состояния организма наблюдается как усиление, так и ослабление индивидуальной рефлекторной деятельности, причем обычно при изменении физиологического состояния до некоторого предела происходит усиление индивидуальной рефлекторной деятельности, и при дальнейших изменениях выше этого предела, наоборот, получается понижение этой деятельности.

Это изменение индивидуальной рефлекторной деятельности обуславливается аналогичным изменением корковой возбудимости. Когда физиологическое состояние меняется в сторону повышения возбудимости ц. н. с., тогда наблюдаются в области индивидуальных рефлексов все те изменения, какие характерны для повышения возбудимости: усиление рефлекса, генерализация его, повышение сопротивляемости к угасанию, превращение запаздывающих рефлексов в совпадающие. Так бывает при отравлении кофеином, стрихнином, малыми дозами алкоголя, при легком голодании, при легком физическом утомлении и при малых дозах гормона щитовидной железы. Наоборот, когда физиологическое состояние меняется настолько значительно, что возбудимость ц. н. с. понижается сравнительно с нормой, тогда рефлекс становится непостоянным, угасает быстрее, лучше дифференцируется. Так бывает при действии химических веществ, понижающих возбудимость ц. н. с., как, напр., при действии бромистого натрия и больших доз алкоголя, при сильном утомлении и вначале действия больших доз гормона щитовидной железы. Но если физиологическое состояние меняется еще сильнее и сообразно этому возбудимость ц. н. с. падает в значительной мере, как, напр., при истощении от длительного голодания, при наступлении старческого маразма, на 2-3 день после дачи большой дозы щитовидной железы,—тогда затрудняется образование индивидуального рефлекса, а также дифференциация его. При еще некотором более глубоком изменении физиологического состояния, как это бывает перед смертью от голода

или старости, или в некоторой стадии действия больших доз щитовидной железы, тогда возбудимость коры больших полушарий понижается в такой мере, что индивидуальная деятельность вообще становится невозможной.

XV. Объединяющая (интегральная) деятельность коры большого мозга.

1. В в е д е н и е.

В образовании каждого индивидуального рефлекса проявляется вполне определенно объединяющая деятельность коры большого мозга. Если раздражения из внешнего мира происходят одновременно или скоро друг за другом, они объединяются как бы в одно единое раздражение. Это, между прочим, проявляется в том, что впоследствии каждый компонент этого объединенного раздражения производит такой же эффект, как если бы оба раздражения производились вместе. Иначе говоря, компонент перестает выступать как самостоятельный раздражитель; он замещает тот комплекс, в который он входит. Так, напр., мы выше указывали, что если сочетать два сами по себе деятельные раздражения, напр., электрическое раздражение ноги и раздражение ротовой полости пищевым веществом, то после нескольких комбинаций каждое раздражение в отдельности даст такой же эффект, как если бы применялись оба раздражения вместе: собака будет давать как оборонительную реакцию, так и реакцию еды. Только, чем сильнее одна реакция, тем слабее будет другая. Такое же объединение получается при комбинации какого-либо недейтельного раздражения, т. е. не производящего своего характерного внешнего эффекта, с каким-либо деятельным раздражением, производящим свой определенный эффект. Это объединение очень демонстративно проявляется в следующем факте. Многими авторами было отмечено при работе с пищево-двигательными рефлексам, что если регулярно вместе с прекращением индивидуального сигнала насильственно прекращать еду, закрывая кормушку или удаляя пищу, то начало и прекращение акта еды определенным образом связывается с индивидуальным сигналом. Именно, если во время еды прекратить сигнал, животное перестает есть и начинает есть с возобновлением сигнала. Это наблюдалось мной на голубях (83),

затем совместно с Брегадзе на собаках, Брегадзе отдельно на кроликах (112), а также за границей Вацеком (Vasek (405) на морской свинке. Очевидно, основное раздражение образует с индивидуальным раздражением одно целое раздражение.

Одна из основных функций коры большого мозга заключается в аналитико-синтетической деятельности, которая проявляется в работе поступательных и обратных временных связей. Не трудно показать, что действительно вся индивидуально-приобретенная деятельность коры мозга является аналитико-синтетической, ибо в любом проявлении этой корковой деятельности не трудно обнаружить как аналитический, так и синтетический характер нервных процессов. Так, при образовании индивидуального рефлекса на определенный внешний раздражитель мы имеем дело, с одной стороны, с аналитической деятельностью мозга, которая проявляется в образовании рефлекса именно на определенный раздражитель, благодаря развитию поступательных временных связей с корковым очагом данного раздражителя, а с другой стороны, с синтетической деятельностью, которая проявляется в самом образовании индивидуального рефлекса на этот раздражитель, т. е. в самом образовании временных связей. Или, например, при хроническом угасании индивидуального рефлекса мы имеем дело с одной стороны с анализом: ослабление рефлекса именно на данный раздражитель, благодаря расстройству соответствующих поступательных связей, а с другой стороны с синтезом: усиление отрицательного действия данного раздражения на другие рефлексы, благодаря усиленному развитию обратных временных связей с разнообразными двигательными участками. Я думаю, можно даже утверждать, что одна сторона деятельности большого мозга не может протекать без другой. На этом основании вполне правильно было бы характеризовать вообще кору просто аналитико-синтетической деятельностью, но не двоякого рода деятельностью: аналитической и синтетической. Но, конечно, при изучении этой деятельности мы можем говорить исключительно об ее аналитическом характере или об ее синтетическом характере, если только все наше внимание будет сосредоточено на одном характере этой деятельности.

Но объединяющая деятельность коры большого мозга проявляется не только в образовании индивидуального рефлекса на какой-либо простой раздражитель, т. е. в связывании одного

простого раздражения с основным. Она проявляется еще в большей мере, когда индивидуальный рефлекс образуется на какой-либо сложный раздражитель. В последнем случае мы имеем, с одной стороны, объединение частей сложного раздражителя с основным раздражением, а с другой, объединение частей сложного раздражителя в одно целое и связывание этого объединенного целого с основным раздражением. Мы до сих пор имели в виду, главным образом, объединение какого-либо простого раздражителя с основным. Что же касается объединения частей сложного раздражителя из внешнего мира в одно целое и затем связывания его с основным раздражением, то это объединение, или интегрирование оставалось вне нашего рассмотрения.

До последнего времени эта объединяющая деятельность коры большого мозга очень мало изучалась экспериментально. В лаб. Павлова эта проблема была поставлена с самого же начала. В диссертации Зеленого (1907) уделено этой деятельности большое внимание. Он образовывал индивидуальный слюнный рефлекс на комплекс звуков и затем изучал взаимоотношение между компонентами и комплексом (194). Зеленый установил, что первоначально и компоненты дают рефлекс подобно комплексу, но только слабее комплекса. Если компоненты одинаковой интенсивности, они вызывают одинаковые рефлексы, но почти вдвое слабее, чем целый комплекс; если же один компонент был сильнее другого, то в отдельности сильный компонент дает больший эффект, чем слабый. Разница наблюдается, как в скрытом периоде, так и в величине секреции. Далее он установил, что с течением времени компоненты перестают давать рефлекс, в то время как комплекс сейчас-же после них вызывает его без ослабления. Этой стадии полной дифференциации компонентов предшествует такой период, когда испытание компонентов отражается на величине рефлекса на комплекс: последний рефлекс ослабевает. Он подробно изучил отношение компонентных рефлексов друг к другу и установил в общем такие же отношения, как между однородными рефлексами. Но эти фактические результаты, которые всецело подтвердились в моих опытах, не получили дальнейшего развития, не привели к выяснению физиологических основ объединяющей деятельности коры большого мозга. Все последующие работы школы Павлова, а также Бехтерева в этом направлении лишь констатируют факты, в которых проявляется объединяю-

шая деятельность, или, как это теперь принято называть в этих лабораториях, синтетическая способность наряду с аналитической, именно: зависимость величины компонентных рефлексов от физической силы компонентов, возможность дифференциации компонентов от комплекса, отрицательное влияние дифференцированного компонента на последующий комплексный рефлекс, и затем установление некоторой разницы в отношении синтетической деятельности собаки и человека (Бабкин 30—32, Палладин 320, Фурсиков 324, Иванов-Смоленский 209—211, Платонов 332, Яковлев 454, Лукина 264). Собственно говоря, как Зеленый, так и эти авторы имели в виду не выяснение объединения сложного раздражения в одно целое, или интегрирующую деятельность коры большого мозга, а ту синтетическую деятельность, которая проявляется в установлении индивидуального рефлекса на сложное раздражение. Лишь Иванов-Смоленский приходит к выводу об образовании из комплекса разных раздражителей одного „целого, слитного раздражения“ и отсюда умозаключает, что в коре больших полушарий происходит „процесс интегрирования (сложного синтеза)“ (214-а). Но и этот автор ограничивается такого рода теоретическим выводом и не входит в рассмотрение физиологической сущности соотв. явлений.

Проблема объединяющей деятельности коры большого мозга стала перед нами в связи с психологической теорией образов Вертгаймера (118), Кёлера (231) и др., которые, как известно, предполагают, что сложный раздражитель воспринимается с самого же начала, как единое целое, и что в таком случае физиологическое действие какого-либо компонента в целом комплексе определяется не просто соответствующим внешним воздействием, но и действием всех остальных компонентов, т. е. всего целого. Мне представлялась возможность проверить эту психологическую теорию на животных методом индивидуальных рефлексов. Мы должны были решить проблему: как образуется индивидуальный рефлекс на сложный раздражитель: с самого же начала, как на единое целое раздражение, как говорит теория образов, или как-нибудь иначе. Затем, конечно, нужно было нам выяснить те физиологические процессы, которые лежат в основе образования рефлекса на сложный раздражитель. В результате этой исследовательской работы, которая продолжается шестой год, мы получили такие факты, которые

проливают некоторый свет на объединяющую деятельность коры мозга и выясняют физиологическую роль целого в действии компонента, а также таковую роль компонента в действии целого.

Небольшая экспериментальная проверка теории образов методом индивидуальных рефлексов была предпринята между прочим одним психологом Гумфреем (Humphrey 182). Согласно теории образов: „плоть и кровь тона (в музыкальной мелодии) зависят от его роли в мелодии: тон *b*, ведущий к *c*, некоторым образом отличается от *b* как единицы тона“ (Wertheimer). Гумфрей проверил это положение таким образом: он образовал на человеке рефлекс отдергивания руки на определенный музыкальный тон, сочетая его с электрическим раздражением; затем включил этот тон в музыкальную фразу или в серию звуков, не образующих музыкальной фразы, мелодии. Как требовалось с точки зрения теории образов, этот звук терял свое действие в музыкальной фразе сильнее, чем в немелодичной серии звуков. Однако, как автор замечает, эти результаты не могли решить основную проблему; потому ли индивидуальный рефлекс устранялся легче музыкальной фразой, что последняя действовала, как единое целое образование или по другой причине? По мнению автора, это могло случиться и от того, что, согласно учению Павлова, серия музыкальных тонов действовала на индивидуальный рефлекс, как постороннее, необычное раздражение, что музыкальные тоны, образующие единицу мелодии, более близки к активному тону и потому действовали на него задерживающим образом в большей мере, чем музыкальные тоны, не образующие мелодии.

Объединяющая деятельность коры большого мозга изучалась мною совместно с моим сотрудником А. Брегадзе по методу свободных движений, как это описано в методике. Собака приучалась лежать на лежанке в одном месте, а по сигналу она шла к кормушке, которая лежала вне поля зрения собаки. Мы этим методом изучили все поведение собаки: ее движение от лежанки к кормушке во время индивидуального сигнала, затем ее пребывание у кормушки, а также обратное движение к лежанке, наконец ее поведение в промежутках между опытами. Но в настоящее время нас интересует не все это поведение животного, а только небольшая сторона наших наблюдений, которая проливает свет для выяснения объединяющей деятель-

ности коры большого мозга, а именно, первая рефлекторная реакция животного на лежанке в ответ на начальный индивидуальный сигнал.

2. Образование и дифференциация индивидуального рефлекса на комплекс одновременных звуковых раздражений.

Мы первым делом изучили индивидуальную пищеводвигательную реакцию на разные комплексы одновременных звуковых раздражений. В этом ряде опытов наиболее сложным комплексом являлось сочетание из четырех звуков: F' третьей октавы — 340 кол. в 1 сек., F'' четвертой октавы — 680 кол. (Hornbostels Reisetonometer), звонок 1 и звонок 2. Тон у звонков был неодинаков; кроме того, звонок N 1 был сильнее звонка N 2. Все эти звуки начинались и кончались одновременно, продолжаясь 10 — 20 сек. В этом случае на сложный сигнал собака приучалась идти направо от себя к правой кормушке. Комплексный раздражитель находился налево за ширмой, где были экспериментаторы (см. рис. 2, стр. 9).

Индивидуальная реакция вырабатывалась таким образом: экспериментатор подзывал собаку к кормушке, как только начинался звуковой комплекс. Когда собака подходила к кормушке, последняя открывалась. Собака ела 10 — 20 сек., затем кормушка закрывалась и одновременно прекращался звуковой комплекс. После этого собака сама возвращалась обратно на лежанку. Опыты с означенным звуковым комплексом велись на двух собаках: „Мура № 2“ и „Джек“.

Индивидуальный пищеводвигательный рефлекс на комплекс звуков получался уже после первого сочетания его с едой из кормушки: собака поднимала голову, вставала и шла к кормушке уже при втором испытании комплексного раздражителя. В первый день опыта собака не всегда шла на звук к кормушке, но начиная со второго дня она шла к кормушке регулярно. В первый же день скрытый период ориентировочной реакции был почти менее одной секунды. Собака поднимала голову сейчас же в начале звуков, но вставала и шла к кормушке с опозданием 7 — 15 сек. На третий день это время реакции к кормушке было 2 — 3 сек., а впоследствии оно стало менее одной секунды, т. е. собака срывалась с лежанки в самом начале звука.

В первые дни работы устанавливалась степень рецепторной генерализации данного индивидуального рефлекса. Именно, в эти дни посторонние необычные звуки, как низкий дрожащий звук языковой трубы, так и высокий тон органной трубы, а также посторонний звонок производили рефлекс движения к кормушке подобно обычному комплексу звуков, только менее интенсивный и с большим скрытым периодом. Но спустя несколько дней работы посторонние необычные звуки перестали давать рефлекс. В первые дни работы компоненты обычного комплекса, взятые отдельно, также производили индивидуальный рефлекс ориентировочного движения головы, вставания и движения к кормушке. Но рефлекс наступал всегда с большим скрытым периодом и менее стремительно, чем на комплекс. Два — три компонента вместе давали рефлекс почти как комплекс. Так, на „Муре № 2“ на 2-й день работы оба звонка вместе вызвали рефлекс движения к кормушке на 8 сек., а F' — через 15 — 20 сек.; на 3-й день звонок 1 дал рефлекс на 10 сек., а комплекс в это время вызывал рефлекс через 3 сек.

С течением времени компоненты в отдельности давали рефлекс все слабее и наконец перестали вызывать его. При этом характерно, что, как в опытах Зеленого, сначала более слабый компонент перестает давать рефлекс, а затем более сильный. Так, более низкий и более слабый звук F' перестал вызывать рефлекс раньше F'', а эти музыкальные звуки F' и F'' перестали вызывать рефлекс раньше звонков. Из звонков же более сильный звонок № 1 вызывал рефлекс дольше времени, чем другой № 2. После того, как компоненты перестали давать рефлекс, комбинации их все еще вызывали. Но со временем и комбинации перестали давать рефлекс: сначала комбинации слабых звуков, а затем и сильных, причем комбинации из двух звуков перестали давать рефлекс раньше комбинаций из трех.

Здесь отношения оказались такие же, как при угасании двух или трех однородных рефлексов. Когда соответствующие индивидуальные сигналы перестают давать рефлекс, комбинация двух все еще дает его; после же угасания рефлекса на эту комбинацию, комбинация трех сигналов все еще дает его. Таким образом, в первые дни работы наравне с комплексом и компоненты давали рефлекс как в отдельности, так и в комбинации друг с другом. С течением же времени происходит полная дифферен-

диация как в отношении компонентов, так и их комбинаций.

Означенная дифференциация на одной собаке „Мура № 2“ была достигнута после многократной постоянной пробы компонентов без сочетания с едой. Однако, на другой собаке „Джек“ было доказано, что дифференциация компонентов происходит с течением времени сама собой и помимо их постоянной пробы, т. е. если долго укреплять рефлекс без пробы компонентов. Так, на „Джеке“ мы испытали впервые F' после 112 сочетаний и он не дал рефлекса. Звонок 2 был испытан после 16, 37 и 113 сочетаний. После 16 сочетаний он не дал рефлекса, после 37 дал его, а после 113 и позднее не давал. Звонок 1 (наиболее сильный компонент) испытывался после 51 сочетания и затем много раз. После 51 сочетания в середине опытного дня он не дал рефлекса, а в следующие дни он давал его только в начале опытного дня. Еще позднее он не давал его и в начале дня. Но дифференциация с первых же проб была замечена только по отношению к отдельным компонентам. Что же касается их комбинаций, то первые пробы их всегда давали рефлекс.

Итак, дифференциация отдельных компонентов происходит сама собой с укреплением рефлекса, дифференциация же комбинаций их, как более тонкая, требует нескольких проб без сочетания с основным раздражением.

Исходя из этого фактического материала, мы утверждаем, что при образовании индивидуального рефлекса на данный комплекс звуков первоначально образовался рефлекс не просто на этот комплекс, как на единое целое раздражение, а на каждый компонент в отдельности. Эти компонентные рефлексy тем значительнее и прочнее, чем сильнее физиологическое действие компонента. Следовательно, каждый корковый очаг, воспринимающий компонент, связан с элементами коры, производящими движение к кормушке, особыми временными связями. Эти связи развиваются тем сильнее, чем сильнее физиологическое действие компонента, как это вообще установлено для образования рефлекса на одиночный раздражитель. Очевидно, в этот период работы поступательные связи развиты лучше обратных.

Мы много раз испытывали влияние угасания одного компонентного рефлекса на другие. После острого угасания рефлекса на один компонент не происходит угасания комплексного рефлекса.

и даже других компонентных рефлексов. Но острое угасание всех компонентов подряд, и в особенности комбинации их, непременно ведет к временному угасанию рефлекса на комплекс. Острое же угасание комплекса путем повторения без сочетания с едой вело к угасанию рефлекса на компоненты. Отсюда следует, что в период генерализации рефлекса на сложный раздражитель каждый компонент производит рефлекс через свои собственные временные связи, а комплекс вызывает его через временные связи всех входящих в него компонентов.

В период дифференциации пищево-двигательного рефлекса на сложный раздражитель, компоненты перестают давать рефлекс по той-же самой причине, по какой происходит обычная дифференциация рефлекса вообще по отношению к необычным раздражителям, т. е., благодаря преимущественному развитию обратных временных связей. Что это именно так, доказываются следующими фактами. Если сначала пустить хорошо отдифференцированный компонент, а затем, спустя 3—5 сек., присоединить к нему другой компонент, или комбинацию компонентов, которые еще дают рефлекс, то в таком случае рефлекс может не наступить. Дифференцированный компонент действует отрицательно на недифференцированные компоненты. Дифференцированный компонент устраняет точно также другой однородный пищево-двигательный рефлекс, который был образован у этой собаки на метроном. Он же устранял даже рефлекс на комплекс, а именно, рефлекса не будет, если сначала пустить сильно дифференцированный компонент, а через 3—4 сек. присоединить к нему все остальные компоненты вместе.

Очевидно, под влиянием дифференцированного звука обратные временные связи приходят в состояние повышенной возбудимости. Это обуславливает распространение возбуждения из корковых элементов поступательных связей через общие для них двигательные участки коры в обратные связи, а на периферию, согласно закону сопряженной иррадиации, возбуждение распространяется не в такой мере, чтобы вызвать внешний эффект.

Но вот что особенно характерно: дифференцированный компонент действует отрицательно только в том случае, если он предшествует активному компоненту. Но, если оба эти ком-

понента начинаются вместе, рефлекс может быть даже сильнее, чем от одного активного, недифференцированного компонента. Даже более того, два или три дифференцированных компонента вместе дают хороший эффект, в то время как каждый из них в отдельности отрицательно действует на комплексный раздражитель, если он предшествует последнему.

Мы думаем, что первоначально, в период дифференциации компонентов, деятельность поступательных связей все-таки настолько большая, что при совершенно одновременном применении двух-трех компонентов может получиться достаточно сильное возбуждение двигательных участков. Это происходит еще раньше возбуждения обратных связей, а значит, еще раньше повышения в них возбудимости, поэтому может наступить периферический эффект. Точно также можно было бы объяснить и то явление, когда все компоненты в отдельности перестают вызывать рефлекс, а комплекс дает его с большой стремительностью. Следовательно, в начальный период дифференциации компонентов комплексный рефлекс может являться результатом взаимодействия всех поступательных и обратных связей, образованных на компоненты.

Однако, в последний период работы, когда не только компоненты, но и комбинация двух и трех компонентов не давали рефлекса, а комплекс давал его по обычному, происхождение комплексного рефлекса едва ли может быть обусловлено суммарным действием компонентов. Но в чем именно здесь дело, это не может быть выяснено на основании сообщенных данных. Для этого потребовалась другая постановка опытов.

После того, как на собаке „Джек“ мы получили полную дифференциацию рефлекса на комплексе звуков $F' + F'' + \text{звонок}$ № 1 + звонок № 2, так что компоненты и комбинации их не давали рефлекса, а комплекс давал, мы начали сочетать компоненты с едой, а комплекс пробовали без еды. Рефлекс на компоненты развивался медленно. Мы сначала сочетали с едой F' и первый раз индивидуальный пищево-двигательный рефлекс получился на 14 сочетаниях; только после 42 сочетаний он стал вызываться регулярно. Такая медленность в образовании положительного рефлекса на дифференцированный компонент вполне понятна: нам нужно было развить поступательные связи в такой мере, чтобы они могли превзойти в своей деятельности

существующие хорошо развитые обратные связи. В это время F'' и звонки не давали рефлекса. После укрепления рефлекса на F' мы стали вырабатывать отрицательный рефлекс на комплекс, пробуя его многократно без сочетания с едой. Первоначально после острого угасания рефлекса на комплекс, угасал также рефлекс на компонент F'. Но впоследствии F' давал свой обычный рефлекс сейчас после пробы комплекса. В этот период работы острое угасание комплекса также мало действовало на другой однородный рефлекс на язычковую трубу, который был образован специально для испытания сданной целью.

Затем мы подобным же образом образовали рефлекс на другие компоненты. На F'' собака пошла после первого же сочетания; на звонок 2 в первый раз пошла после 6 сочетания, а регулярно после 19 сочетания; но после этого рефлекс на звонок 1 образовался сразу. Все это время комплекс пробовался без еды и он не давал рефлекса (см. прот. 1). Таким образом, в результате сочетания компонентов с едой и несочетания комплекса с едой, собака на компоненты давала рефлекс, а на комплекс не давала. (См. протокол № 1 на стр. 368).

Эти фактические данные указывают нам на то, что комплексное действие в определенном случае никоим образом не может являться суммой компонентных действий. Здесь по характеру работы были образованы положительные рефлекс на компоненты с преимущественным развитием поступательных связей между соответствующими воспринимающими очагами и теми двигательными участками коры, от которых зависело движение к кормушке. На комплекс же был образован несомненно отрицательный рефлекс. Это было видно из его отрицательного действия на компонентный рефлекс. Каждый раз после комплекса в течение нескольких секунд компоненты не давали рефлекса или производили его с большим опозданием (см. прот. 1, оп. 6—7). Кроме того, комплекс производил определенный двигательный эффект, который характерен для отрицательного сигнала. Именно, собака вначале давала быстрое ориентировочное движение, иногда даже вскакивала. Но сейчас же после этого она ложилась и низко опускала голову (см. прот. 1, оп. 6).

Отрицательный рефлекс, как известно, обуславливается преимущественным развитием обратных связей. В отрицательном рефлексе на комплекс обратные временные связи должны

ПРОТОКОЛ № 1. Собака „Джек“. 5 марта 1929 г.

Дифференциация отрицательного рефлекса на комплекс звуков: F'+F + звонок 1 + звонок 2 и положительных рефлексов на компоненты F', F'', звонок 1 и звонок 2.

№ опыта	Время	Порядок раздражения от начала опыта	Характер раздражения	Продолж. раздражен. в сек.	Характер реакции
1	12 ч. 35'				Собака лежит на лежанке и при входе экспериментатора виляет хвостом.
2	12 ч. 40'	72	Звонок 1 + еда	10	Сейчас же беж. к кормушке. По закрытии корм. идет обр. на лежанку на 12".
3	12 ч. 47'	101	F' + еда	12	То же самое. Обратно на 10" по закрытия кормушки.
4	12 ч. 52'	214	F' + еда	12	То же самое. Обр. на 15" по закр. кормушки.
5	12 ч. 56'	70	Звонок 2 + еда	10	То же самое. Обр. на 20" по закрытии кормушки.
6*	1 ч.	19	Комплекс без еды	10	Сейчас же вскакивает на передн. ноги, но скоро опять ложится, кладет голову на передние ноги, затем нет никакой реакции.
7	1 ч. 0'10"	—	F'', который остается после прекр. предыдущего звукового комплекса	12	Нет реакции.
8	1 ч. 01'	215	F' + еда	12	Сейчас же беж. к корм. Обратно по закр. корм. на 12".
9	1 ч. 06'	71	Звонок 2 + еда	20	На 8" подымает лишь голову на 10" идет к корм., обратно на 8".
10	1 ч. 10'	73	Звонок 1 + еда	10	На 1" беж. к корм. Обр. на леж. на 5" по закр. корм.
11	1 ч. 15'	74	Звонок 1 + еда	10	На 3" беж. к корм. Обр. на леж. на 10" по закр. корм.
12	1 ч. 20'	72	Звонок 2 + еда	10	На 1" беж. к корм. Обр. на леж. на 8" по зак. корм.
13	1 ч. 24'	73	Звонок 2 + еда	20	Не шевелится. На 10" открыв. кормушка со стуком. Собака бежит — кушает. Обр. на 8" по закр. кормушки.

были образоваться от ответных двигательных участков в корковому очагу, возбуждаемому комплексом. Но эти очаги не могут быть теми, которые воспринимают компоненты непосред-

венно. Последние связаны с теми же двигательными участками посредством хорошо развитых поступательных связей. Очевидно, этот комплексный очаг другой, возник он благодаря совместному действию всех компонентов и не возбуждается действием отдельных компонентов. В этом очаге оканчиваются те обратные связи, которые обуславливают комплексный отрицательный рефлекс. Рис. 100 дает схематическую картину временных связей в комплексном отрицательном рефлексе. Повидимому, при действии комплекса возбуждение идет из компонентных очагов по поступательным связям к двигательным участкам, а отсюда оно направляется по обратным связям к комплексному очагу (К) и потому не дает периферического эффекта.

Характерно, что в этой серии опытов первоначально комбинации двух-трех компонентов давали рефлекс, как и компоненты. Но после нескольких проб без сочетания с едой они теряли эту способность, превратившись в отрицательные сигналы подобно комплексу. Очевидно, и здесь отрицательное действие было обусловлено преимущественным развитием обратных временных связей с тем дополнительным очагом, который возбуждался при совместном действии звуков данной комбинации.

В другой серии опытов на собаке „Джек“ мы взяли комплекс звуков F' (340) + F'' (680) + А (435) — первые два от реизетонметра Горнбостеля, а последний звук был от тонвариатора Штерна. Этот комплекс сочетался с едой из левой кормушки (она была загорожена ширмой и не была видна с лежанки (см. рис. 29, стр. 178). После укрепления рефлекса к левой кормушке, мы занялись образованием рефлексов на компоненты к правой кормушке, которая стояла за шкафом и также не была видна (см. рис. 2, ст. 9). Сначала сочетали звук F' с едой из правой кормушки. В первое время собака шла на F' , как на компонент, к левой кормушке, несмотря на то, что она получала еду при этом звуке исключительно из правой кормушки. Но уже в конце первого дня работы на F' собака идет к правой кормушке, а на комплекс к левой. В следующие дни также идет правильно. Путаница бывает иногда в конце опытного дня. Но после подкреплений звука F' и комплекса по 100 раз, один рефлекс мог быть вызван сейчас-же после другого. На 18-й день работы были испытаны звуки F'' и А отдельно. Оба не дали ре-

флекса. Только раз А вызвал рефлекс. Кроме того оказалось, что F' и А отдельно являлись отрицательными раздражителями. Они устраняли рефлекс на F', если они предшествовали последнему хотя бы на несколько секунд.

В этой фазе работы было испытано действие угасания компонентного рефлекса на комплексный и обратно—угасания комплексного на компонентный. Испытание производилось много раз и всякий раз угасание одного рефлекса не влияло на другой. Этот факт ясно указывает, что в данном комплексном рефлексе временные связи компонента F' не участвуют. В дальнейшем были образованы пищеводвигательные рефлексy к правой кормушке и на остальные два звука F' и А. Теперь каждый компонент отдельно давал рефлекс к правой кормушке, а комплекс их вызывал реакцию к левой кормушке (см. протокол 2). Мы здесь имеем разнородные рефлексy: на комплексе звуков собака идет к левой кормушке, на компоненты—к правой. Очевидно, временные связи и ответные двигательные участки, т. е. конечные пункты временных связей, являются разными. Но несомненно, и начальные пункты временных связей не могут быть одними и теми же. В компонентных рефлексax таким пунктом являются соответствующие воспринимающие очаги. В комплексе же таковым пунктом должен являться какой-то другой дополнительный очаг, возбуждаемый только при совместном действии всех входящих компонентов. (На рис. 101 дается схематическая картина временных связей).

Характерно, что комбинация двух звуков первоначально давала рефлекс как к правой, так и к левой кормушке. Рефлекс, следовательно, определяется то временными связями компонентов, то комплекса. Но после многократного испытания без сочетания с едой легко удается дифференцировать эти комбинации: они перестают давать рефлекс и из положительных сигналов превращаются в отрицательные (см. прот. 2). Факт угасания рефлекса на необычную комбинацию из двух компонентов при сохранении рефлекса на компоненты и комплекс свидетельствует, что мы здесь имеем образование обратных временных связей с новым дополнительным очагом в коре больших полушарий, который возбуждается только при совместном действии двух данных компонентов.

ПРОТОКОЛ № 2. „Джек“. 24 июня 1929 г.

Дифференциация комплексного рефлекса $F' + F'' + A$ к левой кормушке и компонентных рефлексов на F' , F'' и A к правой кормушке.

№ опыта	Время	Порядок раздражения от начала опыта	Характер раздражен.	Продолж. раздражен. в сек.	Характер реакции.
1	11 ч. 28'				Вбежала в комнату быстро, взошла на лежанку и легла.
2	11 ч. 30'	280	$F' + F'' + A + \text{еда}$	10	Сейчас-же бежит к левой кормушке. После закр. корм. бежит к правой корм., а оттуда на лежанку.
3	11 ч. 33'	281	—	10	Сейчас-же к левой корм. Обратное на леж. на 10" по закр. корм.
4	11 ч. 36'	255	$F' + \text{еда}$	10	Сейчас-же к прав. корм. Обратное на леж. на 15" по закрыт. корм.
5	11 ч. 40'	44	—	10	Сейчас-же к правой кормушке. Обратное на леж. на 10" по закр. корм.
6	11 ч. 43'	52	$A + \text{еда}$	12	Бежит к левой корм. Затем на 5" к правой корм. Обратное на леж. на 8" по закрыт. корм.
7	11 ч. 47'	53	$A + F''$	10	Сейчас-же к правой кормушке. Обратное на леж. на 9" по закр. корм.
8	11 ч. 50'	22	$A + F''$	10	Сейчас-же к правой кормушке. Оттуда к лев. корм. Затем на 8" идет опять к правой. Останавлив. на середине дороги. После звуков—на лежанку.
9	11 ч. 53'	23	$A + F''$	10	Сейчас-же к левой корм., оттуда к правой. После прекр. звуков идет на лежанку.
10	11 ч. 55'	24	$A + F''$	10	Поднимает лишь голову вначале.
11	11 ч. 57'	256	$F' + \text{еда}$	10	На 1" беж. к правой кормушке. После закрытия корм. идет на леж. на 12",
12	12 ч.	282	$F' + F'' + A + \text{еда}$	10	На 1" беж. к левой кормушке. После закр. кормушки идет на леж. на 10".
13	12 ч. 05'	8	$F' + F''$	10	Сейчас-же к левой корм., оттуда к прав. После прекр. звуков обратно на лежанку на 5".

№ опыта	Время	Порядок раздражения от начала опыта	Характер раздражен.	Продолж. раздражен. в сек.	Характер реакции
14	12 ч. 08'	9	F' + F''	10	На 2'' сходит с леж., идет по направлению к правой корм., смотрит на нее, отходит. По прекр. звуков идет на лежанку.
15	12 ч. 10'	10	" "	10	Поднимает лишь голову.
16	12 ч. 12'	257	F' + еда	10	На 3'' идет к правой кормушке. Обрато на леж. на 15'' по закр. корм.
17	12 ч. 15'	5	Сначала F' 9 сек., затем F'' + А	15	На 8'' идет к правой кормушке. Как только дошла до середины дороги, добавили F'' + А. Собака остановилась — не двигается. После прекращения звуков идет на лежанку.
18	12 ч. 18'	258	F' + еда	10	На 2'' идет к правой кормушке. Обрато на леж. на 15'' после закр. корм.
19	12 ч. 21'	45	F'' + еда	10	" " " "
20	12 ч. 25'	54	А + еда	10	На 5'' идет к правой корм. Обрато на леж. на 10' после закр. корм.
21	12 ч. 30'	283	F' + F'' + + А + еда		На 1'' идет к левой кормушке. Обрато на леж. на 15'' после закр. корм.

В последней серии опытов на собаке „Черняк“ мы сначала образовали пищево-двигательный рефлекс на звук А (355 кол. тонвариатора Штерна) к правой кормушке. Затем образовали аналогичный рефлекс на С (1034 кол.) к левой кормушке. В первые дни работы собака шла на С исключительно к правой кормушке. Лишь после многих сочетаний С стал давать рефлекс к левой кормушке. Но в первое время, после установки правильной реакции на С, другой звук А давал неправильную реакцию — к той же левой кормушке. Но в конце концов мы добились того, что звук А регулярно давал рефлекс к правой кормушке, а звук С — к левой. Для этого пришлось сочетать звук А с едой до 200 раз, а звук С — до 100 раз. Мы имеем здесь ту самую картину явлений, которая наблюдалась нами при образовании разнородных оборонительных рефлексов, т. е. при образовании их на разных ногах. И очевидно, физиологическая

природа этих явлений была та же самая, как в последнем случае.

После полной специализации рефлексов на звук А и С мы приступили к образованию отрицательного рефлекса на комбинацию А + С: эта комбинация не сопровождалась едой. Первоначально этот комплекс вызывал положительную реакцию. Собака бежала к одной из кормушек, затем сейчас же ко второй, отсюда обратно к первой и вновь ко второй, и так много раз до окончания звуков. После звуков собака сама шла на лежанку. С повторением комбинации собака двигалась менее порывисто, сходила все с большим и большим запаздыванием. Начиная с 45 испытания она то шла, то нет, хотя компоненты все время вызывали реакцию. Но если компоненты испытывались вскоре после отрицательной комбинации, они также не давали рефлекса. Точно также, если дать комплекс, а затем один из компонентов прекратить, другой оставшийся компонент не вызывает рефлекса (см. прот. 3).

То обстоятельство, что первоначально комплекс производил рефлекс к обеим кормушкам, ясно указывает, что этот рефлекс всецело определялся временными связями на компоненты, причем рефлекс был очень прочный. Пришлось первый раз повторить комплекс более десятка раз, чтобы вызвать его угасание. Каждый раз после этого компоненты оказывались угашенными. Восстановление компонентов путем подкрепления едой или в связи с перерывом работы вело к оживлению рефлекса на комплекс. Но впоследствии комплекс перестал давать рефлекс. Он не вызывал его даже сейчас после подкрепления компонентов. Очевидно, с того момента, когда комплекс стал отрицательным сигналом, он производил свое отрицательное действие не через компонентные временные связи, а через какие-то другие связи. Причем эти дополнительные временные связи с преимущественным развитием обратных связей, видимо, начинались от некоторых элементов коры, возбуждаемых совместным действием обоих компонентов, и затем оканчивались у ответных двигательных участков коры, направляющих собаку как к правой, так и к левой кормушке (см. прот. 3 на стр. 374).

Мы выше дали случай тонкой дифференциации комплексного рефлекса, когда комплекс из четырех звуков производил положительный рефлекс, а компоненты и их комбинации не давали его: они являлись отрицательными сигналами. Мы тогда указы-

Протокол № 3. „Черняк“. 16 июня 1929 г.

Образование положительного рефлекса на звук А к правой кормушке, другого такого же рефлекса на звук С в левой кормушке и отрицательного рефлекса на комбинацию звуков А + С.

№ опыта	Время	Порядок раздражения от начала опыта	Характер раздражен.	Продолж. раздражен. в сек.	Характер реакции
1	11 ч. 11'				Собака вбежала в эксп. комн. и легла на лежанку.
2	11 ч. 15'		А + еда	10	Сейчас же бежит к правой корм. Обратнo на леж. на 10" после закр. корм.
3	11 ч. 18'		А + еда	10	То же самое.
4	11 ч. 21'		С + еда	10	Сейчас же бежит к левой кор. Обр. на леж. на 8" по закр. кор.
5	11 ч. 25'		С + еда	10	Сейчас же беж. к левой корм. После закр. корм. на 5" идет к правой корм., оттуда на леж.
6	11 ч. 28'	139	А + С без еды	10	Нет реакции.
7	11 ч. 31'		А + еда	10	Сейчас же сходит с леж., останавливается, затем идет обратно на 8" по закр. корм.
8	11 ч. 35'		С + еда	10	Сейчас же к левой корм. Обратнo на 15" по закр. корм.
9	11 ч. 38'	5	С + А 5" затем прекр. С на 3" и опять до- бавляется	13	В начале поднимает лишь голову, затем лежит спокойно. После добавления звука С идет на 3" к левой корм., оттуда по прекращ. звуков к правой корм. и затем на лежанку.
10	11 ч. 42'		А + еда	15	Сейчас же к правой корм. Обратнo на 8" по закр. корм.
11	11 ч. 46'		С + еда	20	Сейчас же к левой корм. Обратнo на 15" по закр. корм.
12	11 ч. 50'	1	Ф" (необ. звук)	10	Поднимает лишь голову.
13	11 ч. 54'	140	С + А без еды	10	То же самое.
14	11 ч. 58'		С + еда	10	На 1" идет к левой корм. Обратнo на лежанку на 12" по закр. кормушки.

вали, что в начальной стадии дифференциации рефлекса комплексный рефлекс был обязан совместному действию компонентных поступательных связей на общий для них конечный двигательный участок в коре большого мозга. Но с того момента,

когда комбинации трех самых сильных компонентов рефлекса не давали, а весь комплекс производил его, тогда этот положительный рефлекс едва ли мог быть обусловлен временными связями компонентов. Очевидно, здесь дело обстояло так, как в других случаях комплексного действия: от совместного действия компонентов возник новый дополнительный очаг, и с ним образовались особые временные связи к тем же двигательным участкам, где оканчивались компонентные временные связи. Только с дополнительным очагом поступательные связи являлись наиболее развитыми, а с компонентными очагами, наоборот, верх брали обратные связи (См. схем. рис. 102).

3. Образование и дифференциация индивидуального рефлекса на сложную фигуру и на комплексе звукового и светового раздражений.

Для изучения взаимоотношений между целым и его составными частями из области световых раздражений было произведено специальное исследование А. Брегадзе (113). Опыты велись на одной собаке „Марс“. В качестве светового комплексного раздражения служило освещение мельканием сложной фигуры, симметрично разделенной на 9 отделов, как показывает рис. 3. Это был ящик на подставке с десятью отделениями. Фотография его дана на рис. 2; он там стоит в стороне с обозначением D. Этот ящик был установлен позади кормушки, которая стояла в 3-х метрах перед собакой. После того как приучили собаку сидеть на лежанке, брать пищу при открывании кормушки и после еды возвращаться на лежанку, мы стали освещать все отделы периодическим зажиганием и потуханием лампы через каждые 2 — 3 сек. во всех отделах и через 3 — 5 сек. открывали кормушку. Освещение продолжалось все время еды около 10 сек. Оно прекращалось с закрытием кормушки.

В первое время работы в ящике стояли разноцветные лампы, но скоро потом мы их заменили обыкновенными. Следовательно, пищево-двигательный рефлекс был образован первоначально на разноцветную фигуру. Индивидуальный рефлекс — движение к кормушке на свет — получился на 2-й день работы, после 15 сочетаний. Он наступал довольно поздно и не всегда.

Рефлекс упрочился после 80 сочетаний, когда он наступал уже на 1 сек. На 21 день эта работа была прекращена, и спустя 9 дней была возобновлена с обыкновенными лампами. Уже первая проба освещения фигуры дала индивидуальный рефлекс. В этот день необычный свет — зажигание электрической лампы сверху ящика, а также разные звуки не вызывали реакции. Компоненты же сложной фигуры, т. е. освещение той или другой части фигуры, вызывали реакцию, но с большим запозданием. Причем запаздывание было не одинаково при освещении разных отделов. На большой, центральный отдел (H) реакция наступила быстрее и стремительнее, чем, напр., на маленький компонент (C). Эти пробы компонентов, конечно, не сопровождались едой.

После нескольких испытаний, компоненты перестали давать рефлекс. При этом более сильный центральный компонент перестал давать реакцию позднее, чем более слабый крайний (C). Когда компоненты перестали давать реакцию к кормушке, комбинация их опять вызывала эту реакцию. Но после многократного испытания и эта комбинация переставала вызывать рефлекс. Между прочим, удалось дифференцировать комбинацию четырех крайних и одного центрального компонента, т. е. комбинация компонентов A, B, C, D и H не давала рефлекса, а после этого целый комплекс производил обычный рефлекс.

Вообще было замечено, что когда один компонент или одна комбинация переставала вызывать положительный рефлекс, другой компонент или другая комбинация, а тем более комплекс все еще вызывали рефлекс. Только в случае угасания положительного рефлекса на большое число компонентов, первые пробы комплекса не давали реакции. Но это было только в начале. Впоследствии же угасание компонентных рефлексов не влияло через 1—2 минуты на последующую комплексную реакцию. Однако, после дифференциации компонента определенной формы, занимающей определенное место в фигуре, угасают реакции и на другие компоненты, имеющие такую же форму, но расположенные в разных местах фигуры. Так, напр., после того как компонент C абсолютно перестал вызывать рефлекс, и другие сходные компоненты (A, B и D) перестали давать его. То же было с комбинацией сходных компонентов: когда два нижних крайних компонента C + D перестали давать рефлекс, тогда и два верхних крайних компонента не вызывали его.

Характерно, что в связи с этой дифференциацией компонентов и их комбинаций сначала сильно ослабла реакция на световой комплекс, а затем она исчезла совершенно. Это явление, как известно, имеет место при всякой тонкой дифференцировке и обуславливается усиленным развитием обратных связей на дифференцируемые раздражения. В данном случае комплексная реакция должна была исчезнуть тем более, что в стадии генерализации комплекс производил весь свой эффект через свои компоненты. Для того, чтобы восстановить рефлекс на комплекс, мы перестали применять компоненты или их комбинации и занялись образованием нового положительного рефлекса на звук тонвариатора Штерна в 1101,3 кол. (топ D). После того как рефлекс на этот тон образовался и укрепился в достаточной мере, мы пробовали сочетать световой комплекс с едой. Комплексный рефлекс начал восстанавливаться и через 3—4 дня он достиг значительной прочности. При этом компоненты и их комбинации не давали рефлекса.

Таким образом, в данных опытах с образованием пищеводвигательного рефлекса на световой комплекс всецело подтвердились те результаты, какие были получены нами при образовании рефлекса на звуковой комплекс. Первоначально индивидуальный пищево-двигательный рефлекс является генерализованным: он вызывается не только комплексом, но и компонентами и комбинациями их. Только эти последние реакции более слабы и начинаются с большим скрытым периодом, чем реакция на комплекс. С течением времени рефлекс становится дифференцированным: он вызывается только комплексом, компоненты же или их комбинации не дают его. При этом, чем сильнее компонент, чем сложнее комбинация компонентов, тем позднее они дифференцируются.

Из этих фактов также следует, что в период генерализации рефлекса каждый световой компонент и даже каждая комбинация владела самостоятельными временными связями, с преимущественным развитием поступательных, причем, чем сильнее было физиологическое действие компонентов или комбинаций их, тем прочнее были эти связи. В этот период работы, сложная фигура — световой комплекс — производила рефлекс, повидимому, через временные связи ком-

понентов. Далее, из опытов видно, что в период дифференциации мы превратили компоненты и их комбинации в отрицательные индивидуальные сигналы, у которых обратные связи были развиты сильнее поступательных; повидимому, во время этой работы и комплексное действие обуславливалось, главным образом, деятельностью временных связей компонентов и их комбинаций, ибо в это время и комплекс перестал давать положительный рефлекс. Но впоследствии, когда пятичленные комбинации отдифференцировались вполне, а комплекс все-таки давал свой положительный рефлекс, тогда, повидимому, это комплексное действие обуславливалось усиленным развитием новых временных связей на тот дополнительный очаг, который возбуждался совместным действием всей сложной фигуры.

На той же собаке „Марс“ был произведен опыт образования отрицательного пищево-двигательного рефлекса на комбинацию положительных сигналов, из которых один был световой, а другой звуковой, именно, на комбинацию освещения сложной фигуры и звучания тона D. Эти опыты были начаты после того, как тот и другой раздражитель производили моментальное движение к кормушке. Оба сигнала начинались и кончались одновременно, только в этом случае освещение производилось не мельканием, а сплошным светом. Каждый день испытывались тот и другой сигнал отдельно. Конечно, отдельно они сочетались с едой, а в комбинации нет.

Первоначально комбинация применялась только раз в день. Она вызывала такой же рефлекс, как и компонент отдельно. Так было в течение 12 дней и не удалось заметить даже ослабления реакции на эту комбинацию. Затем комбинация повторялась много раз в день. Сначала в каждый опытный день она переставала вызывать рефлекс после ряда повторений. Но обычно после этого и компоненты оказывались недеятельными, в особенности сильно ослабевал световой рефлекс. Впоследствии комбинация перестала совсем давать рефлекс. Но и теперь эта отрицательная комбинация влияла в смысле ослабления и даже устранения реакции на последующую пробу света или звука. Но в конце концов была достигнута полная дифференциация компонентов: они отдельно вызывали рефлекс, а комбинация их не вызывала. Протокол № 4 дает переходную картину этой диф-

ференциации: когда отрицательная комбинация влияет на последующий световой рефлекс, но не влияет на звуковой.

ПРОТОКОЛ № 4. „Марс“. 4 июня 1929 г.

Влияние отрицательной комбинации (световая фигура + звук D) на последующую пробу фигуры и звука D.

№ опыта	Время	Пор. разд.	Характер раздражения	Продолж. раздражен. в секундах	Положение собаки в промежутках	Характер реакции
1	2 ч. 52'					Собака вбежала в комнату и села на лежанку.
2	2 ч. 54'	549	Свет + еда	5	Сидит и смотрит в сторону экспер.	Сейчас - же бежит к кормушке.
3	2 ч. 59'	560	„ „	10	„	Обратно на 45". Идет на 1" к корм.
4	3 ч. 02'	561	„ „	10	„	Обратно на 40". Тоже. Обр. на 45".
5	3 ч. 05'	161	Звук D + еда	6	„	Сейчас же к корм. Обратно на 40".
6	3 ч. 08'	162	„ „	6	„	Тоже. Обр. на 50".
7	3 ч. 12'	45	Св. + зв. D	10	„	Тоже. Обр. на 8".
8	3 ч. 15'	46	„ „	10	„	На 2" ид. к кор. Обр. 8"
9	3 ч. 18'	47	„ „	10	„	Быстро присдвигается, но не идет.
10	3 ч. 21'	48	„ „	10	Лежит	Нет реакции.
11	3 ч. 25'	562	Св. + еда	10	„	На 3" шевелится, на 5" поднимается, идет к корм. Обратно на 30".
12	3 ч. 28'	563	Св. + еда	10	Сидит	Сейчас же к корм. Обратно на 28".
13	3 ч. 31'	163	Зв. D + еда	5	„	Тоже. Обр. на 30".
14	3 ч. 34'	49	Св. + звук D	10	„	Вначале зашевелилась, но не пошла.
15	3 ч. 37'	164	Зв. D + еда	5	„	Сейчас же к корм. Обратно на 30".
16	3 ч. 40'	564	Св. + еда	8	Лежит	Идет к корм. на 3". Обратно на 35".

Итак, при образовании отрицательного индивидуального рефлекса на комплекс разнокачественных (светового и звукового) положительных сигналов оказалось, что первоначально отрицательная комбинация дает такой же положительный рефлекс, как и компоненты. Впоследствии же, когда отрицательная комбинация перестала давать рефлекс, тогда первоначально и положительные компоненты перестали вызывать его. Лишь после долгой работы отрицательная комбинация не влияла на последующую пробу компонентных рефлексов.

Из этого фактического материала ясно следует, что первоначально комплекс светового и звукового положительных сигналов вызывал рефлекс через поступательные временные связи этих сигналов; затем, когда вместе с комплексом и компоненты переставали вызывать положительный рефлекс, тогда комплексное отрицательное действие было обусловлено развитием обратных связей на компонентные сигналы. Это происходило по образцу хронического угасания индивидуального рефлекса. Когда же комплекс стал прочным отрицательным сигналом, а компоненты проявляли положительное действие, тогда, конечно, комплексное действие не могло быть обусловлено деятельностью компонентных временных связей; комплексное действие, очевидно, обязано было своим происхождением развитию особых временных связей, преимущественно обратных, между дополнительным очагом, который возбуждается одновременным действием светового и звукового компонентов, и теми ответными двигательными участками в коре больших полушарий, от которых зависит движение к кормушке (см. схем. рисунок 103).

Мы все время говорили о временных связях от компонентных и дополнительных очагов комплекса к двигательным участкам, но совершенно не упоминали о временных связях между компонентами непосредственно. Судя по опытам, они если и существуют, то настолько мало развиты, что не могут быть обнаружены. Так, напр., мы видели, что при образовании пищево-двигательного рефлекса на комплексе звуков или на сложную световую фигуру каждый компонент дает рефлекс, но слабые компоненты дают слабые рефлексy, сильные же компоненты более сильные рефлексy. Если бы компоненты были связаны между собою более или менее развитыми временными связями, то, очевидно, этой разницы в компонентных рефлексax не должно было быть. При действии каждого компонента через эти межкомпонентные временные связи возбуждались бы все компонентные очаги, иначе говоря, весь комплекс, и потому внешний эффект каждый раз был бы один и тот же, т. е. эффект самого комплекса. Далее, при дифференциации компонентов мы были свидетелями, что превращение одного дея-

тельного компонента в недействительный, путем многократного повторения без сочетания с едой, не ведет к дифференциации других компонентов. Кроме того, чем слабее физиологическое действие компонента, тем скорее он дифференцируется. Отсюда опять-таки следует, что и при дифференциации во время действия одного компонента не возбуждаются через временные связи другие компонентные очаги, иначе дифференциация одного компонента неизбежно привела бы к дифференциации других компонентов. Или, когда мы образовали комплексный отрицательный сигнал из двух положительных довольно близких звуков, из которых один вызывал движение к левой кормушке, а другой к правой, мы видели, что, несмотря на сотни сочетаний этих двух звуков, каждый звук может производить свой характерный эффект. Если бы были развиты значительные временные связи также между соответствующими им корковыми очагами, то безусловно действие одного звука производило бы движение как к одной, так и к другой кормушке. Итак, при комплексном действии развитие временных связей между компонентными очагами, если и имеет место, то никогда не достигает такой степени, чтобы эти связи играли важную роль в жизнедеятельности организма. Я думаю, причиной этому является прежде всего то обстоятельство, что каждый компонентный очаг связывается хорошо развитыми временными связями с двигательными участками, а также с дополнительными очагами; поэтому возбуждение распространяется из компонентных очагов по преимуществу к этим нервным элементам, а между самыми компонентными очагами оно должно распространяться, согласно закону сопряженной иррадиации, с очень малой интенсивностью.

Отсюда следует очень важное в теоретическом отношении заключение: если комплекс одновременных раздражений действует как единое целое образование и вызывает определенный внешний эффект, имеющий существенное значение в жизнедеятельности организма, то это комплексное действие осуществляется не путем объединения компонентов комплекса между собой непосредственными временными связями, а путем создания дополнительного очага возбуждения и его временных связей.

1. Образование и дифференциация индивидуального рефлекса на ряд последовательных раздражений.

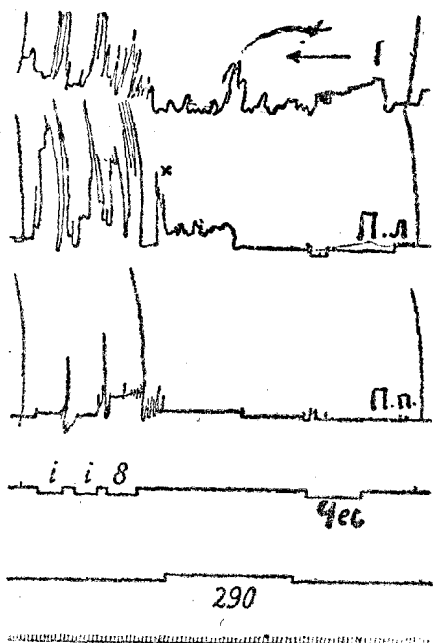
Выяснение нервных процессов в индивидуальных рефлексах на два следующих друг за другом раздражения производилось мною в связи с выяснением физиологической природы последовательных рефлексов. Поэтому соответствующие опыты ставились мною еще в то время, когда я занимался изучением индивидуальных оборонительных рефлексов по миографическому методу (1916—1918).

Всего было проведено мною четыре серии опытов на двух собаках. Две серии были одного характера и потому мы будем рассматривать их вместе в первую очередь. В одной серии, на собаке „Белый“ мы взяли следующий комплекс: сначала чесание спины 10—15 сек., затем звук тонвариатора Штерна 290 кол. 30 сек.; после звука через 2—5 сек. прилагалось электрическое раздражение к левой передней ноге. До этой работы левая нога не раздражалась электрическим током. У этой собаки было много индивидуальных рефлексов, но все они были образованы на правой передней ноге. Благодаря этому корковые двигательные участки правой передней ноги обладали высокой возбудимостью и поэтому слабое электрическое раздражение левой ноги вызывало сильный эффект на правой ноге. При сильном же раздражении сначала двигалась левая передняя нога, а затем правая. Это обстоятельство, конечно, повлияло на характер образуемого рефлекса. Сначала индивидуальный рефлекс наступал на правой передней ноге. Взятый комплекс сам по себе был индифферентен: ни чесание, ни звук не давали заметной реакции.

В первый день сочетания комплекса с основным раздражением индивидуальный рефлекс наступал во время звука и он состоял в частых подергиваниях правой передней ноги, в визжании, сильном ориентировочном движении головы. Во время чесания животное было спокойно. Лишь на третий день появился рефлекс на левой ноге, он наступал во время звука; а на четвертый день он стал господствующей реакцией. В дальнейшем рефлекс изменился так: из совпадающего он стал последовательным. На пятый день во время звука следовали только визг и ориентировочное движение головы, рефлекс поднятия ноги наступал после звука. Но в эти дни рефлекс наступал и

во время чесания—в виде слабых подергиваний левой передней ноги (см. рис. 86).

В другой аналогичной серии опытов на другой собаке „Безухе“ мы образовали последовательный рефлекс на следующий комплекс: сначала звук тонвариатора в 300 кол., затем чесание спины. Оба раздражения продолжались по 15 секунд. Электрическое раздражение прикладывалось к правой передней ноге сейчас же после чесания. Звук и чесание до этого не влияли: они даже не вызывали ориентировочной реакции. Электрическое раздражение прикладывалось впервые к правой передней ноге. Все старые рефлексы были образованы на левой передней ноге.



Результаты этой серии опытов вполне согласуются с предыдущей. И здесь сначала возникает совпадающий рефлекс на второе раздражение—чесание, а затем на первое. Но первоначально характер рефлекса на первое и второе раздражение был разный. На первое раздражение—звук—собака визжала и двигала головой, только в редких случаях она поднимала левую ногу. На второе же раздражение—чесание—собака делала быстрые общие движения, часто без визга и изолированного поднятия левой ноги. Но с течением времени разница в рефлексах исчезла. Оба они вызывали или сначала совпадаю-

Рис. 86. „Белый“. 15. VI. 1918. Третий день образования рефлекса на левой передней ноге на чесание спины и звук тонвариатора 290 к. 55-ое сочетание. Во время чесания (Чес.) лишь слабое подергивание левой (сред. кр.) и правой передней ноги (нижн. кр.) и начало ориентировочной реакции (верх. кривая). Во время звука (290) сгибается левая передняя нога, потом наступает общее движение с более сильным поднятием левой ноги (обозначено звездочкой). После звука, спустя несколько секунд, электрическое раздражение левой передней ноги (верхний сигнал с обозн. 8).

делала быстрые общие движения, часто без визга и изолированного поднятия левой ноги. Но с течением времени разница в рефлексах исчезла. Оба они вызывали или сначала совпадаю-

ций, затем последовательный рефлекс поднятия левой ноги, или только последовательный.

Индивидуальный рефлекс в обеих сериях опытов наступает также при применении того или другого раздражения отдельно. Но эффект их не одинаковый. Если совпадающий рефлекс превратился в последовательный только по отношению ко второму раздражению, то второе раздражение отдельно дает последовательный рефлекс, а первое только совпадающий. Значит, каждый из раздражителей становится самостоятельным, индивидуальным сигналом к двигательному рефлексу. Но из опытов видно, что первый раздражитель становится также в некоторой мере индивидуальным сигналом по отношению ко второму раздражению. Так, например, второе раздражение отдельно дает менее интенсивный рефлекс, чем сейчас после первого раздражения (Беритов в 76). (Смот. рис. 87).

При образовании последовательного рефлекса на два следующих друг за другом разнородных раздражения развитие временных связей происходит для каждого индивидуализируемого раздражения тем же порядком, как при образовании последовательного рефлекса на одно раздражение. Как на одно, так и на другое раздражение прежде всего развиваются поступательные временные связи. Благодаря этому каждое раздражение первоначально дает только совпадающий рефлекс. Впоследствии развиваются обратные связи, причем в данных условиях опыта эти связи прежде развиваются на второе раздражение, а уже потом на первое, которое более отдалено от основного раздражения. Сообразно с этим, совпадающий рефлекс на второе раздражение раньше превращается в последовательный, чем на первое.

Деятельность обратных связей характерным образом проявляется еще в следующем. В начале образования рефлекса во время чесания наступало общее движение или сгибание ног без голосовой реакции, а во время звука была сильная голосовая реакция и сильное ориентировочное движение головы. Так было на обоих собаках, причем один раз чесание было первым, а звук вторым, другой раз наоборот. Электрическое же раздражение все время давало только поднятие раздражаемой ноги. Оно не вызывало даже голосовой реакции. Между тем, на „Безухе“ в результате сочетания данного комплекса раздражений с электрическим раздражением уже в первый день работы получались

такие индивидуальные реакции, которые не получались от основного раздражения: на звук собака визжит, лает, а при чесании дает общее движение. Я полагаю, что эти первичные индивидуальные реакции представляют собой результат деятельности обратных связей: при чесании возбуждение, приходящее из очага электрического раздражения и двигательных участков по обратным связям в очаг чесания спины, вызывало через последний очаг ту реакцию, которая более всего свойственна сильному повреждающему раздражению кожи на спине, а при звуке по обратным связям возбуждение вызывало движения голосового аппарата, корковые двигательные участки которого наиболее интимно связаны со слуховой областью коры.

Характерно, что на „Безухе“, спустя несколько секунд вскоре после основного электрического раздражения, в сочетании или

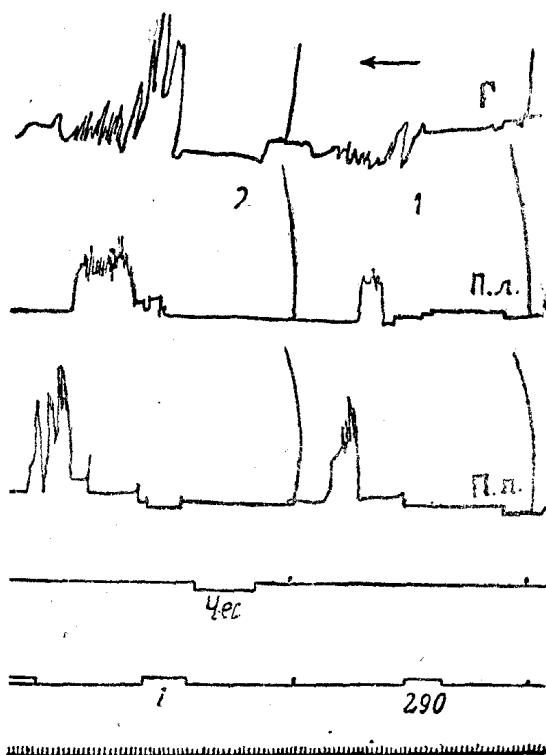


Рис. 87. „Белый“ 15. VI. 1918. Образование последовательного рефлекса на левой передней ноге на чесание и на звук 290 к. 3-й день работы. В опыте 1-производится только кратковременный звук (290), который вызывает двойной последовательный рефлекс: сначала сгибается левая передняя нога (средняя кривая), затем правая (нижняя кривая). Ориентировочная реакция наступает сейчас же по прекращении звука (верх. пр.). В опыте 2 сначала производится чесание (чес), затем звук. Теисерь также рефлекс является двойным и следует сейчас же после прекращения звука. Но на этот раз реакция на каждой ноге протекает интенсивнее, чем в предыдущем опыте при отсутствии чесания. Ориентировочная реакция также значительно сильнее, чем в опыте 1.

без сочетания с индивидуальными раздражениями звук отдельно не производил голосовой реакции, а чесание общих движений. И то и другое раздражение давало изолированное поднятие ноги. Это, повидимому, зависело от повышения возбудимости в конечных пунктах поступательных связей под влиянием электрического раздражения, в силу чего наступал периферический эффект, характерный для основного раздражения, а по обратным связям рефлекс не наступал благодаря тому, что возбудимость была более или менее повышена во всей коре под влиянием того же электрического раздражения и потому возбуждение из конечных пунктов irradiировало главным образом вообще в коре.

Итак, при образовании рефлекса на комплексе последовательных раздражений временные связи развиваются самостоятельно от каждого очага компонентного раздражения к очагам основного раздражения.

Это заключение должно быть сделано и на основании опытов Кунстмана (252), который образовывал рефлекс на 2—4 следующих друг за другом индивидуальных раздражений, причем основное раздражение производилось не после них, а во время последнего индивидуального раздражения. У него развился своего рода запаздывающий рефлекс, но в ранней стадии развития рефлекс получался во время каждого из раздражителей, причем проба каждого из них вызывала индивидуальный рефлекс и притом тем сильнее, чем позднее приходился индивидуальный раздражитель, т. е. чем он ближе был к основному. Очевидно, очаг каждого раздражения был связан с очагами основного раздражения самостоятельными временными связями, которые были тем слабее развиты, чем раньше приходился соответствующий индивидуальный раздражитель.

Как указывалось выше, первое раздражение становится индивидуальным сигналом ко второму. В наших опытах первое и второе раздражение друг за другом давали больший эффект, чем одно второе раздражение. Очевидно, первый компонентный очаг был связан временными связями со вторым компонентным очагом. При этом характерно, что этот увеличенный комплексный эффект получается несмотря на то, что в данном случае первое раздражение не дает никакого эффекта. Следовательно, комплексное действие, осуществляемое межкомпонентными временными связями, оказывается больше суммы компонентных действий. Но наличность временных связей между компонентами была установлена и по другим фактам. Так, было замечено на

„Белом“, что в первые же дни работы, когда еще первое раздражение — чесание — не давало почти никакой совпадающей реакции, оно производило последовательный рефлекс в виде слабого визга и небольшого вздрагивания. В этот период работы второе раздражение — звук — вызывало сильный визг и сильное ориентировочное движение. Поэтому нужно думать, что мы здесь имеем дело с образованием временных связей от очага индивидуального раздражения к элементам временных связей второго раздражения. Аналогичное явление наблюдалось на „Безухе“. Здесь первое звуковое раздражение давало только голосовую реакцию, а последующее чесание — общее движение. Электрическое раздражение не вызывало общих движений. Общее движение развилось, как указывалось выше, в результате образования обратных связей. В следующие дни и звук начал давать реакцию на ногах: поднятие левой передней ноги, которое по прекращении звука сменялось общим движением. Впоследствии общее движение случалось и во время звука. Так как общее движение не вызывалось электрическим раздражением и оно было характерно с самого начала только для раздражения чесанием, то, повидимому, звук стал вызывать его благодаря образованию поступательных связей с теми корковыми элементами, которые возбуждались чесанием.

Итак, на основании приведенных фактических данных можно утверждать, что между корковыми очагами следующих друг за другом раздражений существуют непосредственные временные связи и устанавливаются они позднее компонентных связей, которые образуются между компонентными очагами и теми двигательными участками, которые возбуждаются электрическим раздражением. Однако, нужно думать, что наряду с этим здесь были также другие временные связи. Два последовательных раздражения безусловно возбуждали не только соответствующие воспринимающие участки в коре мозга, но также дополнительно другие участки в результате их совместного действия. Вследствие этого и эти дополнительные очаги должны были образовать временные связи с теми корковыми элементами, которые возбуждаются основным раздражением. Весьма возможно, что отмеченный выше факт, что чесание в отдельности эффекта не дает, но, несмотря на это, заметно благоприятствует эффекту на последую-

щий звук, как раз зависит от возбуждения дополнительного очага и его временных связей, т. е. возможно, что звук возбуждает с одной стороны свои компонентные временные связи и, кроме того, вместе с предыдущим чесанием дополнительный очаг с его дополнительными временными связями. Но возникновение такого дополнительного очага лучше всего видно будет из других нижеизложенных опытов.

В качестве третьей серии опытов я должен привести продолжение тех опытов, которые уже сообщались выше насчет образования индивидуального рефлекса в условиях сочетания с предшествующим и последующим основным электрическим раздражением. Мы там образовали рефлекс на звонок, электрическое же раздражение прикладывалось к правой передней ноге как после звонка, так и до него. Мы там указывали на развитие последовательного рефлекса на звонок, причем первоначально этот рефлекс наступал как при сочетании с предшествующим электрическим раздражением, так и без него. Но впоследствии, на восьмой день работы, после 106 сочетаний, звонок отдельно стал вызывать очень слабый последовательный рефлекс, а в последующие дни он или не давал рефлекса совсем, или давал только в виде небольших вздрагиваний. Звонок не производил рефлекса точно также сейчас после индивидуального рефлекса, который был вызван звуком тонвариатора в 200 к. Наоборот, он всегда производил последовательный рефлекс при комбинации с предыдущим электрическим раздражением (рис. 88). При этом не необходимо, чтобы звонок непременно начинался спустя несколько секунд после него. Он вызывает рефлекс даже, если начинается спустя 40—50 сек. Далее не нужно, чтобы звонок продолжался только 10 сек. Он дает его даже в том случае, если продолжается 40—60 сек. Кроме того, рефлекс может быть вызван несколько раз подряд; но во всех случаях, чем позднее кончается звонок после электрического раздражения, тем слабее вызываемый им эффект. Все это явление хорошо иллюстрируется на рис. 89.

Выше было указано, что предшествующее электрическое раздражение обычно сопровождалось звуком тонвариатора 200 к. с целью укрепить существующий рефлекс на этот звук. В характере описанных эффектов ничего не менялось, если сочетание производилось систематически без этого звука.

Опыты продолжались вообще 20 дней. Было сделано более 200 сочетаний звонка с предыдущим и последующим электрическим раздражением. Но в характере эффектов, который установился на 8-й день, ничего не изменилось в последующие 12 дней.

Укажу еще на несколько характерных черт, которые помогут нам выяснить происхождение рефлекса на звонок в данных условиях. Прежде всего отмечу, что никакие необычные звуки не давали рефлексов за время этой работы, даже если применить их сейчас после электрического раздражения. Так, например, стук метронома, звук тонвариатора 300 к. сейчас после электрического раздражения вызывали только намёки на поднятие ноги. Значит, при этой работе не было значительной генерализации рефлекса. На рис. 90, например, дается один случай применения метронома после электрического раздражения и при этом произошло только небольшое вздрагивание, а спустя некоторое время после метронома звонок дал обычный последовательный рефлекс—значительное поднятие передней ноги.

Сам по себе двигательный эффект, даже довольно значительный, с визгом и большой ориентировочной реакцией, не благоприятствует последующему рефлексу на звонок. Так, например, если вызвать такой эффект путем индивидуального звучания тонвариатора 200 к., а затем сейчас по прекращении этого звучания присоединить звонок, то рефлекс на этот последний звук не последует. В это же самое время работы этот рефлекс наступает регулярно после электрического раздраже-

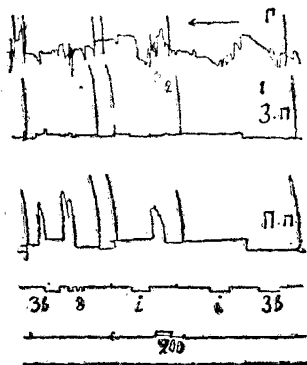


Рис. 88. „Белый“. 6. III. 1918
14-й день образования инд. рефлекса на звонок путем сочетания с предшествующим и последующим раздражением правой передней ноги. Начало опытного дня. В опыте 1 дается звонок дважды: первый звонок вызвал лишь ориентировочное движение головы с небольшим визгом, а второй раз он не произвел никакого внешнего эффекта. В оп. 2 звонок был произведен после индивидуального звука 200 кол., вызвавшего рефлекс. Под влиянием звонка моментально прекратилось последствие рефлекса. И здесь звонок не дает своего положительного рефлекса. В оп. 3 тот же звонок производится после слабого электрического раздражения правой передней ноги и он вызвал сильный последовательный рефлекс на этой ноге.

ния, производящего более слабый эффект. Так, на рис. 88 видно, что звонок не дает своего рефлекса после индивидуального рефлекса на звук 200 к., а после подобного рефлекса от электрического раздражения он дает. Отсюда следует, что повышение возбудимости в двигательных участках, в этих конечных пунктах временных связей, не должно играть особенной роли в вызове последовательного рефлекса на звонок.

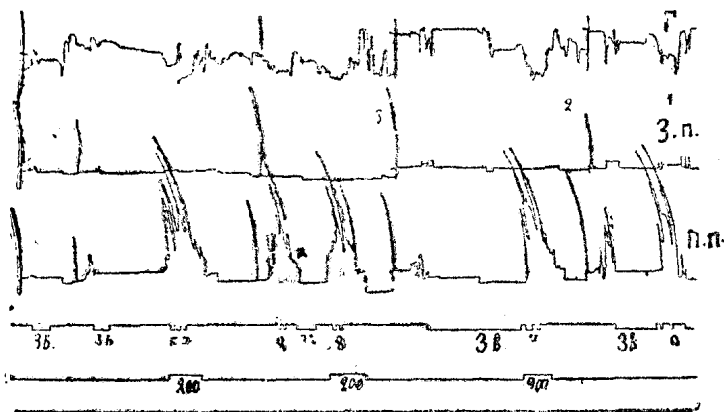


Рис. 89. „Белый“ 9. III. 1918. 17-ый день образования того же рефлекса, как на рис. 88. В оп. 1 звонок вызвал сейчас после основного раздражения сильный последовательный рефлекс. В оп. 2 звонок продолжается после электрического раздражения правой передней ноги 65 сек. и он дает очень слабый последовательный рефлекс. В оп. 3 производится обычная комбинация, где звонок продолжается 14 сек. и после него наступает значительный рефлекс (обозначен звездочкой), раньше последующего электрического эффекта. В оп. 4 звонок производится спустя 45 сек. после предыдущего электрического раздражения и он дает лишь слабый последовательный рефлекс. В оп. 5 производится один звонок отдельно спустя 1,5 мин. после предыдущего опыта и он дал только незначительное движение ноги.

В вышеприведенном случае возбуждения двигательных участков, с вызовом общих движений, с сильной ориентировочной реакцией, несомненно должно иметь место более значительное повышение возбудимости во всей коре, чем от слабого электрического раздражения, когда нет даже визга и ориентировочной реакции. Тем не менее в первом случае рефлекс на звонок всё-таки не наступает. Это указывает, что общее повышение возбудимости в коре мозга точно также не играет существенной роли в вызове последовательного рефлекса на звонок. Это между прочим видно также из того, что сейчас после электрического раздражения обычно только звонок производит

рефлекс, другие же звуковые раздражения не вызывают его (Рис. 90). Значит, мы здесь не имеем случая генерализации рефлекса в силу общего повышения возбудимости в коре.

Наконец, было замечено, что не только электрическое раздражение передней ноги, но любой другой ноги благоприятствует наступлению рефлекса на звонок, например, раздражение правой задней ноги, как это показано на рис. 91. Это происходило и в том случае, если при данном раздражении правая передняя нога не отвечала движением или отвечала очень слабо. Все эти факты ясно указывают на то, что рефлекс на звонок после электрического раздражения наступает не благодаря повышению возбудимости в двигательных участках правой передней ноги, или вообще в коре больших полушарий.

Из этих фактических данных совершенно ясно, что в данных условиях опыта только звонок дает последовательный рефлекс и притом только в том случае, если ему предшествует электрокожное раздражение. Следовательно, электрокожное раздражение плюс последующий звонок выступают как единый комплекс раздражений. Этот комплекс производит такой эффект, которого не может дать тот или другой компонент отдельно.

Спрашивается теперь, как образовался означенный комплекс, благодаря каким временным связям?

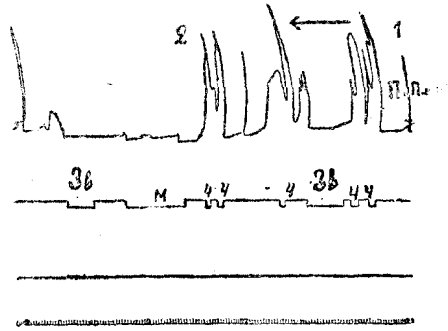


Рис. 90. „Белый“ 10. III. 1918. 18-й день образования того самого рефлекса, как на рис. 88 и 89. В оп. 1 дается 199-ое сочетание: после звонка наступает значительный индивидуальный рефлекс. В оп. 2 после первого электрического раздражения сначала следует метроном, продолжительностью 20 сек., который дает только небольшое вздрагивание на правой передней ноге, а затем спустя 13 сек. после метронома идет звонок, который производит довольно значительный последовательный эффект. На верхней сигнальной линии цифра означает силу электрического раздражения правой передней ноги, а буквы Зв — звон электрического звонка, буква же М — стук метронома. Прочие объяснения см. в тексте.

Как известно, звонок отдельно первоначально производил последовательный рефлекс; потом только он перестал давать его. Очевидно, первоначально, пока звонок отдельно вызывал последовательный рефлекс, корковый очаг, воспринимающий звонок, был связан с определенными двигательными участками посредством временных связей по типу обычного последовательного рефлекса. Впоследствии же, когда звонок перестал давать рефлекс, он связался с теми же двигательными участками по типу отрицательного рефлекса на дифференцированное раздражение или на какой-либо индивидуальный отрицательный сигнал: звонок отдельно не вызывал двигательного эффекта, благодаря преимущественному развитию обратных временных связей.

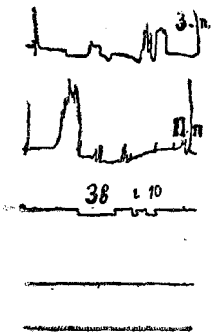


Рис. 91. Белый, 12. III. 1918. 21-й день работы с образованием рефлекса на звонок путем сочетания с предыдущим и последующим электрическим раздражением правой передней ноги. Звонок испытывается после умеренного электрического раздражения правой задней ноги (верхн. кривая). На это раздражение правая передняя нога дает очень небольшие вздрагивания (ниж. кривая). Но после звонка на ней наступает значительный последовательный рефлекс. Сигнальная линия цифрой 10 обозначает электрическое раздражение правой задней, а буквами Зв—звонок.

Но в то время, когда звонок отдельно не дает последовательного рефлекса, он дает его в том случае, если ему предшествует электрическое раздражение. Мы указали, что это нельзя приписать общему повышению возбудимости в двигательных участках или вообще в коре мозга под влиянием предшествующего электрического раздражения, ибо звонок дает последовательный рефлекс при таком слабом электрическом раздражении, которое не дает заметного рефлекса, и в то же время не дает его, если предшествует сильный двигательный эффект от другого индивидуального сигнала. Следовательно, звонок дает последовательный рефлекс в связи с предшествующим электрическим раздражением благодаря каким-то особым временным связям, которые вовлекаются в деятельность электрокожным раздражением. Раньше я находил возможным приписать означенное явление возникновению временных связей между корковыми воспринимающими очагами электрокожного и

звукового раздражения, полагая, что электрокожное раздражение активирует через эти связи те временные связи, какие имеются у

звукового очага с двигательными участками (Беритов 78). Но в тот период работы, когда временные связи на звонок действовали по типу отрицательного рефлекса, следовательно, когда звонок сам не был в состоянии вызвать последовательный рефлекс, возбуждение от электрокожного раздражения через межкомпонентные связи не способствовало бы к вызову последовательного рефлекса. С того момента, как звонок начинает давать рефлекс исключительно при наличии предшествующего электрокожного раздражения, повидимому этот рефлекс был обязан своим происхождением возникновению особых дополнительных временных связей с преимущественным развитием поступательных к тем же двигательным участкам правой ноги, с которыми связан звуковой очаг преимущественно развитыми обратными связями. Следовательно, нужно думать, что электрокожное раздражение и звук при некоторой быстрой последовательности возбуждают дополнительно особые корковые элементы, подобно тому, как это имеет место при развитии индивидуального рефлекса на комплекс одновременных раздражений. С этими дополнительными элементами могли образоваться как раз те особые временные связи, через которые данный комплекс последовательных раздражений производит свой последовательный рефлекс.

После работы со звонком мы, как указано, перешли к метроному: ему предшествовало электрическое раздражение правой передней ноги, как в опытах со звонком, а после производилось электрическое раздражение правой задней ноги. Как уже указывалось, метроном быстро стал давать рефлекс, сначала совпадающий, а затем последовательный. Этот рефлекс наступал сначала исключительно на правой передней ноге, но впоследствии рефлекс стал проявляться и на задней правой ноге. Но метроном отдельно производил последовательный индивидуальный рефлекс всегда на правой передней ноге. Точно также после довольно значительного индивидуального рефлекса на правой передней ноге метроном давал последовательный рефлекс на этой ноге. Но сейчас после электрического раздражения правой передней ноги рефлекс на метроном наступал на правой задней ноге (См. рис. 92). Из этих опытов ясно видно, что предшествующее электрокожное раздражение правой передней ноги

благоприятствует рефлексу на метроном, который образовался путем сочетания с последующим электрическим раздражением задней ноги.

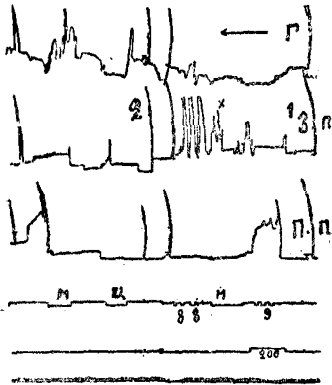


Рис. 92. „Белый“ 17. III. 1918. Образование индивидуального рефлекса на метроном путем комбинации с предшествующим основным раздражением передней правой ноги и последующим основным раздражением правой задней ноги. 3-й день работы. В оп. 1 стук метронома (м) производится после электрического раздражения правой передней ноги и он вызывает как совпадающий, так и последовательный рефлекс на задней ноге (обозначены звездочкой!). Это основное раздражение сочеталось еще со звуком 200. В оп. 2 метроном (м) отдельно производит сильный последовательный рефлекс на правой передней ноге, а также визг и сильное движение головы. Перед метрономом слышались необычные звуки металлического цилиндра (ц); они вызывали только слабое движение и небольшой визг.

Рефлекс на метроном как на третий день, так и позднее был немного генерализован. После электрического раздражения правой передней ноги небольшой рефлекс вызывался такими необычными раздражениями, как звуки металлического цилиндра, или звук товариатора 300 к. Однако, после долгой паузы, а также в начале опытного дня они не вызывали никакого эффекта или вызывали значительно слабее, чем обычный звук.

Из этих опытов с метрономом заслуживает особого нашего внимания тот факт, что в последней стадии работы метроном отдельно давал последовательный рефлекс на правой передней ноге, комплекс же электрокожного раздражения правой передней ноги плюс последующий метроном производил последовательный рефлекс на задней левой ноге. Очевидно, в данном случае предшествующее электрическое раздражение правой передней ноги и метроном образуют единый комплекс раздражений, который производит рефлекс, совершенно отличный от компонентных.

Раз метроном отдельно производит рефлекс на правой передней ноге, то это свидетельствует, что метрономный очаг коры был связан наиболее развитыми временными связями с двигательными участками правой передней ноги. Следовательно-

но, тот рефлекс на задней ноге, который наступал после метронома в связи с предшествующим электрокожным раздражением, не мог происходить через эти временные связи. Очевидно, мы здесь также имеем дело с возбуждением дополнительных корковых очагов под влиянием данной последовательности раздражений и образованием особых временных связей между ними и теми корковыми очагами, которые возбуждаются последующим электрическим раздражением. Корковый очаг электрокожного раздражения правой передней ноги связан с этими дополнительными очагами развитыми нервными связями; через них электрокожное раздражение влияет на эти очаги и повышает в них возбудимость. Метрономный корковый очаг также связан с ним особо развитыми нервными путями. Пока возбудимость повышена в них электрокожным раздражением, метроном в состоянии возбудить их. Отсюда уже возбуждение передается через особые временные связи к двигательным участкам задней ноги.

Четвертая серия опытов заключалась в образовании пищево-двигательного рефлекса на ряд последовательных звуков фисгармонии: $Do^3 \rightarrow Sol^3 \rightarrow Do^4$; каждый звук продолжался по 5 сек. и следовал за другим почти без промежутка. Кормление производилось сейчас после звуков, когда собака подходила к кормушке. Промежутки между опытами были 3—5 мин. и в день производилось до 10 сочетаний. Эти опыты были начаты на 3 собаках, но были доведены до конца только на одной собаке „Марсе“. На остальных опыты были прекращены на разных стадиях развития рефлекса. Опыты производились моим сотрудником А. Брегадзе в 1929—1930 г.

На „Марсе“, который у нас долго находился в работе (на нем был изучен пищево-двигательный рефлекс на сложную фигуру путем сочетания ее с едой из левой кормушки), пищево-двигательный рефлекс образовывался путем подкрепления едой из правой кормушки. Собаке сначала дали покушать два раза из правой кормушки, а затем кормили только после звуков. Рефлекс образовался уже после 4 сочетаний, и стал регулярно вызываться с третьего дня. Собака шла сначала к левой кормушке, а потом к правой. Так было несколько раз, но уже с третьего дня она стала ходить прямо к правой кормушке. Первый раз собака двинулась через 13 сек., но потом этот скрытый период укоротился до 1 сек. Сначала этот скрытый период держался в течение всего опытного дня. Но потом

короткий период был лишь в самом начале опытного дня, а потом постепенно удлинялся, так что рефлекс наступал во время третьего звука или через несколько секунд после него. Так было в конце работы после 200 сочетаний (См. протокол № 5).

Протокол № 5. „Марс“ 31 января 1930 г.

№№ опыта	Время	Порядок раздраж. от начала опыта	Характер раздражения	Продолж. раздраж. в сек.	Характер реакции
1	1 ч. 14 м.				Вбегает собака в комнату и ложится на лежанку.
2	1 ч. 18 м.	212	$Do^3 \rightarrow Sol^3 \rightarrow Do^4$ по 5" каждый звук	15	Собака бежит к кормушке при первом же звуке на 2 сек. и не отходит от нее, пока звуки не кончатся и не открывается кормушка. Затем после еды возвращается на лежанку.
3	1 ч. 22 м.	213	"	15	Та же реакция.
4	1 ч. 26 м.	214	"	15	Бежит к кормушке на 4 сек. Остальные реакции те же, что в предшествующих опытах.
5	1 ч. 30 м.	215	"	15	Идет к кормушке на 10 сек. При даче третьего звука поворачивается и смотрит в сторону экспериментатора. Затем на 14 сек. выпрямляется и идет к кормушке. После еды идет на лежанку.
6	1 ч. 35 м.	216	"	15	Бежит к кормушке на 13 сек. После еды обратно на лежанку.
7	1 ч. 40 м.	4	$Mi^3 \rightarrow Si^3 \rightarrow Mi^4$ по 5" каждый звук (необ. комб.)	15	Лишь ориентировочные реакции в начале каждого звука.
8	1 ч. 44 м.	217	$Do^3 \rightarrow Sol^3 \rightarrow Do^4$ по 5" кажд. звук	15	Идет к кормушке на 13 сек. Обратно на лежанку после еды.
9	1 ч. 48 м.	218	"	15	Идет к кормушке на 12 сек. После еды обратно на лежанку.
10	1 ч. 52 м.	32	$Do^4 \rightarrow Sol^3 \rightarrow Do^3$ по 5" кажд. звук. (обрат. порядок)	15	Лишь вначале едва заметное движение головы.
11	1 ч. 54 м.	219	$Do^3 \rightarrow Sol^3 \rightarrow Do^4$	15	В начале каждого звука ориентиров. движ. в сторону кормушки, идет на 12 сек. Обратно на лежанку возвращается после еды.
12	1 ч. 58 м.	220	"		Те же реакции.

После того, как собака начала ходить с большим скрытым периодом, мы стали испытывать другие комбинации звуков: так, брали $Do^5 \rightarrow Sol^5 \rightarrow Do^6$ из верхних октав, и $Do^1 \rightarrow Sol^1 \rightarrow Do^2$ из нижних фисгармонии. Эти необычные звуки стоят друг к другу совершенно в тех же соотношениях, как обычные. При первом же испытании эти необычные комплексы не давали индивидуального рефлекса. После 80 сочетаний был испытан более близкий комплекс $Mi^4 \rightarrow Si^4 \rightarrow Mi^5$ и не дал рефлекса, но еще более близкий комплекс $Mi^3 \rightarrow Si^3 \rightarrow Mi^4$ дал его. После 100 сочетаний был испытан такой необычный комплекс: $Do^2 \rightarrow Sol^2 \rightarrow Do^3$. Он кончается первым звуком обычного комплекса. Эффекта не было. А спустя 200 сочетаний даже аналогичные комплексы из пределов обычной октавы не дают рефлекса, напр., $Mi^3 \rightarrow Si^3 \rightarrow Mi^4$ (см. прот. 5, стр. 396).

Были испытаны также обратные комбинации. Обратный комплекс обычных звуков сначала вызывал рефлекс. Он не дал рефлекса на 7-ой пробе. Затем в каждый опытный день только первые пробы давали рефлекс. После такой пробы обычный комплекс производил рефлекс. А в конце нашей работы на „Марсе“ обратный комплекс не давал рефлекса при первых же пробах (см. протокол 5). Другие обратные комплексы из необычных звуков еще быстрее переставали давать рефлекс: так, комплекс: $Do^5 \rightarrow Sol^4 \rightarrow Do^4$, где последний звук является последним звуком обычного комплекса, был впервые испытан после 100 сочетаний и не дал рефлекса.

Было несколько испытаний с троекратным повторением одного и того же звука, как $Do^4 \rightarrow Do^4 \rightarrow Do^4$ и $Do^3 \rightarrow Do^3 \rightarrow Do^3$, они дали рефлекс при первых пробах, а первая проба $Sol^3 \rightarrow Sol^3 \rightarrow Sol^3$ не дала его.

Из этих опытов следует, что с момента превращения совпадающего в сильно запаздывающий или последовательный рефлекс на данный ряд последовательных звуков мы имеем дело с образованием из этих раздражений единого самостоятельного комплекса раздражений, отличного по своей реакции от всех других необычных комплексов.

Посмотрим, на чем именно основывается образование единого комплекса из трех последовательных звуков. Первоначально реакция движения в кормушке начиналась во время первого звука. Очевидно, уже первый звук стал индивидуальным сигналом.

Впоследствии собака шла сейчас же в начале второго звука, затем во время третьего звука. Очевидно, каждый из звуков имеет свои временные связи к корковым двигательным участкам, направляющим движение собаки к кормушке. Постепенное отставление рефлекса указывает на то, что сначала совпадающий рефлекс на первый звук, потом на второй, и наконец, на третий звук, превратился в последовательный. Следовательно сначала по отношению к первому звуку обратные связи развивались более или менее значительно сравнительно с поступательными, а уже затем на последующие звуки. По всей вероятности, весь эффект на обычный комплекс первоначально являлся результатом взаимодействия временных связей, возбуждаемых компонентами. Так было, вероятно, в период совпадающего рефлекса, а также в переходный период превращения его в последовательный.

То обстоятельство, что именно данный ряд звуков вызывал рефлекс, а не другой подобный ряд из дальних или близких звуков, указывает на то, что каждый компонент обычного комплекса выступает как совершенно самостоятельный раздражитель.

Однако, с того самого момента, когда обратный ряд тех же комплексов или трехкратное повторение одного компонента не дает рефлекса, едва ли можно говорить о том, что комплексный эффект обусловлен исключительно взаимодействием компонентных эффектов. Я полагаю, что в этот период работы индивидуальный рефлекс на обычный комплекс обусловлен возникновением дополнительного очага под влиянием последовательного действия всех компонентов и связыванием его временными связями с двигательными участками, направляющими движение направо, к правой кормушке.

В следующей, пятой серии опытов мы окончательно выяснили вопрос об образовании дополнительного очага в качестве объединителя ряда последовательных звуков в единый комплекс. В этой серии на собаке „Царба“ был образован пицево-двигательный рефлекс на нисходящий ряд звуков: $La^5 \rightarrow \rightarrow Sol^5 \rightarrow Fa^5$ пятой октавы фисгармонии. Каждый звук продолжался 5 сек., а пища подавалась в правой кормушке сейчас же после звуков. Опыты производились А. Волынским.

Рефлекс движения к правой кормушке на данный комплекс получился уже в первый день работы. Он наступал во время самых звуков. Но уже на второй день собака шла к кормушке

большей частью после звуков. Так было и в последующие дни. После 95 сочетаний начали сочетать средний компонент Sol⁵ с кормлением из левой кормушки. Звучание продолжалось 5 сек., а затем давалась пища из левой кормушки. В первый день было 4 сочетания. Каждый раз на звук собака шла сначала к правой кормушке, а только потом к левой. Но уже на второй день на 6-ой пробе собака пошла прямо к левой кормушке. После этого и комплекс дал движение к левой. После двукратного сочетания комплекса с едой из правой кормушки, компонент Sol⁵ также дал движение к правой кормушке. Это обычное извращение рефлекса под влиянием предыдущего сочетания имело место также в течении последующих дней. Однако, уже на третий день можно было наблюдать полную двигательную дифференциацию: после того как на Sol⁵ собака пошла к левой кормушке, обычный комплекс дал обычное движение к правой кормушке. Спустя шесть дней от начала работы компонент Sol⁵ производил более регулярно движение к левой кормушке, в то время как до и после него комплекс производил движение к правой кормушке.

В дальнейшем был произведен опыт образования пищеводвигательного рефлекса на обратный, т. е. восходящий порядок тех же звуков: Fa⁵ → Sol⁵ → La⁵ к левой кормушке. Всего было сделано 11 сочетаний в течении пяти дней. Уже на третий день на 8 сочетании этот новый комплекс произвел движение к левой кормушке, в то время как до и после него старый комплекс производил движение к правой кормушке. На четвертый день были испытаны как эти комплексы, так и компоненты и получилась такая картина реакции: нисходящий комплекс La⁵ → Sol⁵ → Fa⁵, а также компоненты Fa⁵ и La⁵ отдельно дали движение к правой кормушке, а восходящий комплекс Fa⁵ → Sol⁵ → La⁵ и компонент Sol⁵ — к левой кормушке.

Из этих опытов ясно было видно, что тот и другой сложный комплекс не обуславливается просто действием тех временных связей, какие имеются между корковыми очагами, воспринимающими компоненты, и двигательными участками, направляющими собаку к кормушке. Два компонента дают движение направо, третий — налево, а все компоненты в одном порядке их следования вызывают движение направо, а в другом порядке — налево. Отсюда следует, что каждый комплекс производит соответствующий эффект не через временные связи компонентов, а независимо от них, по всей вероятности, через особые

дополнительные очаги, которые возбуждаются совместным последовательным действием всех компонентов. Так как действие этих компонентов не может быть одинаково благодаря разному порядку следования, а также разному сочетанию с основным раздражением: в одном случае после Fa^5 , в другом случае после La^5 , поэтому означенные дополнительные очаги должны быть разные для того и другого порядка сочетания. Сообразно с этим и временные связи, через которые осуществлялись положительные рефлексы к той и другой кормушке, должны быть разные.

Итак, специальными опытами доказывается, что ряд последовательных раздражений объединяется в единый комплекс, производящий особый внешний эффект, отличный от своих компонентных эффектов, путем возбуждения под влиянием этих компонентов дополнительного очага и образования особых временных связей между этим очагом и теми корковыми участками, которые возбуждаются основным раздражением.

5. Образование и дифференциация индивидуальных рефлексов на соотношение раздражений.

Одной из форм высшей объединяющей деятельности мозга психологами признается реагирование на чистое соотношение интенсивностей одного и того же раздражения, независимо от характера самого раздражения: слабый—сильный, маленький—большой, светлый—темный, или напр., на чистое соотношение звуков, на мелодию—независимо от высоты входящих тонов. В последнее время многие психологи пытались доказать это положение экспериментами на животных. Так, напр., Хэрдлей (Herdley) тренировал морских свинок на выбор одного из двух выходов из ящика к пище, а именно через светлый. Другой такой же выход был темный. Если потом темный ход осветить, а светлый затемнить, то морская свинка теперь выйдет к пище через этот необычно освещенный ход. Очевидно, говорит автор, положительный сигнал означает не просто: „иди туда“, а иди туда, где светлее или больше светлости“ (173). Аналогичные наблюдения и выводы были сделаны Хельсоном (Helson) на белых крысах (174), а Кёлером (Kohler) на курах (231a). Точно также ставились опыты на соотношении величин. Так, на-

пример, дрессировались куры так, что они клевали только большие зерна. Это не было связано с обстановкой: они так клевали и на свободе. Порядок зерен не имел значения. Кроме того, они клевали большие зерна независимо от рода зерен. После хорошей дрессировки выбирали из хлебных крошек разной величины только большие (Kroh, Götzt, R. Scholl u. Ziegler 240). Наконец, были аналогичные опыты и по отношению к звукам. Так, Узнадзе (396) образовал последовательный оборонительный рефлекс на слабый-сильный звук: сначала пускался слабый музыкальный звук, затем после короткого перерыва в 1—2 сек. тот-же звук с большей силой, после этого, спустя 1—2 сек., производилось электрическое раздражение ноги. Он установил, что после некоторого укрепления оборонительного рефлекса не только данный комплекс: слабый—сильный звук производит этот рефлекс, но и другие музыкальные звуки в том же соотношении интенсивностей дают его. В отдельности слабый или сильный звук, а также эти звуки в обратном порядке сильный—слабый звук не давали рефлекса. Все приведенные опыты как будто единогласно подтверждают психологическую теорию о реагировании животных на чистое соотношение интенсивностей или величин совершенно независимо от тех объектов, в которых эти интенсивности, величины выступают.

Мне, как физиологу, трудно было согласиться с образованием актов поведения на чистое соотношение, на абстракцию. Поэтому я задался целью изучить это явление на собаках методом индивидуальных рефлексов. Нами были проведены три серии опытов.

Первая серия опытов произведена на собаке „Джек“, совместно с сотрудником Ш. Топурия (56). В качестве индивидуального сигнала служил такой комплекс: сначала слабый звук органной трубы (С—256 кол.) с продолжительностью 5 сек., затем перерыв 2—3 сек. и вновь тот же звук, но более интенсивный, с той же продолжительностью. Звук усиливался путем усиления тока воздуха в звучащий инструмент. Основное электрическое раздражение производилось спустя 5—10 сек. Каждое сочетание производилось через 3—6 мин. по 10—15 раз в день. До этих опытов на „Джеке“ уже был прочный совпада-

ющий рефлекс на звук C , причем как сильный, так и слабый звук давал его.

В первое время образования последовательного рефлекса на данный комплекс: слабый (C_1)—сильный (C_2) звук, сначала оба звука давали совпадающий рефлекс. Затем постепенно совпадающие рефлексы стали превращаться в последовательные: сначала это произошло в отношении первого звука, а затем второго. Лишь с 6-го дня работы рефлекс получался после звуков.

C_1 и C_2 в отдельности в это время также давали последовательный рефлекс. Но только рефлекс на C_1 был слабее и наступал с большим запозданием и угасал быстрее, чем на C_2 . В спокойном состоянии животного C_1 совсем не давал рефлекса, причем угасание рефлекса на C_1 не влияло на рефлекс C_2 . Угасание же рефлекса C_2 приводило к угасанию его на C_1 . Эти компонентные рефлексы были всегда слабее комплексного, при чем компоненты давали исключительно последовательные рефлексы, при комплексе же рефлекс наступал еще во время C_2 (см. рис. 93).

Из этих фактов мы заключили, что в означенный период работы у каждого компонента были свои собственные временные связи от воспринимающего очага к двигательным участкам оборонительного рефлекса, более слабые у первого компонента и более сильные у второго; кроме того, первый компонентный очаг связан временными связями со вторым компонентным очагом, как это наблюдается вообще при образовании последовательного рефлекса на два последующих раздражения.

Из этих опытов, кроме того, следует, что слабый—сильный звуки фигурируют, как самостоятельные раздражители. Это совершенно согласуется с представлениями насчет природы разной интенсивности одного и того же звука. Согласно резонаторной теории слуха, под влиянием одного звука колеблется более или менее широкая поперечная зона базальной мембраны, и нужно думать, что чем сильнее звук, тем шире эта колеблющаяся зона. Кроме того нужно думать, что не всякое колебание этого резонаторного аппарата будет раздражать нервные элементы Кортиева органа, а только колебания достаточной интенсивности. Поэтому, обертоны слабого и сильного звука не должны производить одинаковое физиологическое действие. Некоторые обертоны при слабом звучании вызовут такие слабые колебания базальной перепонки, что не будут в состоянии воз-

будить соответствующие воспринимающие элементы Кортиева органа. И действительно, прислушиваясь к нашим звукам, мы улавливаем заметную разницу в самом характере — тембре звуков. По всему этому мы должны рассматривать два звука одного тона, по разной интенсивности, как два различных по качеству раздражения.

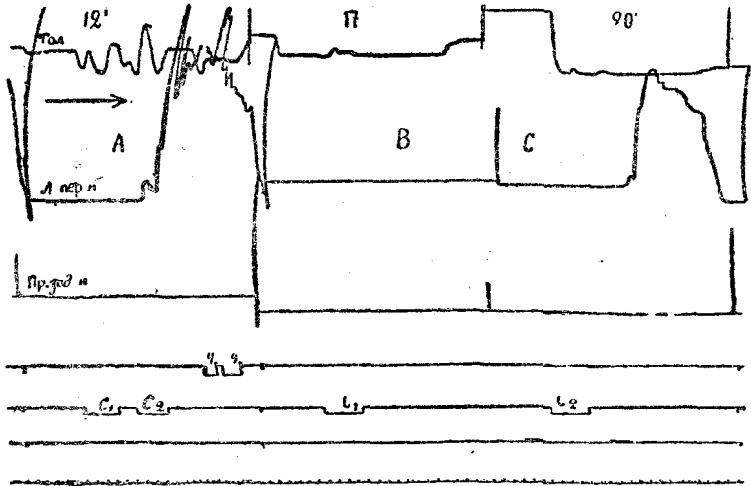


Рис. 93. 30. III. 1928. „Джек“. Образование последовательного рефлекса на комплекс звуков: слабый (C_1) — сильный (C_2) органной трубы. Четвертый день работы. Спокойное состояние животного. В опыте А дается обычный комплекс. Индивидуальный рефлекс наступает еще во время второго звука. В опыте В испытывается звук C_1 , который не дает эффекта, а в оп. С испытывается компонент C_2 . Он производит значительный последовательный эффект. Верхняя кривая от головы, средняя от левой передней ноги, нижняя от правой задней ноги. Читать кривую слева направо.

Преобразование совпадающих рефлексов на комплекс и на компоненты в последовательные, конечно, должно происходить благодаря значительному развитию обратных связей между воспринимающими и двигательными участками коры. А тот факт, что на первый компонент последовательный рефлекс наступает позднее и является более слабым, чем на второй, обуславливается тем, что на первый звук обратные связи развились, сравнительно с поступательными, более сильно, чем на второй звук.

Можно привести доказательства, что действительно отсутствие периферического эффекта во время звуков зависит от

значительного развития обратных связей. Так, например, если звук C_1 или C_2 при обычной продолжительности в 5 сек. не дает последовательного рефлекса, то при более длительном применении он производит совпадающий рефлекс. Очевидно,

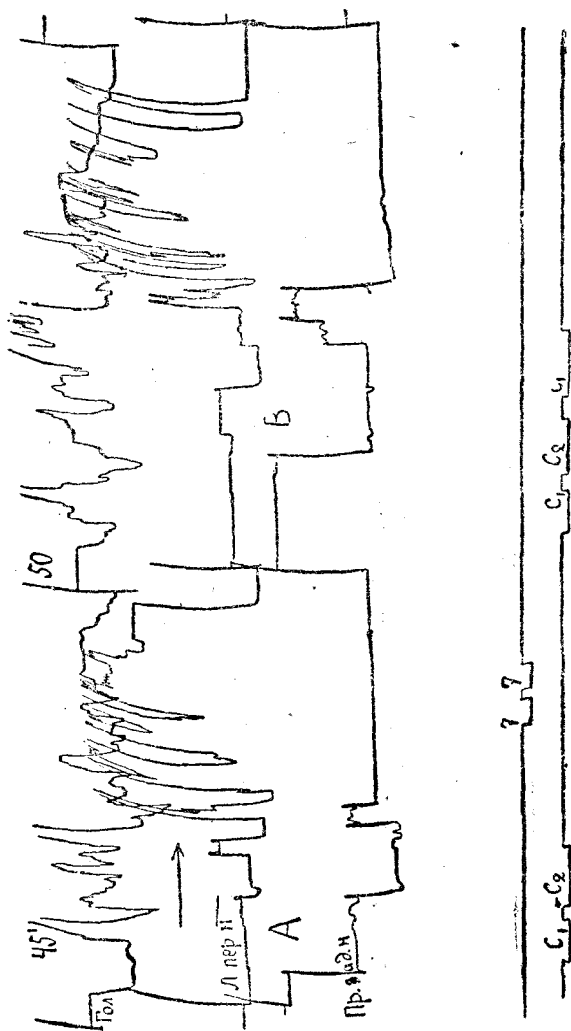


Рис. 94. «Джек», 31. V. 1928. Влияние звука C_1 на последовательный рефлекс. В оп. А обычное сочетание. Поднятие ноги началось спустя 2 сек. после звука. В оп. В сейчас после обмного комплекса применяется звук C_1 . Теперь рефлекс начался не сейчас же после обычного комплекса, а по окончании C_1 , приблизительно через 10 сек.

при длительном применении звука обратные связи утомляются раньше поступательных и потому рефлекс наступает во время звука. Или, напр., если во время последовательного рефлекса повторить звучание C_2 или C_1 , то последовательный рефлекс прекращается во время звучания (см. рис. 94).

В дальнейшей работе мы путем многократного ежедневно-го применения компонентов достигли того, что они перестали совсем давать рефлекс. Точно также необычные комплексы $C_1 - C_1$, $C_2 - C_2$ или $C_2 - C_1$ первоначально давали рефлексы, но впоследствии, после многократных применений, они также перестали давать рефлексы (рис. 95).

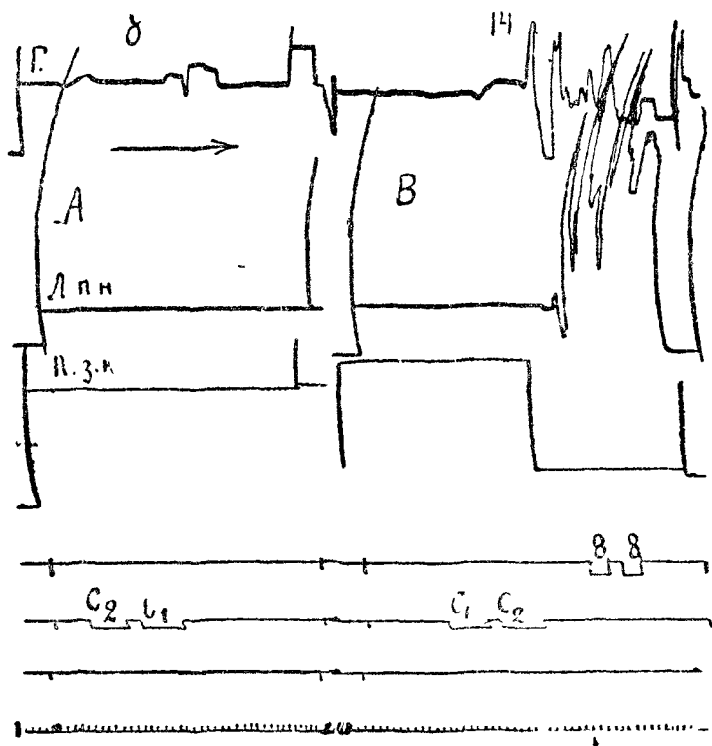


Рис. 95. „Джек“. 19. VI. 1928. Дифференциация рефлекса. В оп. А дается необычный комплекс $C_2 - C_1$, который не дает рефлекса. Есть лишь ничтожное ориентировочное движение головы. В оп. В, спустя 6 мин. после опыта А, дается обычный комплекс и он производит последовательный рефлекс. В обоих опытах до раздражения собака висит на лапках с вытянутыми вперед ногами, но не спит. Кривые читать слева.

Мы здесь имеем явление того же рода, как при хроническом угасании рефлекса. Все эти компоненты и необычные комплексы перестали вызывать рефлекс благодаря более сильному развитию обратных связей сравнительно с поступательными.

Но вот вопрос, почему обычный комплекс $C_1—C_2$ дает рефлекс, а необычный $C_2—C_1$ из тех же компонентов не дает его? Это явление сперва объяснили, исходя из характерных особенностей компонентных рефлексов. Компонент C_1 , его корковый очаг, имеет прочные поступательные временные связи с корковым очагом C_2 . Когда звучит C_1 , очевидно, возбуждается как один, так и другой очаг. В результате приходят в активное состояние временные связи обоих очагов с двигательными участками. Сменяя потом звук C_1 звуком C_2 , у которого вообще поступательные связи с двигательными участками сравнительно лучше развиты, мы тем самым благоприятствуем более скорому преобладанию поступательных связей над обратными. При необычном комплексе $C_2—C_1$ дело обстоит несколько иначе. Обратные временные связи от очага C_2 к очагу C_1 , хотя и существуют, но не развиты в такой степени, как поступательные от C_1 к C_2 , ибо раздражение C_1 слабее C_2 , а, как известно, временная связь образуется с очагом данного раздражения тем слабее, чем слабее физиологическое действие последнего. Далее, обратные связи между очагом звука C_1 и двигательными участками сравнительно с поступательными развиты лучше, чем между очагом звука C_2 и теми же двигательными участками. Поэтому, сменяя звук C_2 на звук C_1 , мы тем самым еще более усиливаем отрицательное действие обратных связей на двигательные участки сравнительно с тем, что могло быть от одного звука C_2 . Вследствие этого последовательный рефлекс не может наступить. Характерно, что при необычном комплексе с обратным порядком звуков рефлекс отсутствует даже в тот период работы, когда C_2 отдельно дает сильный последовательный рефлекс (см. рис. 96). В этом случае последовательный рефлекс от звука C_2 всецело устраняется под влиянием обратных связей C_1 (Беритов и Тонурия 56).

Однако, в настоящее время я нахожу, что и в этом рассмотренном случае дело не обходится без возникновения дополнительного очага возбуждения под влиянием обоих последующих звуков и образования особых временных связей с ответным корковым аппаратом. А именно, это должно было случиться в тот период работы, когда многократным испытанием компонентов и необычных комбинаций мы совершенно угасили на них рефлекс, в то время как рефлекс на обычную комбинацию — слабый - сильный — был сохранен благодаря сочетанию с

электрическим раздражением только этой комбинации. Я думаю, что когда звуки C_1 и C_2 отдельно не давали рефлекса, обычная комбинация их не могла обусловить при посредстве межкомпонентных связей вызов хорошего рефлекса. Ведь оба компонентных очага были связаны с одними и теми же корковыми двигательными участками хорошо развитыми обратными связями. Поэтому есть основание думать, что комбинация $C_1—C_2$ возбуждает какой-то дополнительный очаг, с которым образуются новые временные связи с преимущественным развитием поступательных связей к тем же ответным двигательным участкам. Сле-

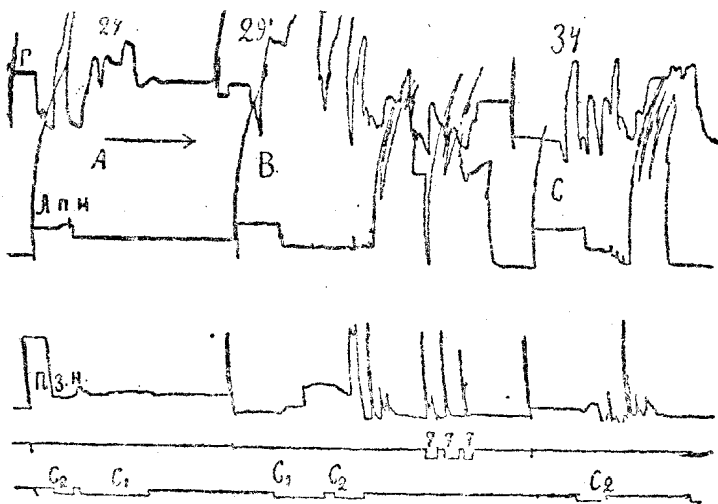


Рис. 96. „Джек“. 6. VI. 1923. Отрицательное действие C_1 на последовательный рефлекс от C_2 . В оп. А необычный комплекс $C_2—C_1$, в котором C_1 продолжается несколько дольше, чем обычно, не вызывает рефлекса. В оп. В действует обычный комплекс, который производит последовательный рефлекс. Он был подкреплён основным раздражением. В оп. С дается один компонент C_2 и он также производит сильный последовательный рефлекс.

довательно, можно утверждать с большой вероятностью, что обычная комбинация $C_1—C_2$ в определенной стадии опыта производит положительный рефлекс через дополнительный очаг и образованные с ним временные связи.

Но спрашивается, почему именно обратная комбинация не производит рефлекса? Дополнительно возбужденные корковые элементы при том и другом порядке следования звуков не могут быть совершенно одними и теми же. Когда сначала дается

звучание C_1 , то возбудимость повышается сильнее всего в некоторой корковой области, находящейся в наиболее интимной анатомической и функциональной связи с тем нервным комплексом, который возбуждается звуком C_1 . Поэтому последующий звук C_2 может возбудить корковые элементы путем иррадиации возбуждения, главным образом, в этой области C_1 . Когда же сначала звучит C_2 , тогда возбудимость повышается в несколько иной корковой области. Следовательно, последующий звук C_1 может возбудить дополнительно такие нервные элементы, которые не возбуждались при обычной комбинации. При подкреплении обычной комбинации и неподкреплении необычной, эти дополнительно возбужденные нервные элементы образуют с ответными двигательными участками в первом случае наиболее развитые поступательные связи, а во втором случае — наиболее развитые обратные связи.

Итак, следует считать наиболее вероятным, что первоначально, до полной дифференциации компонентов и необычных комбинаций, рефлекторное действие обычной комбинации звуков C_1 — C_2 обуславливалось взаимодействием компонентных временных связей, идущих от компонентных воспринимающих очагов к ответным двигательным участкам коры, и затем еще межкомпонентных временных связей — от одного компонентного очага к другому. Но после полной дифференциации рефлекторное действие обычного комплекса должно быть обусловлено, главным образом, взаимодействием компонентных связей и затем тех новых связей, которые образовались от дополнительно возбуждаемых очагов к тем же ответным двигательным участкам. Следовательно, из последовательных звуков одного тона, но разной интенсивности, можно образовать единый цельный комплекс с совершенно определенным внешним эффектом, отличным от компонентных эффектов.

Во всех стадиях данной работы мы испытывали также разного рода посторонние звуки, причем испытание производилось как в отдельности, так и комплексом: слабый — сильный. Немузыкальные звуки, как звонок, не давали рефлекса с само-

го же начала, даже при испытании в такой форме, как обычный наш комплекс: сначала слабый, затем сильный. Генерализация была обнаружена в отношении ближайших звуков того же инструмента органной трубы. Первый раз был испытан звук D, который отстоит от обычного звука на 5 тонов. Это

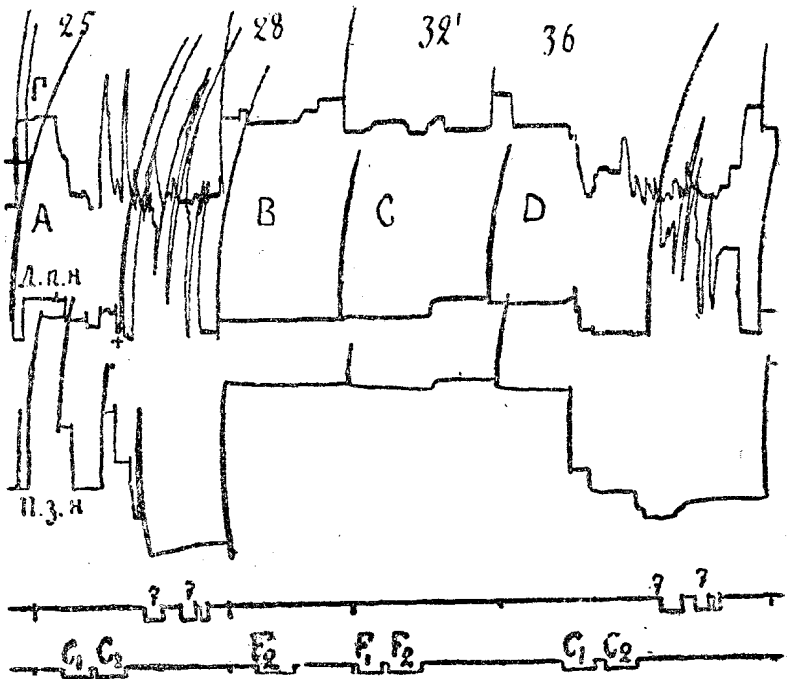


Рис. 97. „Джек“. 28. VI. 1928. Дифференциация ближайших звуков. В оп. А обычный комплекс вызывает сильный последовательный рефлекс (крестики!) и общее беспокойное движение во время звуков. В оп. В производится необычный звук F отдельно, а в оп. С пробуется комплекс его: слабый—сильный. В обоих последних опытах рефлекса нет. В оп. D опять обычный комплекс: общее движение во время звуков. Основное раздражение произведено до наступления последовательного рефлекса. Между опытами интервал 2—3 мин. Во всех опытах до раздражения собака висит на лямках, выставив вперед лапы. При необычных звуках это положение не меняется. Те же кривые. Читать слева.

было в начальной стадии работы, когда компоненты обычного комплекса давали последовательный рефлекс. В этот период и звук D, как слабый, так и сильный производили слабый последовательный рефлекс; комплекс же их — слабый - сильный — давал более сильный рефлекс.

Но впоследствии, когда обычный комплекс вызывал рефлекс, а компоненты не вызывали его, тогда и необычные звуки

того же инструмента, даже ближайšie, перестали давать его. Так, на рис. 97 дается пр ба F, который отстоит от обычного звука на $3\frac{1}{2}$ тона. Здесь как комплекс: слабый-сильный, так и сильный компонент его не дает рефлекса. Следует указать, что тот же звук F испытывался раньше всего два раза. Первый раз, во время беспокойного состояния животного, он дал последовательный рефлекс на ногах, а второй раз, когда уже животное было в покое, он рефлекса не дал. Следовательно, дифференциация этого звука произошла, можно сказать, сама собой. Были испытаны также звук А на $1\frac{1}{2}$ тона ниже и звук Н на $\frac{1}{2}$ тона ниже обычного: эти звуки также или не вызывали рефлекса совсем, или давали его значительно слабее, чем обычный комплекс.

Дифференциация ближайших звуков, разумеется, происходит обычным порядком, а именно, путем преимущественного развития обратных связей между очагами необычного раздражения и двигательными корковыми элементами индивидуального рефлекса.

Итак, наши опыты с образованием индивидуального рефлекса на соотношение интенсивностей одного и того же звука совершенно не оправдывают того умозаключения, что рефлекс может образоваться на чистое соотношение интенсивностей. Мы, наоборот, пришли к заключению, что как возникновение положительного рефлекса на обычный комплекс звуков: слабый-сильный, так и исчезновение его на компоненты и необычные комплексы их обуславливаются действием временных связей, образованных, во первых, между компонентными воспринимающими очагами, во вторых, от этих очагов к корковому двигательному участку, и в третьих, от дополнительно возбуждаемых очагов к тем же двигательным участкам.

Самым главным фактом, говорящим как бы за образование рефлекса на чистое соотношение, признается то явление, что в определенной стадии развития рефлекса ближайšie звуки при их применении комплексом слабый-сильный дают рефлекс, а компоненты их в отдельности не дают (Узнадзе). Но это есть своего рода генерализованное состояние рефлекса. Как

мы видели выше, в колючий период развития рефлекса ближайшие звуки как при применении в отдельности, так и в обычной комбинации—слабый—сильный не вызывают рефлекса. Очевидно, если бы соотношение интенсивностей звука, независимо от самих звуков, играло определенную роль в вызове индивидуального рефлекса, ближайшие звуки в обычной комбинации слабый—сильный не должны были перестать вызывать рефлекс.

Вторая серия опытов заключалась в образовании индивидуального рефлекса на ряд последовательных звуков одной октавы и в испытании затем аналогичного ряда звуков из других октав. Результаты этой серии опытов уже были сообщены выше в главе об образовании рефлекса на ряд последовательных раздражений. Здесь подчеркнем только то, что прямо относится к выяснению данной проблемы. А именно, после образования пищево-двигательного последовательного рефлекса на ряды звуков фисгармонии: $Do^3 \rightarrow Sol^3 \rightarrow Do^4$ испытание аналогичного ряда из верхних и нижних октав, как $Do^5 \rightarrow Sol^5 \rightarrow Do^6$ или $Do^1 \rightarrow Sol^1 \rightarrow Do^2$ не давали рефлекса или с самого начала, или после нескольких проб без сочетания с едой. Характерно, что на „Марсе“ они были испытаны еще в то время, когда обычный ряд производил совпадающий рефлекс, и все-таки они не дали рефлекса уже при первых пробах. Но впоследствии после 200 сочетаний обычного ряда с едой эти аналогичные ряды не только из отличных октав, но из той же октавы, напр., $Mi^3 \rightarrow Si^3 \rightarrow Mi^4$ не давали пищево-двигательного рефлекса, а также $Do^2 \rightarrow Sol^2 \rightarrow Do^3$, где последний член—тот самый, которым начинается обычный комплекс (см. прот. 5).

Отсюда следует, что при образовании на собаках пищево-двигательного рефлекса на ряд последовательных звуков отношение этих звуков независимо от их высоты не играет заметной роли в вызове индивидуального рефлекса. В противном случае рефлекс должен был вызываться все время работы аналогичными рядами звуков, как из той же и ближайших октав, так и из дальнейших. В этой серии опытов, как и в предыдущей, компоненты индивидуального ряда звуков имеют совершенно определенное, существенное значение в образовании временных связей, ведущих к данному пищево-двигательному рефлексу.

Третья серия опытов в этом направлении была произведена мною совместно с А. Брегадзе на „Черняке“. Мы исследовали пищево-двигательный рефлекс на отношении интенсивностей окраски. Собаке дается кушать из двух совершенно одинаковых ящиков, из которых один был окрашен в светло-серую, а другой в темно-серую краску (см. рис. 98). Каждый раз в светлом ящике собака застает несколько кусочков хлеба, намоченных в воде, а в темном ящике столько-же кусочков хлеба, намоченных в растворе хинина. Задача была выработать пищево-двигательную реакцию к светлому ящику на определенный звуковой сигнал и затем испытать, как изменится поведение собаки на этот сигнал, если изменить положение ящиков: там, где был



Рис. 98.

светлый, поставить темный, а на месте темного—светлый. Оба ящика были прикреплены к доске. Для изменения положения ящиков мы поворачивали эту доску на 180° . Будет-ли собака ориентироваться на основании отношения интенсивностей: пойдет-ли она и теперь прямо к светлому ящику? Ящики находились за ширмой, слева от собаки. Собака могла их видеть, только обойдя ширму.

Первоначально, до образования двигательной реакции к светлому ящику, мы приучили собаку кушать за ширмой с доски, которая лежала на месте ящиков. Это сочеталось со звуком электрического звонка. На третий день, когда собака приучилась итти на звонок и кушать за ширмой с доски, мы эту доску заменили ящиками. В начале собака кушала из обоих

ящичков—как хлеб без хинина, так и с хинином. Но уже в первый день она ела хлеб с хинином меньше, чем без хинина: собака подходила сначала к светлому ящичку, который приходился вправо от нее, а затем, скушав все, брала из темного ящичка; но она ела хлеб с хинином значительно медленнее. В 5-й раз она не съела всю порцию хлеба с хинином, в 7-ой раз только понюхала его, а в 8-й, 9-й и 10-й раз она поворачивалась на лежанку, как только оканчивала еду из светлого ящичка.

На 2-й, 3-й и 4-й день собака каждый раз бежит прямо к светлому ящичку и ест отсюда; она ела из темного ящичка только в начале дня, и притом очень мало. Затем она только нюхает темный ящик, иногда и этого не делает.

На 5-й день, после 50 сочетаний, мы пробовали передвинуть ящички влево от обычного места так, что на место темного стал светлый ящик. Собака прошла прямо к светлому ящичку. В следующем опыте мы повернули ящички на 180°: светлый ящик стал на место темного. После сигнала собака подошла прямо к темному ящичку, который теперь был вправо от собаки и стала есть хлеб с хинином: ест очень медленно, частью глотает, частью выбрасывает; только через 20 сек. проглотила всю пищу. Затем перешла к светлому ящичку и съела и эту порцию без хинина. В этот же день мы произвели такое испытание: обычное положение ящичков; светлый ящик оставлен без пищи, а в темном есть хлеб с хинином. Собака прямо подходит к светлому, не застав пищи, переходит к темному ящичку и, понюхав его, поворачивает обратно.

Уже эти первые наблюдения указали нам, что собака находит ящик с пищей не на основании их окраски или соотношения интенсивностей их окраски, а на основании положения ящичков. Именно, она идет к тому ящичку, который стоит вправо от нее. Мы проверяли это наше положение многократно разными способами. Так, на следующий день мы поставили на место обычных ящичков два других ящичка такой-же формы, но без всякой окраски. Ящички были пусты. На сигнал собака подбегает к правому ящичку и нюхает его в течение 10 сек., затем переходит к левому ящичку, нюхает его всего 2 сек. и быстро поворачивает назад на лежанку. Если обычные ящички перенесли в другое место, то собака подходила сперва то к светлому,

то к темному ящику. Итак, из опытов прямо видно, что вид ящиков, при их обычном положении, является сигналом подхода к правому ящику, а также сигналом еды.

Затем мы пытались выработать такую реакцию, чтобы собака шла к светлomu ящику, не взирая на его положение. Мы стали ежедневно много раз поворачивать ящики на 180° . То светлый ящик, то темный был вправо от собаки, так что она заставляла еду без хинина всегда в светлом ящике то вправо, то влево от себя. В первые дни наблюдалась такая картина: если ставить ящики в необычном положении — светлый направо — подряд в течение нескольких сочетаний, то в конце концов собака начинает идти прямо к светлomu ящику, который теперь влево от нее. Но если потом восстановить первое положение ящиков, собака начинает идти сперва к левому ящику, т. е. темному с хинином. Только после нескольких таких проб восстанавливается обычный ход к правому ящику. Следовательно, при изменении положения ящиков, когда светлый становится левым, в конце концов изменяется и пищеводвигательная реакция собаки: она начинает идти прямо к левому. Но и на этот раз сигналом является не окраска ящиков, а опять-таки общая ситуация за ширмой, которая на этот раз ведет вообще к левому ящику. Эта работа продолжалась около полутора месяцев. Было испытано первое положение — светлый ящик направо — 121 раз, а второе положение — светлый налево — 76 раз. Долгое время собака ориентировалась при изменении положения ящиков исключительно по общей ситуации, при которой ей пришлось кушать предыдущий раз, а не по светлости ящиков. Если накануне последний опыт был произведен при первом положении, тогда собака шла в начале дня к правому ящику, если же накануне было второе положение, т. е. если собака ела из левого ящика, тогда в начале дня она шла к левому ящику. Но в последние дни опыта стало ясно, что иной раз собака ориентируется на основании светлости. Именно, если после 1-го положения перейти ко 2-му положению, то собака иной раз с самого начала шла к левому, светлomu ящику. В случае ошибки в первый раз, она уже в следующем опыте брала правильное направление. На основании этих наблюдений мы пришли к заключению, что можно выработать дифференциро-

важный рефлекс исключительно в определенному, светлому ящику.

Следует отметить, что по новейшим опытам светлость является функцией числа возбужденных рецепторных элементов сетчатки. Чем больше этих элементов, тем светлее кажется предмет (Heinz и Liprau 1975). Следовательно, любая степень светлости может фигурировать как самостоятельный раздражитель и на нее может быть образован определенный рефлекс, как это и имело место в наших опытах.

В самое последнее время эти опыты были повторены мной совместно с сотрудником С. Жоржюлиани на другой собаке. Мы и здесь давали пищу без хинина из светлого ящика, но с самого начала меняли положение ящиков на 180°. Спустя несколько дней работы мы достигли того, что собака явно отличала светлый ящик от темного: она часто подходила к темному, если этот ящик приходился собаке с правой стороны, но без обнюхивания его переходила к светлому и сразу начинала есть из него. В некоторых опытах мы клали в оба ящика одинаковую пищу с хинином или без него. В случае хинина она нюхала оба ящика, но пробовала съесть из белого. При отсутствии же хинина, она если подходила к темному ящику впервые, она все-таки ела пищу сначала из светлого, а уже потом съедала ее из темного. Затем мы несколько раз заменили обычную пару ящиков другой парой, где один был такой же темный, как в прежней, а другой был значительно темнее. В ящиках укладывалась одинаковая пища без хинина. Во всех случаях собака осматривала оба ящика, но начинала есть из более темного ящика. Очевидно, менее темный ящик, в каком давалась пища с хинином при обычной постановке опыта, являлся в своем роде отрицательным сигналом.

Из данных опытов ясно следует, что собака ориентируется в пространстве прежде всего на основании формы и положения предметов, затем на основании расположения их по отношению к себе, и, наконец, на основании окраски предметов. Что же касается отношения интенсивностей окраски, наши опыты указывают, что оно не играет заметной роли в жизнедеятельности собаки.

6. Физиологические и морфологические основания объединяющей деятельности коры большого мозга.

Путем прямого экспериментального исследования устанавливается, что на собаках, при наличии сложного раздражения внешним миром, объединяющая деятельность мозга выступает в роли самостоятельного возбудителя внешней реакции только в том случае, если это сложное раздражение сочетается с определенным, существенным для их жизнедеятельности воздействием, отличным от действия его компонентов. Следовательно, в самом начале до испытания животным этой разницы сложное раздражение производит такой внешний эффект, который по существу является алгебраической суммой тех эффектов, какие могут оказать компоненты отдельно. Но после испытания животным означенной разницы сложное раздражение выступает, как единое целое внешнее действие, вполне отличное по своему эффекту от суммы действий всех соответствующих компонентов.

Мы выше видели, что объединение многообразных составных частей внешнего воздействия для вызова определенного внешнего эффекта прежде всего осуществляется установлением временных связей между теми корковыми элементами, которые возбуждаются компонентами непосредственно. Но наравне с таким объединением выступает и другого рода объединение, которое как раз и имеет существенное значение в создании единого целого из многочисленных частей, в качестве возбудителя определенной внешней реакции. Это объединение заключается в возбуждении особых элементов в коре большого мозга исключительно под совместным действием всех компонентов и затем в образовании временных связей между ними, с одной стороны, и компонентными очагами возбуждения и ответными двигательными участками, с другой стороны.

Спрашивается теперь, что эта за дополнительно возбуждаемые элементы и где они могут находиться? Ответим сначала на первый вопрос.

Каждому физиологу известно так наз. явление суммации: слабое, недействительное раздражение кожи или нерва в отдельности не дает рефлекса, но при повторении быстро друг за другом оно становится деятельным и может вызвать сильный ре-

флекторный эффект. При нормальной возбудимости ц. н. с. одиночное раздражение чувствующего нерва или кожи, напр., один индукционный удар, не вызывает рефлекса. Рефлекс наступает только при повторном раздражении индукционными ударами. Этот эффект ни в каком случае не может быть признан произведением эффекта от разового раздражения, помноженного на то число, сколько раз раздражение было повторено. Или, напр., слабое, так наз. субминимальное раздражение одного участка кожи или одного нерва не дает рефлекторного эффекта; но, если такое слабое раздражение приложить сразу к двум нервам или двум участкам кожи или вообще к двум рецепторам, тогда может получиться сильный рефлекс. Такое действие обнаруживается при применении двух раздражений не только в одном рецептивном поле (Шеррингтон 438), но и в разных, как кожа и Кортиев орган уха (Демидов 156). Ясно, и в этом случае эффект от двух субминимальных раздражений не может быть признан суммой тех действий, какие вызывают эти раздражения в отдельности.

В обоих примерах происхождение эффекта от недействительных в отдельности раздражений обуславливается общим свойством живой возбудимой ткани: субминимальное раздражение, хотя не вызывает возбуждения, но производит повышение возбудимости. В отношении приведенных случаев дело обстоит так. Слабое периферическое раздражение возбуждает рецептор. Отсюда возбуждение передается в ц. н. с. Здесь оно действует на более или менее обширный отдел через посредство коллатералей чувствующих нервных волокон. Но оно не производит возбуждения или потому, что возбудимость ц. н. с. в этом отделе была довольно низкая, или от того, что означенное периферическое влияние не было достаточно сильным. Но, как бы то ни было, это действие не проходит бесследно. Оно повышает здесь возбудимость. Вследствие этого другое последующее или одновременное такое же слабое раздражение может оказаться достаточным для вызова активного состояния с наступлением периферического эффекта (Беритов 64). Но и в случае применения такого раздражения, которое с самого начала дает рефлекс, действие его не ограничивается приведением в активное состояние определенных центральных нервных элементов, на которые

оно действует более или менее непосредственно. Наряду с этим это же раздражение оказывает субминимальное действие на более или менее обширную область нервных элементов, благодаря распространению возбуждения по коллатералям чувствующих нейронов. Это производит здесь более или менее значительное повышение возбудимости. Если раздражение длительное, возбудимость может повыситься до такой степени, как это бывает при стрихнинном отравлении. В это время слабые посторонние раздражения, которые раньше не производили эффекта, дают сильные реакции (Введенский 142).

Вот эти хорошо известные явления рефлекторной деятельности п. н. с. дают ключ к пониманию возникновения особых дополнительных очагов возбуждения наряду с теми, которые возбуждаются компонентами непосредственно. Каждый компонент дает в коре большого мозга возбуждение целого ряда нервных элементов, но рядом с этим он действует субминимально на целый ряд других элементов, повышая в них возбудимость. При одновременном или последовательном действии двух или более компонентов эти последние элементы также приходят в активное состояние. Вследствие этого физиологическое действие сложного раздражителя не является равным сумме действия компонентов. Тот комплекс корковых нервных процессов, который возникает от действия комплекса, всегда будет больше, чем сумма нервных процессов, возбуждаемых компонентами.

При сочетании комплексного раздражения с каким-либо основным раздражением, вызывающим акт еды или оборонительный рефлекс, не только первично возбужденные элементы будут вступать во временную связь, но и дополнительно возбужденные элементы. Если при этом комплекс сочетается с определенным основным раздражением, а компоненты не сочетаются с ним или сочетаются с другим основным раздражением, то тогда эти дополнительные элементы могут стать начальными пунктами самостоятельных временных связей, через которые комплекс будет производить свой собственный эффект, совершенно отличный от компонентных реакций.

Итак, комплексный раздражитель производит такое физиологическое действие, которое всегда обширнее суммы физиологического действия компонентов, благодаря возбуждению таких нервных элементов под влиянием комплекса, на

которые компоненты в отдельности действуют субминимально. Но для того, чтобы комплексный раздражитель стал совершенно самостоятельным внешним сигналом, производящим отличную от компонентов реакцию, необходимо образование особых временных связей на эти дополнительно возбужденные элементы.

Спрашивается теперь, при наличии самостоятельных временных связей на комплекс, на компоненты и даже на комбинации последних, от чего зависит характер рефлекса в каждом данном случае?

Каждый раз при комплексе должны возбуждаться в коре больших полушарий наряду с дополнительным комплексным очагом также компонентные очаги. Об этом говорят следующие факты. До образования рефлекса на комплекс $F' + F'' + A$ к левой кормушке, компоненты его F' и F'' давали рефлекс к правой кормушке, а звук A был индифферентный. В начале образования рефлекса на комплекс собака шла первоначально к правой кормушке, хотя теперь пищу получала из левой. Только с 12 сочетания она идет к левой. Очевидно, звуки $F' + F''$ в комплексе действовали на собаку точно также, как в случае применения их в отдельности. Далее, если подряд подкреплять один какой-либо компонент и этим самым сильно укрепить соответствующие временные связи, то вскоре после этого и комплекс произведет тот же компонентный рефлекс. Чем беспокойнее собака, т. е. чем выше возбудимость коры больших полушарий собаки, тем скорее происходит такое извращение рефлекса. Очевидно, комплекс производит данный извращенный рефлекс через подкрепленный компонент. Отсюда следует, что физиологическое действие компонента не меняется по существу при его вхождении в комплекс. Оно только расширяется в том смысле, что данный компонент в комплексе, благодаря одновременному действию ряда других компонентов, активизирует такие нервные элементы, на которые он в отдельности действует субминимально.

Согласно этому положению, при применении комплекса каждый компонент производит свое специфическое физиологическое действие, а, следовательно, должен возбудить первым делом свои собственные временные связи. И если, несмотря на

это, наступает один только комплексный рефлекс, так это должно быть обусловлено первым долгом более сильным действием комплексных временных связей. Так, наступление отрицательного комплексного рефлекса, когда компоненты в отдельности производят положительные рефлекс, объясняется действием сильно развитых обратных связей от дополнительного очага к двигательным участкам, через которые компоненты дают свои рефлекс. Об этом уже говорилось выше.

Но тот случай, когда комплекс дает один положительный рефлекс, а компоненты другой, нельзя объяснить преобладанием комплексных поступательных связей над компонентными. Возьмем для уяснения конкретный случай, когда собака „Джек“ на комплекс звуков $F' + F'' + A$ шла к левой кормушке, а на компоненты в отдельности к правой. Во время комплекса сочетание происходит с едой из левой кормушки, но не происходит сочетание с едой из правой, хотя собака первоначально регулярно шла к этой кормушке. Поэтому, одновременно с образованием поступательных временных связей от дополнительного комплексного очага к двигательным участкам, ведущим к левой кормушке, должны сильно развиваться обратные связи от того же очага к двигательным участкам, ведущим к правой кормушке. Поэтому каждый раз во время комплекса в коре больших полушарий должны возбуждаться, с одной стороны, как компонентные очаги, так и комплексный дополнительный очаг, а с другой, как компонентные поступательные временные связи к правой кормушке, так и таковые же комплексные связи к левой. Но ввиду существования еще хорошо развитых обратных связей между комплексным дополнительным очагом и двигательными участками, ведущими к правой кормушке, возбуждение из последних распространяется в означенные обратные связи в такой мере, что на периферии не будет соответствующего эффекта, т. е. движения к правой кормушке.

Аналогичным образом следует объяснить случай на „Белом“, когда метроном отдельно вызывал рефлекс на правой передней ноге, а в связи с предшествующим электрокожным раздражением рефлекс наступал на правой задней ноге. Нужно думать, что в данном случае дополнительный очаг имеет временные связи с преимущественным развитием поступательных к двигательным участкам правой задней ноги, но, очевидно, тот же очаг имеет связи и к двигательным участкам правой перед-

не ей ноги с преимущественным развитием обратных связей. Так должно было случиться, ибо первоначально при каждом комплексном действии возбуждались через метрономные связи двигательные участки правой передней ноги, а потому дополнительный очаг должен был связаться с ними и даже образовать, как с более возбудимыми элементами, хорошо развитые поступательные связи. Но ввиду того, что последующее раздражение все время прикладывалось к задней ноге, временные связи к двигательным участкам задней ноги должны были в конце концов опередить в своем развитии временные связи к двигательным участкам передней ноги. А в связи с нарастающим повышением возбудимости в дополнительном очаге возбуждения с одной стороны, и затем в связи с отсутствием подкрепления деятельности временных связей к двигательным участкам передней ноги электрическим раздражением последней, должно было произойти более сильное развитие обратных связей между означенными элементами, т. е. от двигательных участков передней ноги к дополнительному очагу. Следовательно, при комплексном действии, хотя возбуждение компонентных метрономных временных связей также должно было иметь место, но соответствующий эффект не может наступить, ибо из конечных пунктов метрономных связей возбуждение распространяется по преимуществу к дополнительному очагу через существующие между ними хорошо развитые обратные связи (см. схем. рис. 104).

Точно также в других случаях комплексного действия, положительного или отрицательного, мы имеем обратные связи от дополнительного очага к тем ответным двигательным участкам, через которые компоненты в отдельности дают свой положительный. Благодаря этим связям комплексный раздражитель устраняет компонентные рефлексы и вызывает свой положительный или отрицательный рефлекс, если только он обладает хорошо развитыми поступательными или обратными временными связями с какими-либо ответными участками коры.

На рисунках 99 — 104 дается предполагаемая схематическая картина основных наиболее деятельных временных связей для каждого представленного здесь комплексного рефлекса.

На всех схемах от компонентов — раздражителей линии ведут в кору к соответствующим воспринимающим элементам. Отсюда штриховыми линиями обозначаются нервные связи с дополнительным комплексным элементом. Как воспринимающие очаги компонентов, так и этот дополнительный участок соединены с двигательными корковыми участ-

ками, производящими движение направо или налево, поступательными и обратными временными связями. Стрелки указывают направление, а толщина линий — степень развития их. Даны также нисходящие пути от двигательных участков. В случае недейтельности их в комплексном рефлексе, они изображены штрихами.

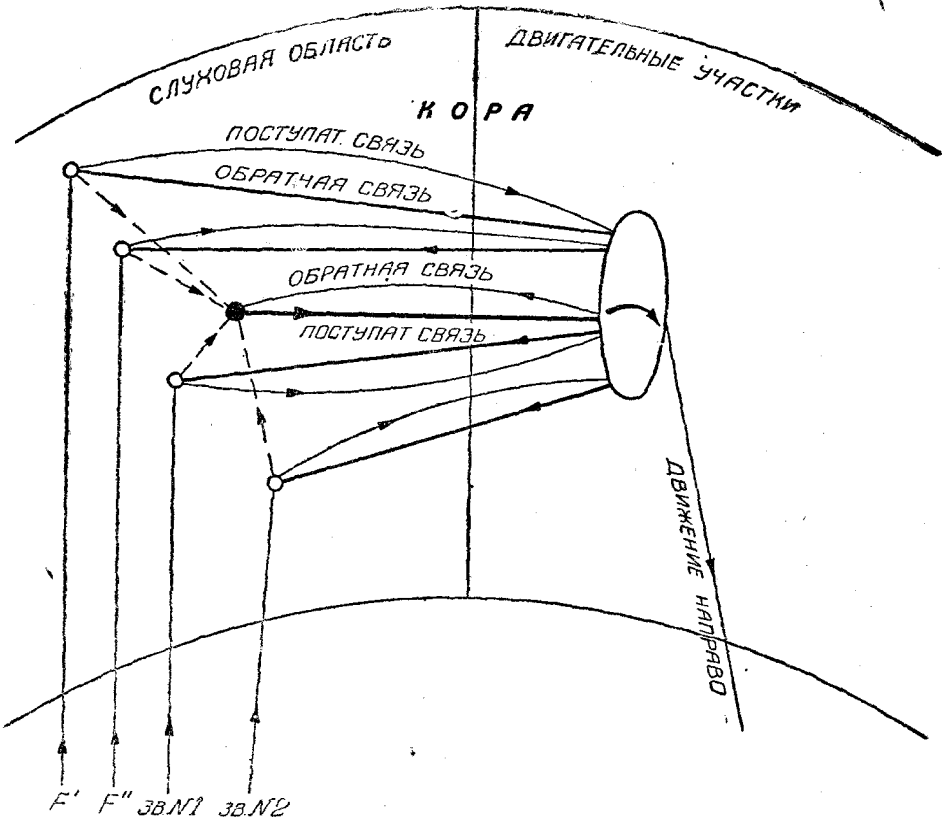


Рис. 99 дает такую картину в отношении положительного рефлекса на комплекс из четырех звуков $F + F'' + \text{звонок 1} + \text{звонок 2}$, когда компоненты в отдельности не давали рефлекса, будучи совершенно дифференцированы.

Нужно думать, что все эти временные связи с объединяющим центром — дополнительным очагом являются точно локализованными в определенных корковых участках. Однако местонахождение их ни в коем случае нельзя считать детерминированным наследственной организацией коры большого мозга. Возникновение дополнительного очага обуславливается иррадиацией возбуждения из определенных воспринимающих участков, а эта

иррадиация в коре большого мозга в каждый данный момент определяется не столько наследственной организацией ее, сколько функциональным состоянием существующих нервных элементов, которое зависит от многочисленных условий. Это положение, между прочим, было выставлено американским ученым Лэш-

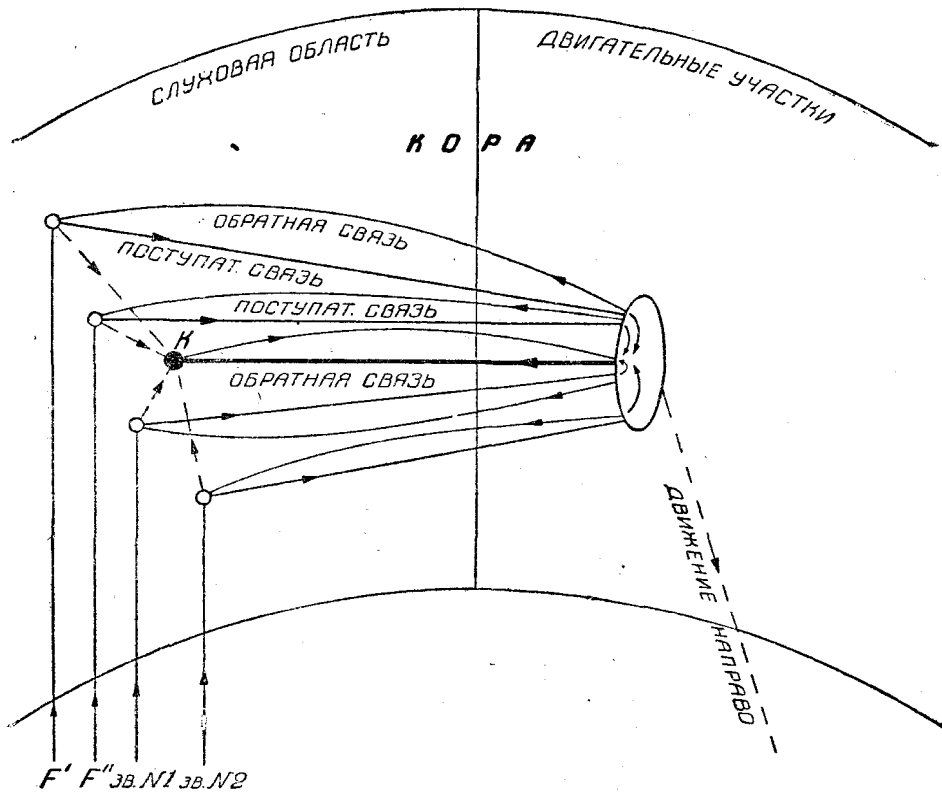


Рис. 100 дает противоположную картину, когда комплекс из тех же звуков действовал отрицательно, не вызывая своего положительного рефлекса, компоненты же в отдельности производили положительный рефлекс.

ли (256) на основании прямого опыта. Он, напр., изучал влияние частичного удаления затылочных долей на тренировку крыс в лабиринте, которая состояла в создании определенной привычки на различение светлости. И оказалось, что эта привычка ничуть не страдает от такой операции, если только она не превосходит одной трети всей затылочной доли. При этом не имеет зна-

чения, где именно находился удаленный участок. Оперированная крыса тренируется также быстро, как нормальная. Наоборот, операция сильно влияет на существующую тренировку. Она исчезает после операции и восстанавливается путем новой тренировки тем позднее, чем больше был удаленный участок мозга.

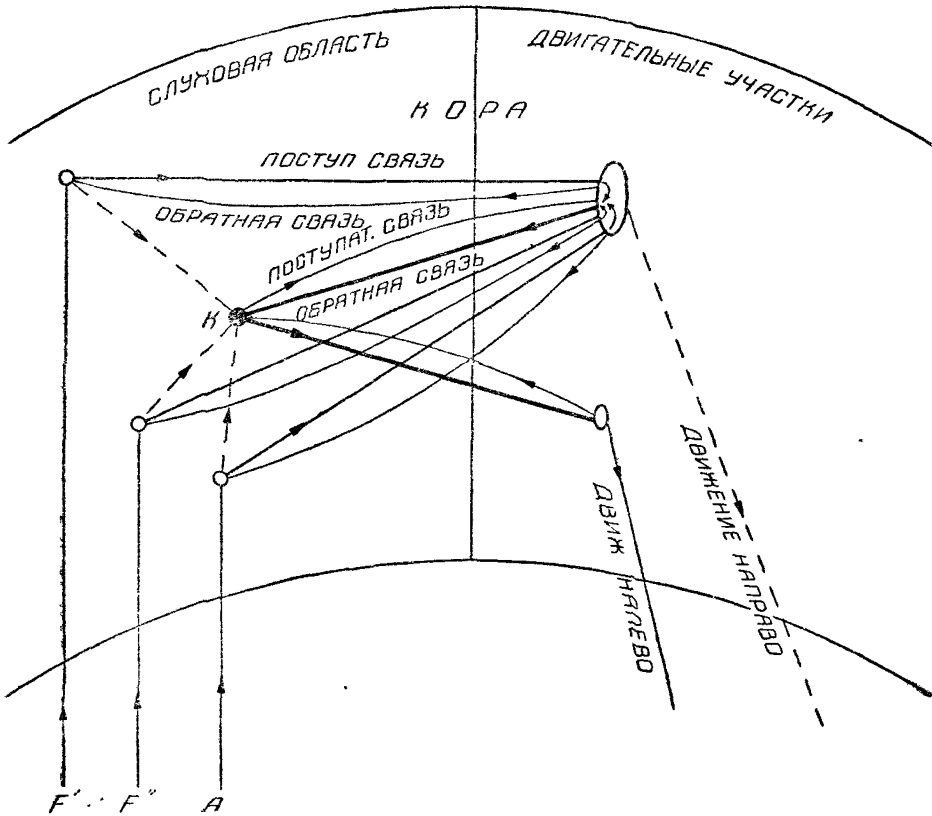


Рис. 101 Дает схему временных связей положительного рефлекса на комплекс звуков $F' + F'' + A$ к левой кормушке, когда компоненты давали положительный рефлекс к правой кормушке.

Из этих и других такого рода опытов автор утверждает, что образованная привычка всегда точно локализована в коре мозга, но локализация одинаковых привычек не происходит в какой-либо определенной части мозга.

Теперь перейдем ко второму вопросу насчет местонахождения дополнительно возбуждаемых элементов и их временных связей.

По работам школы Павлова хорошо известно, что кора мозга собаки вся занята воспринимающей функцией. Так, напр., зрительная сливается со слуховой и даже с кожно-мышечной. По всей вероятности у собак и тому подобных животных как воспринимающая, так и объединяющая деятельность коры по

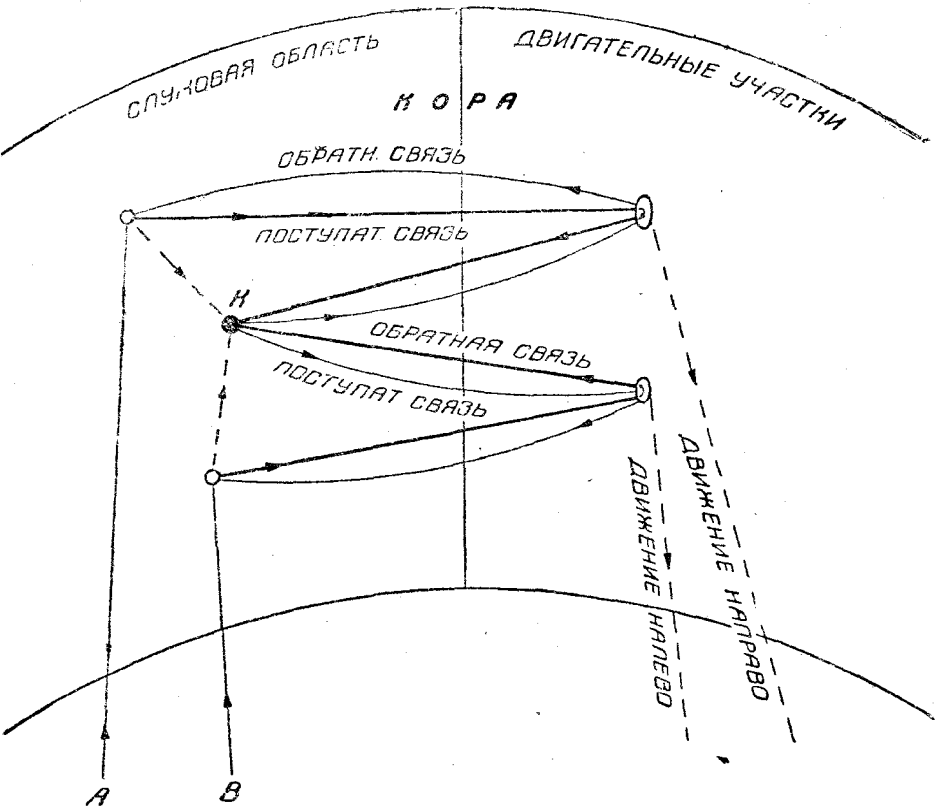


Рис. 102 дает временные связи для отрицательного рефлекса на комплексе звуков $A + C$, причем компонент A в отдельности давал рефлексе к правой кормушке, а компонент C к левой.

отношению к раздражениям одного качества выполняется соответствующей воспринимающей областью. Но возможно, что центральные, так наз. фокальные участки воспринимающей области менее заняты объединяющей деятельностью, что как раз периферическая часть воспринимающей области служит для этого рода деятельности. Что же касается объединяющей деятельности по отношению к разного рода раздражениям: напр., звук и

свет, то с большой вероятностью можно утверждать, что эта деятельность осуществляется периферическими пограничными областями воспринимающих областей. Не может быть сомнения, что при двух разнородных раздражениях, вследствие иррадиации возбуждения из фокальных участков, эти пограничные

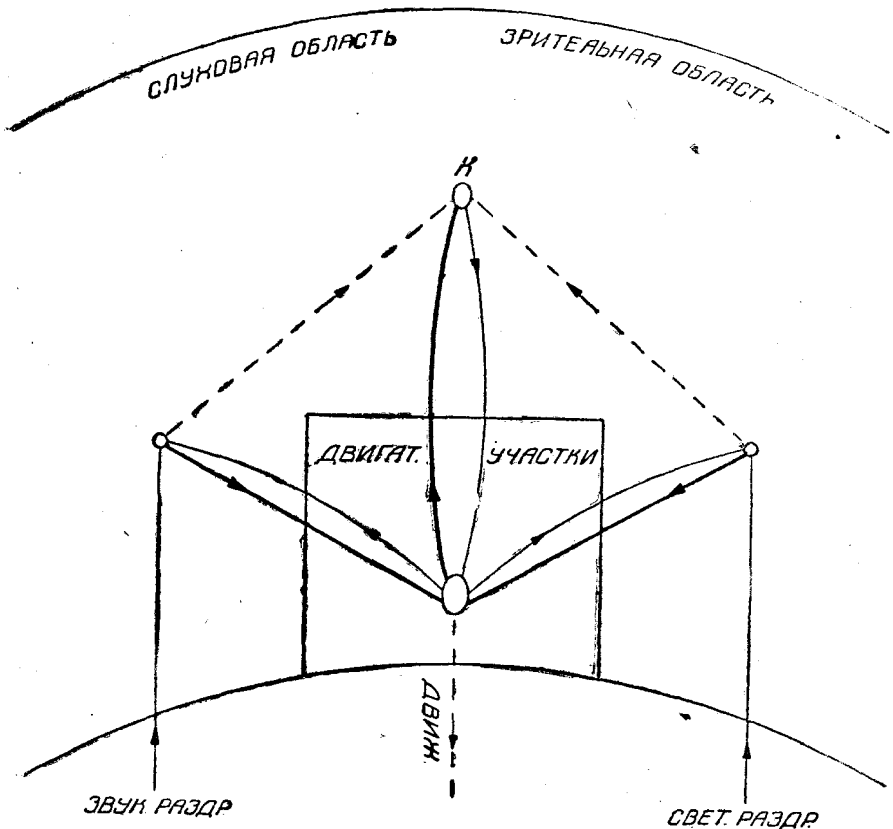


Рис. 103 дает схему временных связей для отрицательного рефлекса на комплекс, состоящий из звука D и освещения сложной фигуры, в то время когда оба компонента в отдельности давали один и тот же положительный рефлекс к левой кормушке.

участки скорее всего и сильнее всего должны подвергаться совместному возбуждению. Очевидно, и дополнительные очаги возбуждения должны возникать при этих условиях исключительно в пограничных, периферических частях воспринимающих областей.

Считается общепризнанным, что у высших животных, как обезьяна, а также у человека, воспринимающая функция не простирается на всю кору. У обезьян воспринимающие территории не только ограничены друг от друга, но даже одна треть коры совершенно свободна от таких территорий, т. е. лишена

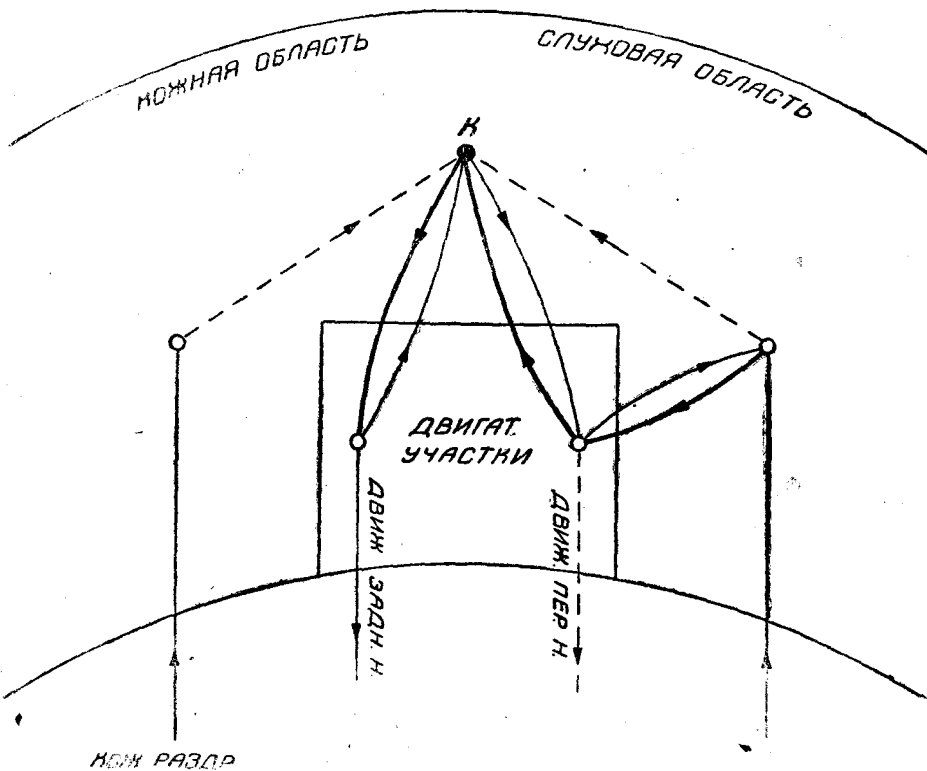


Рис. 104 дает схему временных связей индивидуального рефлекса, образованного на комплекс последовательных раздражений: сначала электрокожное раздражение правой передней ноги, затем метроном, путем сочетания с последующим электрическим раздражением правой задней ноги. Схема относится к тому периоду работы, когда метроном отдельно производил рефлекс сгибания правой передней ноги, а комплекс на задней правой ноге.

воспринимающей функции. Полагают, что у человека две трети всей коры свободны от воспринимающей функции. Сначала Флехсиг, а затем ряд физиологов и неврологов признали эти участки коры на основании их гистологического строения и некоторых физиологических данных как специальные центры,

которые служат для связывания, объединения воспринимающих областей. Поэтому Флехсиг называет эти центры ассоциативными (171). Неврологи же считают их анатомическим субстратом интеллекта. Так, выдающийся современный невропатолог К. Гольдштейн (152) находит возможным локализовать чисто субъективные и чисто двигательные составные части единого процесса в соответствующих сенсорных (воспринимающих) и двигательных областях коры мозга. Что же касается процесса, который придает субъективному и двигательному явлению впервые характер единого психического, и который находит свое выражение в образовании особого переживания предмета, понятия, мысли, специфического переживания речи, автор признает необходимым участие всей коры, но прежде всего той области, которая лежит между двигательными и сенсорными областями. Следует упомянуть также современного невролога Эббека (133), который также указывает, что у человека две трети коры, представляющие более новое филогенетическое образование и эмбрионально созревающие более поздно, являются высшими ассоциативными центрами. Этот автор признает существование ассоциативных центров также в каждой воспринимающей области. И наш известный невролог Блуменгау приписывает сочетательную, т. е. синтетическую функцию тем отделам коры, которые лежат вне воспринимающих областей, т. е. он считает эти отделы тем центральным механизмом, при помощи которого устанавливаются все временные связи. Но, как мы уже указали выше, временные связи образуют все корковые элементы, среди них также воспринимающие и двигательные элементы. С этой стороны не должно быть существенной разницы между последними элементами и теми, из которых состоят т. наз. ассоциативные центры. Согласно нашим исследованиям, целостное действие комплексного раздражителя, иначе говоря, определенной внешней ситуации, обуславливается деятельностью тех нервных элементов, которые возбуждаются дополнительно, благодаря одновременному действию всех компонентов данной ситуации. По нашему мнению, вот эти дополнительно возбуждаемые элементы и существующие при них временные связи должны принадлежать к тем корковым участкам, которые лежат вне воспринимающих территорий. Так как эти элементы и временные связи объединяют между собой разнообразные раздражители внешней среды в одно целое, в одну ситуацию, то спра-

ведливо можно было бы называть их объединяющими областями.

Возбуждение объединяющих областей, по моему мнению, не должно сопровождаться субъективным переживанием в роде ощущений или представлений. Это, повидимому, является исключительной особенностью воспринимающих элементов. Но, возможно, что объединяющие области дают субъективное переживание удовольствия или неудовольствия, которым обычно сопровождается восприятие сложного раздражителя. Но, разумеется, через объединяющие элементы могут притти в активное состояние разнообразные воспринимающие элементы как путем временных связей, так и помимо них, путем общей иррадиации возбуждения. В этих случаях мы будем иметь дело с возникновением представлений с их обычными субъективными переживаниями.

Весьма демонстративной иллюстрацией означенного положения, по моему мнению, может служить явление агнозии, т.е. то известное в клинике заболевание, когда предмет видится, напр., часы, что они круглые, черные, блестящие и т. д., но не вспоминается, что это за предмет, т. е. ощущение имеется, но нет представления. Представление создается, повидимому, путем дополнительно возбужденных элементов в объединяющей области. Поэтому заболевание агнозия, по всей вероятности, обуславливается разрывом связей между воспринимающей и объединяющей областью коры или функциональным расстройством определенной части объединяющей области, при помощи которой создаются представления.

Итак, у низших млекопитающих, как собака, у которых воспринимающие области, видимо, занимают всю кору, объединяющая деятельность, по всей вероятности, осуществляется главным образом периферическими пограничными участками этих областей. У высших же млекопитающих, как обезьяна, и затем у человека, воспринимающие области занимают не всю кору, а лишь определенные, вполне отграниченные территории, и у них объединяющая деятельность, по всей вероятности, является основной функцией той части коры, которая лежит между воспринимающими территориями.

7. В ы в о д ы.

1. Объединяющая деятельность коры большого мозга, как она проявляется в индивидуально-приобретенных реакциях животных (собак) на сложное внешнее воздействие, выражается в том, что комплекс дает такую реакцию, какую не могут дать компоненты отдельно или в какой-либо иной комбинации, отличной от комплекса. Кора мозга объединяет как одновременные, так и последовательные раздражения в одно целое раздражение, играющее в жизнедеятельности организма совершенно самостоятельную роль, отличную от роли компонентов.

2. Объединяющая деятельность коры большого мозга основывается на возникновении дополнительного очага возбуждения под влиянием совместного действия всех компонентов комплекса. При сочетании комплекса и компонентов с разными основными раздражениями или при сочетании только комплекса или только компонентов с основным раздражением, этот дополнительный очаг приобретает центральное значение в комплексном действии: он связывается специальными временными связями как с компонентными воспринимаящими очагами, так и с двигательными участками коры. Если комплекс регулярно сочетается с основным раздражением, а компоненты нет, тогда дополнительный очаг связывается с двигательными участками соответствующего основного раздражения путем хорошо развитых поступательных связей. Если же, наоборот, компоненты сочетаются, а комплекс нет, тогда дополнительный очаг связывается с двигательными участками путем хорошо развитых обратных связей. Если же комплекс сочетается с одним основным раздражением, а компоненты с другим, тогда дополнительный очаг связывается с двигательными участками, возбуждаемыми комплексным основным раздражением, путем хорошо развитых поступательных связей, а с двигательными участками основного раздражения компонентов путем хорошо развитых обратных связей.

3. Во всех случаях комплексное действие основывается на реальном физиологическом действии компонентов, но это действие комплекса всегда больше суммы физиологического действия компонентов, благодаря возбуждению таких нервных элементов, на которые каждый компонент в отдельности действует субминимально. Однако, в жизнедеятельности организма ком-

плексное действие только тогда приобретает самостоятельное значение, отличное от компонентных действий, если оно сочетается с таким действием организма, которое отлично от действия компонентов. В противном случае внешняя реакция организма на действие комплекса представляет алгебраическую сумму компонентных внешних реакций.

4. Опыты на собаках подтверждают то положение психологической теории образов, что физиологическое действие комплекса раздражений не равно сумме компонентных действий, что оно существенно отлично от этой суммы. Но комплексное раздражение объединяется в единое целое действие с определенной внешней реакцией, отличной от суммы компонентных реакций, не с самого же начала комплексного действия. Это устанавливается впоследствии, если комплексное действие приобретает самостоятельное значение в жизнедеятельности организма, как указано в предыдущем пункте. Но зато они не подтверждают того положения психологической теории образов, что все своеобразие компонента определяется действием целого. Правда, физиологическое действие компонента - раздражителя в коре большого мозга зависит от других одновременных или предыдущих раздражений, входящих в комплекс, но его значение в жизнедеятельности организма зависит от того, с каким основным раздражением сочетается данный компонент. Точно также наши опыты на собаках не подтверждают той идеи психологов, что можно образовать индивидуальный рефлекс на животных исключительно на чистое соотношение интенсивностей. И в этом случае мы имеем в комплексной реакции проявление деятельности дополнительных временных связей, возбуждаемых под влиянием совместного действия входящих компонентов.

XV. Заключение.

Настоящий труд об индивидуально-приобретенной деятельности ц. н. с. является первой попыткой систематического изложения основных фактов, добытых главным образом в многочисленных институтах и лабораториях СССР, с точки зрения специфических законов этой деятельности. Но ни один факт индивидуально-приобретенной деятельности не может быть более или менее убедительно выяснен физиологически, если он не

подвергался систематическому изучению с точки зрения законов этой деятельности. Вот поэтому я не нахожу, чтобы выяснение физиологической природы всех излагаемых здесь фактов было одинаково удовлетворительно. Из многочисленных фактов, изученных мною лично, одни в большей, другие в меньшей мере, были подвергнуты мною экспериментальному анализу с специальной целью уяснить их физиологическое происхождение. Кроме того, многие факты мною были взяты из работ сотрудников Павлова. Эти авторы также подвергали их некоторому экспериментальному анализу, но с другой целью, а именно, с целью полного согласования их с своеобразным учением Павлова о сложно-нервной деятельности. Отсюда моя неуверенность в правильной физиологической оценке многих фактов, в особенности тех, которые были заимствованы.

Совершенно естественно, что при дальнейшем изучении индивидуальной деятельности, многие вышеуказанные факты этой деятельности будут исследованы более подробно; при этом будут открыты в каждом явлении новые, до сих пор неизвестные компоненты. Благодаря этому могут быть найдены новые специфические законы индивидуальной деятельности или существенно видоизменены уже известные законы. При сопоставлении моего изложения этого вопроса в 1927 г. с настоящим трудом легко убедиться не только в накоплении большего фактического материала за последние пять лет, но также в том, что эти новые факты вызвали весьма важные изменения в наших физиологических представлениях насчет некоторых основных явлений индивидуально-приобретенной нервной деятельности.

Однако, как об этом свидетельствует настоящий труд, сложные явления индивидуально-приобретенной деятельности не могут быть поняты в полной мере помимо законов прирожденной деятельности. Правда, индивидуальная деятельность регулируется своими собственными законами — прежде всего законом сопряженной иррадиации возбуждения, но при анализе сложного явления индивидуальной деятельности необходимо руководствоваться не только этими специфическими законами, которым подчиняется деятельность сложного нервного сплетения высших отделов мозга, но и теми законами прирожденной деятельности, которыми регулируются нервные процессы каждого элемента этого сплетения. При установлении закономерностей ин-

индивидуальной рефлексивной деятельности мы опирались на известные законы врожденной нервной деятельности. Вследствие этого специфические закономерности индивидуальной деятельности не противоречат законам врожденной, а, наоборот, совершенно согласуются с ними, не исключают их, а включают их в себе, предполагают их. Поэтому, открытие новых законов врожденной нервной деятельности будет иметь существенное значение не только для лучшего физиологического понимания фактов индивидуальной деятельности, но и для лучшего формулирования самых законов этой деятельности.

Школы Павлова и Бехтерева устанавливают массу специфических закономерностей для толкования явлений индивидуальной деятельности. Но как уже не раз мы имели случай убедиться, эти школы не считаются совершенно с законами общей физиологии ц. н. с., а потому созданные ими закономерности находятся часто в явном противоречии с последними законами. Вследствие этого эти закономерности носят чисто гипотетический характер, пригодный только для систематизации фактов, но не для научного объяснения их.

Американские психологи-бихевиористы, которые также изучают проявления индивидуальной деятельности, большую часть открыто отказываются от применения законов общей физиологии ц. н. с., а также от создания специфических законов для этой деятельности. Они удовлетворяются простым описанием фактов и тех внешних условий, от которых эти факты зависят. Вот поэтому я считаю, что попытка, произведенная в данной монографии, чисто физиологического изложения явлений индивидуальной деятельности, должна быть признана исходным моментом в процессе создания настоящего физиологического учения о сложно-нервной индивидуальной деятельности человека и животных. Поведение человека и высших животных включает индивидуально-приобретенные элементы нервной деятельности в значительно большей мере, чем врожденные элементы. Очевидно, для научного понимания поведения чрезвычайно важно правильное понимание индивидуально-приобретенной деятельности.

Как бы слаба ни была по своим результатам настоящая попытка физиологического изложения индивидуальной деятель-

ности, я всё-таки думаю, что после этой попытки не должно быть места такому заявлению, какое делает Уотсон (137) в своей книге о поведении: „Автор (т. е. Уотсон) полагает, что всякие попытки физиологического объяснения могут только удалить психолога-бихевиориста от изучения проблемы поведения. Напр., что полезного можно извлечь, если при изучении работы каменьщика или при изучении „мысленного“ счета мы начнем строить догадки о том, что происходит в местах соприкосновения нейронов, в центростремительных частях рефлекторных дуг или в самом мускуле. Все эти вопросы заслуживают внимания, но они относятся к области физиологии и притом к тому отделу ее, который до сих пор еще не написан“.

Я полагаю, что это заявление Уотсона было бы более или менее правильно, если бы в действительности физиология нервной системы занималась только теми элементарными процессами, которые протекают в синапсах, в нервных проводниках и мышцах. Но мы видели, что физиология коры большого мозга занимается главным образом не этими процессами, а чрезвычайно сложной аналитико-синтетической нервной деятельностью, поскольку она проявляется в индивидуально-приобретенных реакциях. Эти реакции же являются одними из основных элементов поведения человека и животных. Отсюда ясно, что безусловно неправильно, когда Уотсон утверждает, что в настоящее время физиология нервной системы не может дать для изучения проблемы поведения буквально ничего полезного, что при намерении физиологически понять то или другое поведение пришлось бы пользоваться только догадками насчет соответствующих нервных процессов. Между тем в настоящее время, как аналитическая, так и синтетическая деятельность центральной нервной системы изучена в такой мере, что известными теперь законами нервной деятельности с успехом можно пользоваться при выяснении происхождения многих явлений в области поведения.

Настоящий труд об индивидуально-приобретенной деятельности как раз представляет тот отдел нервной физиологии, на котором должна между прочим основываться наука о поведении, конечно в том виде, в каком может быть написан данный отдел при современном состоянии физиологии ц. н. с.

Л И Т Е Р А Т У Р А

Журналы и издания обозначаются начальными буквами: 1) А. Б. Н.—Архив биологических наук, издан. Ленингр. Института Эксперим. Медицины; 2) А. J. P.—The American Journal of Physiology; 3) В. G. R. P.—Beitr. d. Gesellschaft d. russischen Physiologen, изд. Ленингр. общества физиологов, 4) Д. Л. Б.—диссертация из лаб. В. Бехтерева; 5) Д. Л. П.—Диссертация из лаб. И. Павлова; 6) Е. Ph.—Ergebnisse d. Physiologie; 7) F. N.-B.—Folia neuro-biologica; 8) H. N. P. Ph.—Bethe's Hand. d. normal. und Pathol. Physiologie; 9) J. Ph. Journal of Physiology; 10) J. P. N.—Journal fur d. Psychologie u. Neurologie, 11) Ж. Э. Б. М.—Журнал экспериментальной биологии и медицины; 12) М. Б. Ж.—Медико-биологический журн.; 13) Н. Р. Ф. Н.—Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, изд. Института мозга им. В. Бехтерева; 14) О. П. Н. П.—Обозрение психиатрии, неврологии и эксперим. психологии, 15) Pf. A.—Pflüger's Archiv fur d. gesamte Physiologie; 16) Q. J. E. Ph.—Quarterly Jour. of. Exr. Physiology; 17) P. Ф. Ж.—Русский физиологический журнал; 18) S. A. N. P. Schweiz. Arch. f. Neurologie u. Psychologie; 19) Т. О. Р. В.—Труды быв. Петербургского общества русских врачей; 20) Т. О. Е.—Труды Ленинград. общества естествоиспытателей; 21) Т. Ф. Л. П.—Труды физиологических лабораторий ак. И. Павлова; 22) Z. Ps.—Zeitschr. f. Psychologie (u. Physiol. d. Sinnesorg); Z. B.—Zeitschrift fur d. Biologie.

Первая цифра (жирным шрифтом!) после обозначения журнала указывает на том, последующая цифра—на страницу, а в конце дается год издания

1. **Абрамович, Ц.** и **Е. Пичугина.** Влияние общего физического утомления на сочетательный рефлекс. Н. Р. Ф. Н. 2, 172 1926.
2. **Абуладзе, К.** Влияние физического утомления на индивидуально-приобретенные или условные рефлексы. Р. Ф. Ж. 9, 169, 1927.
3. „ Анализаторская функция головного мозга голубя по отношению к различным цветам. Р. Ф. Ж. 12, 75, 1929
- За „ О сохранении звуковой дифференциации при замене одной пищево-двигательной реакции другой, на один и тот-же сигнал 2-ой съезд физиологов Закавказья и Северного Кавказа, 24-29 мая, 1931 г.

4) **Adrian, E.** Wadensky inhibition in relation to the „all-or none“ Ph. 46 384. 1913.

- 5) Agduhr, E. Studien über die postembryonale Entwicklung der Neuronen u. d. Verteilung d. Neuriten in den Wurzeln d. Spinalganglien J. P. N. 25, 463. 1920.
- 6) Азимов, Г. Условно-рефлект. деятельность тиреоидектомированного животного. Ж. Э. Б. М. т. 8, № 19, 85, 1927.
- 7) Albertoni, P. Untersuchungen üb. d. Wirkung einiger Arzneimittel auf die Erregbarkeit des Grosshirns u. s. w. Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. 15, 248, 1882.
- 7a. Александров, И. С. Материалы к изучению влияния мышечной работы на деятельность коры головного мозга собак, Р. Ф. Ж. 12, 527. 1929.
8. Amantea, G. Azione della strichnina e del fenolo sulla diverse zone della corteccia cerebrale del cane. Arch. di farm. sperim. e scienze aff. 14, 78, 1912.—Chemische Reizung der Hirnrinde des Hundes. Zentr. f. Physiol. 26, 229. 1912.
- 8a. Ambronu u. Held. Ueber Entwicklung und Bedeutung des Nervenmarks. Sitzungsbericht d. Kön. Sächs. Gesellschaft. d. Wissensch. 1895.
9. Андреев, А. Материалы к изучению функциональных изменений центральной нервной системы в старческом возрасте. Т. Ф. Л. П., 1, 93, 1925 г.
10. „ О высокой границе слуха собаки. Р. Ф. Ж. 11, 293. 1928.
11. Анохин, П. Взаимодействие клеток условного и безусловно-раздражителей в течение применения последнего. Т. Ф. Л. П. т. 2, в. 1, стр. 107, 1927.
12. „ Die Bedeutung eines lang dauernden Zusammenfallens d. beding. Reizes. Р. Ф. Ж. 11, 313. 1928 (Авто-реферат).
13. „ Фазовые изменения на фоне угасательного торможения. Т. Ф. Л. П. т. 3, в. 2-3, стр. 95. 1929.
14. „ Материалы к вопросу, не идентично-ли внутреннее и внешнее торможение. Т. Ф. Л. П. т. 2, в. 2. стр. 125. 1928.
15. Апрец, Г. Статическое состояние иррадиации возбуждения. А. Б. Н. 20, стр. 262. 1917.
16. „ Взаимодействие процессов внутреннего торможения А. Б. Н. 20, 299, 1927.
17. „ Иррадиация условного торможения. Р. Ф. Ж. 1, 1. 1917.
18. Atiëns Kappers, C. U. Weitere Mitteilung üb. Neurobiotaxis. F. N—B. 1, 509, 1908.
19. „ Die Vergleichende Anatomie d. Nervensystems. Haarlem 1921.

21. Atiëns Kappers, C. U. Ueber ein psychisches Gesetz im Gehiru-
Nedererlandsch. tijdschr. v. geneesk. Jg.
71, 1. Hälfte, № 17, 2226, 1927.
21. „ On Neurobiotaxis. A Psychological law in
structure of the nervous system. Acta
psychiatrica e neurologica, 2, 118. 1927.
23. Архангельский, В. Особенность кожно-механических ус-
ловных рефлексов при частичном раз-
дражении кожного анализатора. Т. О.
Р. В. 81, 159, 1913.
24. „ К физиологии кожного анализатора.
А. Б. Н. 22, 45. 1922.
25. „ К физиологии двигательного анализа-
тора. А. Б. Н. 22, 58, 1922.
26. Афанасьев, Н. Материалы к изучению функции лобных до-
лей. Д. Л. В. 1913.
- „ Цит. по Бехтереву: Общие основы ре-
флексологии человека. Ленинг. 1923. стр. 255.
28. Асратян Э., Алексанян А. и Барсегиан Р. Мате-
риалы по условным рефлексам у черепаха.
IV. всесоюзн. съезд физиол. 1930.
29. Бабкин, Б. Опыт систематического изучения сложно-нерв-
ных (психических) явлений у собаки. Д. Л. П. 1904.
30. „ К характеристике звукового анализатора соба-
ки. Т. О. Р. В. 77, 197. 1910.
31. „ Дальнейшее исследование нормального и по-
врежденного анализатора. Т. О. Р. В. 78, 219, 1911.
32. „ Основные черты деятельности звукового анали-
затора собаки, лишенной задних частей боль-
ших полушарий. Т. О. Р. В. 80, 203. 1912.
33. „ Внешняя секреция пищеварительных желез. Пе-
тербург. 1914. Новое издание Госиздата. 1927.
34. Baglioni, S. Zur Analyse d. Reflexfunktion d. Rückenmarks. Wies-
baden. 1907.
35. Бари, А. О возбудимости мозговой коры новорожденных жи-
вотных. Д. Л. В. 1898.
36. Баяндуров, Б. К физиологии условного торможения у
птиц. Ж. Э. Б. М. т. 4, № 10-11, 210. 1926.
37. Baschmurin A. E. и V. M. Muehlberg. Zur Frage über d.
Möglichkeit d. Bildung von bedingten Reflexen auf
die ber Hemisphäre mitextirpierten Hirnrinde gegen
überliegenden Extremitäten. V. G. R. P. 3, 1929.
38. Беляков, В. Материалы к физиологии дифференцирования
внешних раздражений. Д. Л. П. 1911.
39. Белиц, М. Об основных слюнных рефлексах. Д. Л. П. 1917.
40. Белицкий, Ю. О влиянии корковых слюнных центров на
рефлекторную работу слюнных желез. О. Л. Н. П.
1906.

41. Беритов, И. Реципрокная иннервация скелетной мускулатуры при локальном стрихнинном отравлении спинного мозга. 1-е сообщ. Т.О.Е. 41, в. 2, 245, 1910.
42. „ „ Тоже. 2-е сообщение. Т.О.Е. 42, вып. 4, 267, 1913.
43. „ „ К учению о лабиринтных и шейных тонических рефlekсах. 1-е, 2-е и 3-е сообщение. Известия Академии Наук. 1915, стр. 649, 853, 1117.
44. „ „ Об изменчивости корковых и рефлекторных двигательных реакций под влиянием искусственного повышения возбудимости в коре больших полушарий. Р. Ф. Ж. 1. 1917.
45. „ „ Учение об основных элементах центральной координации скелетной мускулатуры. Петроград. 1916.
46. „ „ О роли рефракторной фазы в деятельности нервномышечного препарата. Р. Ф. Ж. 1, 1917.
47. „ „ Общая физиология мышечной и нервной системы. Тифлис. 1922.
48. „ „ ცხოველთა ფიზიოლოგია. ტ. 1. (физиология животных, том. I). Тифлис 1920. (на груз. языке).
49. „ „ Закон сопряженной иррадиации возбуждения, как основной закон деятельности центральной нервной системы. Н. Р. Ф. Н. 2, 31. 1926.
50. „ „ ხერხემლის ცხოველთა ქცევის შედარებითი შესწავლისათვის. მოხ. I. (К сравнительному изучению поведения позвоночных животных). Известия Тифл. Университета. 10, 225, 1929 (на груз. языке)
51. „ „ Характеристика и взаимодействие прирoжденных рефлекторных актов поведения животных. I и II сообщение. Ж. Э. Б. М. Книга 22, стр. 106 и 117. 1928.
52. „ „ Тоже. 3-е сообщение. Ж. Э. Б. М. Книга 30, стр. 93. 1929.
53. „ „ О физиологических основаниях „принципа доминанты“. М. Б. Ж. 3-й год, вып. 1, 82. 1927.
54. „ „ О центральном механизме шейных и лабиринтных тонических рефlekсов. М. Б. Ж. 4-й год, вып. 3-4, стр. 106. 1928.
- 54a. „ „ ქცევითმეცნიერება, ფსიქოლოგია და დიალექტიკა (Наука о поведении, психология и диалектика). სახელგაბი. 1930.
55. Беритов, И. и О. Нивинская. Об изменении рефлекторной деятельности при локальном стрихнинном отравлении спинного мозга. М. Б. Ж. 1-й год, в. 4, 108, 1925.
56. Беритов, И. и Ш. Топурия. К физиологии поведения на сложный раздражитель. 1-е сообщение. Р. Ф. Ж. 12, 545, 1929.

57. Беритов, И. и А. Брегадзе. К физиологии поведения на сложное раздражение. 2-е сообщен. М. Б. Ж., 5-й год, в. 3, 131, 1929.
58. " " Тоже. 3-е сообщение. М. Б. Ж. 5-й год, в. 4, 83, 1929.
- 58a. " " Тоже. 4-е сообщение. М. Б. Ж., 6-й год, в. 1, 104, 1930.
59. Beritoff, J. Zur Kenntnis d. spinalen Koordination d. rhythmischen Reflexe vom Ortsbewegungstypus. Ph. A. 151, 171. 1913.
60. " Ueber die zentrale reziproke Hemmung auf Grund d. elektrischen Erscheinungen am Muskel, I, II, III, Mit. Z. B. 65, 175, 285 u. 307. 1914.
61. " Zur Kenntnis d. Erregungsrhythmik d. Nerven—u. Muskel systems. Z. B., 62, 125. 1913.
62. " On the reciprocal innervation in tonic reflexes from the labyr. a. the neck. J. Ph. 41, 147, 1915.
63. " On the mode of origination of labyr. a. cervical tonic reflexes etc. Q. J. E. Ph. 9, 199. 1915.
64. " Allgem. Charakteristik d. Tätigkeit d. Zentralnervensystems. E. Ph. 20, 407. 1922.
65. " Ueber die Reflexumkehr durch Verstärkung u. Verlängerung der peripherischen Reizung. Pf. A. 201, 445. 1923.
66. " Beitrag zur Lehre von dem Vorgang d. Reflexumkehr. Pf. A. 200, 562. 1923.
67. " Ueber die reziproke Hemmung d. Skelettmuskeln b. d. Reizung d. hinteren Wurzeln. Pf. A. 198, 604. 1923.
68. " Ueber die Hauptelemente d. Lokomotionserscheinungen etc. Pf. A. 199, 248. 1923.
69. " Ueber d. funktionelen Veränderungen d. Nervensystems bei Parabiose etc. Z. B. 78, 331. 1923.
- 70a. " Ueber d. Kontraktionsfähigkeit d. Skelettmuskels V. Mitt. Pf. A. 213, 206. 1926.
70. " Allgem. Charakteristik d. Tätigkeit d. Nerven—u. Muskelsystems. E. Ph. 23, 36. 1924.
71. " Ueber d. Neuro-psychische Tätigkeit d. Grosshirnrinde. I. Mitt. Physiol. d. individuell, erworb. Reflexe. J. P. N. 30, 217. 1924.
72. " Dasselbe II. Mitt. Physiologie d. psych. Prozesse. J. P. N. 31, 46. 1924.
73. " On the fundamental nervous processes in the cortex of the cereblar hemispheres. I. Mitt. The principal stages of the development of the individual reflexes etc. Brain. 47, 109. 1924.
74. " Dasselbe II. Mitt. On the principal elements in the arcs of the individual reflexes. Brain. 47, 358. 1924.
75. " Ueber d. sukzessiven individuellen Reflexe. J. P. N. 32, 29. 1925.

76. Beritoff, J. Ueber d. verspätenden individuellen Reflexe. J. P. N. 32, 262. 1925.
77. „ Ueber die Bildung der sukzessiven indiv. Reflexe auf zwei aufeinander folg. Reize. J. P. N. 32, 253. 1925.
78. „ Ueber die individuell-erworbene Tätigkeit d. Zentralnervensystems. J. P. N. 33, 113. 1927.
79. „ Ueber die angeborenen Reflexakten im Verhalten der Tiere. Z. B. 89, 59. 1930.
80. „ Ueber d. Entstehung d. tierischen Hypnose. Z. B. 89, 77. 1930.
81. „ On the conduction time of the nervous impulses through the central nervous system. XIII. Inter. Physiol. Congr. A. J. Ph. 90, 1929.
82. „ Du mode de production des réflexes toniques du cou et du labyrinthe. Acta oto-laryngol. 12, 468. 1929.
83. „ In Gemeensch mit Walter u. Nivinskaja. O. Ueber d. individuell-erworbene Tätigkeit d. Zentralnervensystems bei Tauben. Pf. A. 213, 370. 1926.
- 83а. И. Беритов, А. Брегадзе и А. Волынский. К физиологии поведения на ряд последовательных раздражений. 1930-31. Не напечатано.
- 83б. И. Беритов и Н. Дзидзишвили. О взаимодействии между индивидуально-приобретенными рефлексами и сознательными актами на людях. 1932. Не напеч.
84. Безпокая, М. Материалы к физиологии условных рефлексов. Д. Л. П. 1913.
85. Бехтерев, В. М. О возбудимости коры мозга у новорожденных животных. О. П. Н. П. 1898.
86. „ Объективная психология и ее предмет. Вестник психологии. 1904.
87. „ Объективное исследован. нервно-психической деятельности. О. П. Н. П. 1907, стр. 512.
88. „ О репродуктивной и сочетательной реакции в движениях. О. П. Н. П. 1908, стр. 385.
89. „ Исследование функций мозговой коры с помощью естественных сочетательных рефлексов. О. П. Н. П. 1908, стр. 478.
90. „ Основные принципы т. наз. объективной психологии или психо-рефлексологии. О. П. Н. П. 1910, стр. 577.
91. „ О применении сочетательно-двигательных рефлексов, как объектив. приемов исследования, в клинике нервных и душевных болезней. О. П. Н. П. 1910, стр. 449.
92. „ Значение исследования двигательной сферы для объектив. изучения нервно-психической деятельности человека. Русск. врач 1909, №№ 33, 35 и 36.

93. Бехтерев, В. М. Объективная психология. Выпуск 1, 2 3. 1907—1912. Петербург.
94. „ Об общих основаниях рефлексологии, как научной дисциплины. Природа 1917. № 11-12
95. „ Общие основы рефлексологии. 3-е изд. 1926.
96. „ Физиология двигательной области мозговой коры. 1887. Изд. журнала. Арх. психиатрии, невроза и суд. медицины.
97. „ Ueber d. Hauptäusserungen d. neuro-psych. Tätigkeit beim Studium derselben. Z. Ps. 60, 280. 1912.
98. „ Objekt. Psychologie od. Psychoreflexologie. Leipzig-Berlin, 1913.
99. „ Studium d. Funktionen d. präfrontalen u. anderen Gebiete der Hirnrinde vermittle d. assoziativ-motorischen Reflexe. S. A. N. P. 13, 61. 1923.
101. „ Vom Bogen d. Assoziationsreflex im Zentralnervensystem u. ihrer diagnostischen Bedeutung. Zeitsch. f. d. ges. Neurologie u. Psychologie 88, 26. 1924.
102. „ Grundsätze d. Hirnrindenarbeit. Pf. A. 212, 676. 1926.
103. Bechterew, W. u. Mislawsky N. Ueber den Einfluss der Hirnrinde auf d. Speichelsekretion. Neur. Zentral. Z.—1888;—Zur Frage üb. d. Speichelsekretion anregenden Rindenfelder. Neurol. Zentralbl. 8, 190. 1889.
104. Бирман, В. Экспериментальный сон. Д. Л. П. 1925.
105. „ Об изменении раздражительного процесса в коре головного мозга при переходе от сна к бодрствованию. Т. Ф. Л. П. 3, в. 1, стр. 71. 1928.
106. Блуменау, Л. О локализации и структуре сочетательных механизмов мозговой коры. Психоневролог. науки в СССР. Материалы 1-го Всесоюз. съезда по изучению поведения человека, стр. 361, 1930.
107. Bochefontaine. Étude experim. de l'influence exercée par la faradisation de l'écorce grise du cerveau sur quelques fonctions de la vie organique. Arch. de la physiol. norm. et pathol. стр. 161. 1896.
108. Bock, J. Die Purinderivate. Handbuch d. exper. Pharmak. von Hefster. 2, 508. 1919.
109. Bolaffio, M. u. Arton, G. Ricerche sulla fisiologia del sistema nervoso del feto umano. Arch. di scienze biol. 5, 457. 1924.
110. Болдырев, В. Образование искусств. услов. рефлексов и свойства их. 1-е сообщение. Т. О. Р. В. 72. 321. 1904—1905.

111. Болдырев, В. Тоже 2-е сообщ. Т. О. Р. В. 73, 198, 1905.
112. Брегадзе, А. К сравнительной физиологии поведения животных. Сообщ. 1. Образование пищевого индивид. рефлекса на кроликах Ж. Э. Б. М. № 33, 385, 1929.
113. " К физиологии поведения на сложное раздражение. 5-е сообщение. Изучение пищеводвигательного акта поведения на сложную световую фигуру. М. Б. Ж. 6-й год, вып. 6, стр. 483. 1930.
114. Brown, Graham T. Studies in the physiology of the nervous system. VII. Neural, balance and reflex reversal etc. Q. J. E. Ph. 4, 273. 1911.
115. " Тоже XVIII. The successive effects of the compounding of reflexes where the „pure“ reactions are abnormal in decer. preparations. Q. J. E. Ph. 7, 383. 1914.
116. " Тоже XXII—XXV. On the phenomenon of facilitation. Q. J. E. Ph. 9, 1915.
117. " On the nature of the fundamental activity of the nervous centres etc. J. Ph. 48, 18. 1914.
118. " Die Reflexfunktion des Zentralnervensystems etc. E. Ph, 13, 279. 1913.
119. " On the postural and nonpostural activities of the midbrain. Proc. Roy. Soc. B. 87. 145. 1913.
120. Brown, Gr. T. a. C. S. Sherrington. The rule of reflex response in the limb-reflexes of the mammal a. its exceptions. J. Ph. 44, 196. 1913.
121. " On the instability of a cortical point. Proc. Roy. Soc. B. 85, 250. 1912.
122. Bremer, Fr. The summation of nervous impulses. Am. Journal Phys. 90, 1929.—Contribution à l'étude du problème de la transmission neuro-musculaire. Arch. internat. de pharmacologie et de théor. 28, 300. 1930.
123. Bull, H. O. Studies on conditioned responses in fishes. I. Jour. of the Marine Biol. Assoc. of the United Kingdom 15, 485. 1928.
124. Бурмакин, В. Процесс обобщения условного звукового рефлекса у собаки. Д. Л. П. 1909.
125. Быков, К. Опыты по вопросу о царной работе полушарий. А. Б. Н. Юбил. сборник Ак. Павлова. 1925. стр. 291.
- 126а. Быков, К. М., И. А. Алексеев-Беркман, Е. С. Иванова и Е. П. Иванов. Выработка условных рефлексов на автоматич. и энтероцептивных раздражениях. III-й Всесоюзн. съезд физиол. 1928.
- 126б. Быков, К. Кортикый анализ работы внутренних органов. IV-й Всесоюз. съезд физиологов, 1930.

127. Быков, К. и Сперанский, А. Собаки с перерезанным corpus collosum. Т. Ф. Л. П. 1, 47. 1925.
128. Быков, К. в Петрова М. Латентный период условного рефлекса. Т. Ф. Л. П. 2, вып. 1, 91. 1927.
129. Быков, К. Свойство отдельных компонентов сложного (синтетическ.) раздражения. Т. Ф. Л. П. т. 1, вып. 2-3, стр. 161. 1926.
130. Быков, К., Выржиковский, С. Александров. Влияние мышечной работы на деятельность коры головного мозга у собак. Тр. II съезда физиолог. стр. 312. 1926.
- 130а. Вукow, K., J. Alexandroff, S. Wirjikowsky et A. Riel. Influence du travail musculaire sur l'activité de l'écorce cérébrale. Cpt. rend. des séances de la soc. biol. 97, 1398. 1928.
131. Былина, А. Простое торможение условн. рефл. Д. Л. П. 1910.
132. Cannon, W. The sympathetic division of the automatic system in relation to homeostasis. Arch. of. Neur. a. Psych. 22, 282. 1929.
133. Cremer, M. Die allgemeine Physiologie des Nerven. Nagel's Handbuch d. Physiol. d. Menschen. 4, 793. 1909.
134. Васильев, П. Дифференцирование температур раздражителей собакой. Д. Л. П. 1912.
135. " Влияние постороннего раздражителя на образовавшийся условный рефл. Т. О. Р. Б. 73, 389. 1906.
136. Вальков, А. Опыт изучения высшей нервной деятельности тиреоидэктомированных щенков. А. Б. Н. Юбил. сбор. Павлова, стр. 363. 1925.
137. Watson, J. Psychology from the standpoint of a behaviorist. Есть русский перевод под редакцией профессора Протопопова. 1926.
138. Введенский, Н. Об отношении между раздражением и возбуждением в тетанусе. Петерб. 1886.
139. " Возбуждение, торможение и наркоз. Петербург. 1901. — Тоже PF. A. 100, 1903.
140. " Возбуждение и торможение в рефлекторном аппарате при стрихнинном отравлении. Тр. физiol. лаборат. Петербург. универс. 1, 57. 1906.
141. " О взаимоотношениях между психо-моторными центрами. Журн. общ. охран. народ. здравия. 1897, № 1. стр. 8.
142. " Ueber eine eigentümliche Einwirkung d. sensiblen Nerven auf d. zentrale Innervation bei seiner andauernden elektrischen Reizung. F. N-V. 6. 591, 1912.

143. Виноградов, Н. Фазовыя колебания в возбудимости клеток коры головного мозга при нормальных условиях их деятельности. Т.Ф.Л.П. т. 2, в. 2, стр. 115. 1928.
144. Виноградов, М. К условиям образования доминанты. Р. Ф. Ж. 6, 47, 1925.
145. „ Доминанта и рефлекторные извращения Н. Р. Ф. Н. С. 1, 67, 1925.
146. Виноградов, М. и Г. Конрадн. Сензорная спинно-мозговая доминанта и ее развитие. М. Б. Ж., 4-й год, вып. 2, 63, 1928.
147. Wernicke. Grundriss d. Psychiatrie. Leipzig, стр. 24.
148. Wertheimer, M. Untersuchungen zur Lehre von der Gestalt. Psychol. Forschungen, 1, 47 (1922); 4, 301 (1923), Ueber Gestalttheorie. Siemposion N. 1, Erlangen 1925.
149. Вульфсон, С. Работа слюнных желез. 1898.
- 150а. Внржиковский, С. Тормозимый слабый тип нервной системы. Т.Ф.Л.П. т. 3, вып. 1, с. 57, 1928.
- 150b. Gasser, H. S. The relation of the shape of the action potential of nerve to conduction velocity. A. J. Ph. 84, 699, 1928.
- 150с. Gasser, H. S. u. J. Erlanger. The role played by the sizes of the constituent fibres of a nerve trunk in det. the from of its act. wave. A. J. Ph. 80, 522, 1927.
151. Gildemeister, M. Zur Theorie elektr. isolierter Nervenleitung. Z. B. 83, 145, 1925.
152. Goldstein, K. Die Lokalisation in der Grosshirnrinde. Н. N. P. Ph. 10, 600, 1927.
153. Goichi Hirako. Ueber d. Myelinisation in d. Grosshirnrinde. S. A. N. P. 10, 275, 1922.
154. Горн, Э. Материалы к физиологии внутреннего торможения условных рефлексов. Д. Л. П. 1912.
155. Гроссман, Ф. К физиологии следовых условных рефлексов. Д. Л. П. 1910.
156. Демидов, В. Условные (слюнные) рефлексы у собаки без передней половины обеих полушарий. Д.Л.П. 1909.
157. Дегтярева, В. К физиологии внутр. тормож. Д. Л. П. 1914.
158. Дерябин, В. К физиологии времени, как условного возбудителя слюнных желез. Д. Л. П. 1916.
159. Добровольский, В. О пищевых следовых рефлексах. Д. Л. П. 1911.
160. Добротворская. Цит. по Бехтереву. Объективное исследование нервно - психической деятельности. О. П. Н. П. стр. 12, 1907.
161. Dusser de Varenne, J. G. Exper. researches on sensory localisation in the cerebrale cortex. Q. J. E. Ph. 9, 355, 1916.

162. Ebbescke, U. Membranänderung u. Nervenerregung. Pf. A. 195, 555, 1922.
163. „ Die kortikalen Erregungen. 1919.
164. Ebbinghaus, H. Grundzüge d. Psychologie. Leipzig. 1911—1913.
165. Егоров, А. Влияние пищевых условных рефлексов друг на друга. Д. Л. П. 1911.
166. Edinger, L. Vorlesungen über den Bau d. nervösen Zentralorgane d. Menschen u. Tiere. Leipzig 1911.
167. Embden, G. Chemismus d. Muskelkontraktion u. Chemie d. Muskulatur. H. N. P. Ph. 3, H. 1, 369, 1925.
168. Embden, G. u. H. Lange. Unters. über. d. Wechsel d. Permeabilität von membranartigen Zellgrenzschichten u. seine biologische Bedeutung. Klin. Wochenschrift 3, Jahrg. 129, 1924.
169. Ерофеева, М. Электрическое раздражение кожи, как условный возбудитель работы слюнных желез. Д. Л. П. 1912.
170. „ Дополнит. данные о разрушительных условных рефлексах. Извест. Петербург. Биол. Лабора. П. Ф. Лесгафта. 15, 48, 1916.
171. Flechsig. Gehirn u. Seele. 1896—Lokalisation d. geistigen Vorgänge. Leipzig. 1896.
172. Harms, W. Morphol. u. experim. Untersuchungen an altenden Hunden. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte 71, 319, 1924.
173. Hardley, C. V. D. Transfer experiments with guinea-pigs. Brit. Jour. of Psychol., Gen. sect. 18, 189, 1927.
174. Helson, Harry. Insight in the white rat. Jour. of Exp. Psychol. 10, 358, 1927.
175. Heinz, Mar. u. Fr. Lippay. Ueber d. Beziehungen zwischen d. Unterschieds-empfindlichkeit u. der Zahl d. erregten Sinneselemente. I. Mitt. Pf. A. 218, 437, 1927.
176. Herring H. u. Sherrington C. S. Ueber Hemmungen d. Kontraktion willkürlicher Muskeln bei elektr. Reiz d. Grosshirnrinde. Pf. A. 68, 222, 1897.
177. Hermann, L. Handbuch der Physiologie, 2, H. 1, 194, 1879.
178. Herrick, C. Judson. Some reflections on the. origin a. significance of the cerebral cortex. Jour. of Anim. Behavior. 3, 222, 1913.
179. „ The amphibien forebrain. IV. The cerebral hemispheres of amblystome. Jour. Comp. Neural. 43, 231, 1927.
180. Hoerber, R. Erregung u. Lähmung als physikalisch-chemische Vorgänge. Klin. Wochenschrift. 4, Jahrg., № 28, 1925.
181. „ Physikalische Chemie d. Zelle u. d. Gewebe. Leipzig. 1922.

182. Humphrey, C. The Effect of sequences of indifferent stimuli in a reaction of the conditioned response type. *Jour. of Abnormal a. Social Psychol.* 22, 194, 1927.
183. Завадовский, Б. и М. Рохлина. Условные рефлексы у нормальных и гипертиреодизированных кур. *М. Б. Ж.* 3-й год, вып. 3, 53, 1927.
184. Завадовский, Б. и А. Зак. К вопросу о влиянии щитовидной железы на высшую нервную деятельность у собак. 3-е сообщ. *М. Б. Ж.* 4-й год, вып. 2, 15, 1928.
185. Завадовский Б., В. Захаров и М. Злотов. О влиянии щитовидной железы на высшую нервную деятельность у собак. 4-й сообщ. *М. Б. Ж.* 5-й год, вып. 3, 24, 1929.
186. Завадовский Б. и М. Злотов. О влиянии щитовидной железы на высшую нервную деятельность у собак. 4-е сообщ. *М. Б. Ж.*, 5-й год, вып. 4, 5, 1929.
187. Zawadowsky, B., G. Asimow u. W. Sacharow. Ueber den Einfluss der Schilddrüse auf die höheren Nervenfunktionen d. Hunde. *II. Mitt. Ph. A.* 223, 535, 1929.
188. Завадский, И. Материалы к вопросу о торможении и расторможении условных рефлексов. *Д. Л. П.* 1908.
189. Залманзон, А. Условные оборонительные рефлексы при локальном отравлении двигательных центров коры головного мозга стрихнином и кокаином. *Труды Института Высшей Нервной Деятельности.* Вып. 1-й. 39, 1929.
190. " К вопросу о специализации пищевого и оборонительного условных рефлексов, выработанных на сходные раздражители. *Тр. Ин. В. Н. Деят.* Вып. 1-й, 191, 1929.
191. Залкинд, А. Рефлексология и наша современность. *Н. Р. Ф. Н.* 1, 1, 1925.
192. Зельгейм, А. Работа слюнных желез до и после перерезки п. п. glossopharyngei u. linguales. *Д. Л. П.* 1904.
193. Зеленый, Г. Ориентирование собаки в области звуков. *Т. О. Р. В.* 73, 337, 1905.
194. " Материалы к вопросу о реакции собаки на звуковые раздражения. *Д. Л. П.* 1907.
195. " Условный рефлекс на перерыв звука. Доклад в *Общ. русских врачей в Петербурге.* 20 мая 1907 года.
196. " Особый вид условных рефлексов. *А. Б. Н.* 14, 458, 1909.

197. Зеленый, Г. Способность нервной системы собаки отмечать количество повторных раздражений. Т. О. Р. В. 78, 332, 1910.
198. „ Собака без полушарий большого мозга. 1-е и 2-е сообщ. Т. О. Р. В. 80, стр. 50 и 471, 1911-12.
199. „ О ритмических мышечных движениях. Р.Ф.Ж. 6, 155, 1923.
200. „ К физиологии полушарий большого мозга. Т. О. Е. 53, вып. 1, 83, 1928.
201. „ Новый метод исследования реакции животных на внешнюю среду. Р. Ф. Ж. 1. 1918.
202. „ Результаты удаления мозговых полушарий. М. Б. Ж. 6-й год, вып. 1-2. стр. 1, 1930.
203. Zeliony. G. Effets de l'ablation des hémisphères cérébraux. Revue de Médecine. 1929. № 2, стр. 191.
204. Zeliony G. u. Potireff S. Der Hund ohne Grosshirnrinde. B. G. R Ph. вып. 3, 1929.
205. Зимкин, Н. Нарушение нормального баланса в коре больших полушарий и восстановление его под влиянием кофеина и дифференцировки. Т. Ф. Л. П. т. 3, вып. 1, стр. 79, 1928.
206. Жмыхов. Цитируется по Бехтереву: Общие основы рефлексологии человека. 2-е изд. стр. 255, 1923.
207. Isayama, S. Nachweis einer übernormalen Phase d. Schluckzentrums nach d. Schluckakt. Z. B. 82, 338, 1925.
208. Иванов, Е. Образование условных рефлексов на желчеотделение. Р. Ф. Ж. 13, 281, 1930.
209. Иванов-Смоленский, А. Об экспериментальном неврозе у собаки при дифференцировании слюнных условных рефлексов, Т. Ф. Л. П. 2, вып. 1, 126, 1927.
210. „ Опыт сравнительного изучения высшей нервной деятельности у человека и у собаки. М. Б. Ж. 2-й г. вып. 3, 84, 1925.
211. „ Об анализе последовательного четырехчленного звукового условного раздражителя. Т. Ф. Л. П. 2, вып. 1, 47, 1927.
212. „ Об исследовательском или ориентировочном условном рефлексе. Р. Ф. Ж. 10, 258, 1927.
213. „ Об иррадиации угасательного торможения в звуковом анализаторе собаки. Т. Ф. Л. П. т. 1, стр. 229, 1926.
214. „ Методика исследования условных рефлексов у человека. Ленинград. 1928.
- 214а. „ Изучение действия компонентов сложного звукового раздражителя при полной выработке дифференциации. Т. Ф. Л. П. т. 3, стр. 2, 1928.

215. Израэльсон, Ж. О тонической дифференцировке сочетательно-двигательного рефлекса на кожные и мышечные раздражения. Д. Л. Б. 1913.
- 215а. Ильинский, П. Н. Образование двух сочетательно-рефлекторных дуг с одного трансформатора и т. д. Нов. в реф. и физиол. н. с. 3-й сб. 164. 1929.
216. Jordan, H. Zur Theorie der Zentrenwirkung auf Grund der Leistungen der Zentren bei d. Gastropoden. Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellschaft. 32. Jahrg. 195, 1928.
217. " Die Theorie d. Funktion des zentralen Nervensystems bei niederen Tieren. Tijdsch. d. ned. dierkund. Vereniging. 3. Serie, 1, Aufl. 2, 1928.
218. Каес. Цитируется по Edinger'y: Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane d. Menschen u. d. Tiere. Leipzig. стр. 479, 1911.
219. Kalischer, O. Zur Funktion der Schläfenlappen d. Grosshirns. Eine neue Hörprüfungsmethode beim Hunde etc. Sitzungsber. d. K. Preuss. Akad. d. Wissenschaft, Berlin VIII — IX, стр. 204, 1907.
220. " Ueber neuere Ergebnisse d. Dressurmethode bei Hunden und Affen. Berl. Physiol. Gesellschaft., 6. Febr. 1914.
221. Калмыков, М. Положительная фаза взаимной индукции, наблюдаемая в одних и тех-же нервных элементах коры головного мозга. Т. Ф. Л. П. 1, вып. 2 — 3, 213, 1926.
222. Канторович, Н. О влиянии утомления (местного физического и „умственного“) на сочетательный рефлекс. Н. Р. Ф. Н. 2, 172, 1926.
223. " Процессы возбуждения и торможения в центр. нервн. системе и алкоголь. Н. Р. Ф. Н. 3, 210, 1929.
224. Като, Gen. The theory of decrementless conduction in narcotised region of nerve. Tokyo. 1924.
225. " The further studies on decrementless conduction. Tokyo. 1926.
226. Като и его сотрудники. Explanation of Wedensky inhibition. Part. 1, A. J. Ph. 89, 471, 1929.
227. Кашеринова, Н. А. Материалы к изучению условных слюнных рефлексов на механическое раздражение кожи у собаки. Д. Л. П. 1908.
228. Kleitmann Nath. a. Crisler G. A quantitative study of a salivary conditioned Reflex. A. J. Ph. 79, 571, 1927.
229. Kochmann, M. Alkohol. Handb. d. exp. Pharmak. v. Heftter. 1, 262, 1923.
230. Коган, Б. Об иррадиации и концентрации угасательного торможения в коре больших полушарий. Д. Л. П. 1914.

231. Koehler Wolfgang. Intelligenzprüfungen an Menschenaffen. Berlin. J. Springer 1921. Есть русская перевод в изд. Коммун. Акад. Москва. 1930.
- 231a. „ / Optische Untersuchungen am Schimpansen u. an Haushuhn. Abhandig d. K. Preuss. Ak. d. Wissensch. Jahrg. 1915. Phys. math. Kl. № 3.
232. Корнилов, К. Учебник психологии. Ленинград. 1926.
233. Крепс, Е. Опыт индивидуальной характеристики экспериментального животного. Т. Ф. Л. П. 1, 118, 1925.
234. „ Положительная индукция и иррадиация торможения в коре больших полушарий. А. Б. Н. Юб. сб. Павлова 323, 1925.
235. Красногорский Н. О процессе задерживания и локализации кожного и двигательного анализатора в коре больших полушарий у собаки. Д. Л. П. 1911.
236. Крестовников, А. Н. Существенное условие при выработке условных рефлексов. Т. О. Р. В. 80, 1913.
237. „ Существенное условие при образовании условных рефлексов. Изв. Петр. Научного Института им. Лесгафта. т. 3, 1921.
238. Кржишковский, К. К физиологии условного торможения. Т. О. Р. В, 76, 1909.
239. Крыжановский, И. Условные звуковые рефлексы при удалении височных областей больших полушарий у собак. Д. Л. П. 1909.
240. Kroh, O., Goetz R., Scholl u. W. Ziegler. Weitere Beiträge zur Psychologie des Haushuhns. Z. Ps. 103 203, 1923.
241. Крылов, В. О возможности образования условного рефлекса, на раздражитель через кровь. А. Б. Н. Юб. сб. Павлова, стр. 397, 1925.
242. „ Дальнейшие материалы по изучению условных рефлексов на химические раздражители. Р. Ф. Ж. 13, в. 1, 33, 1930.
243. „ К физиологии аналитической функции коры больших полушарий. Т. Ф. Л. П. т. 2, в. 2, с. 53, 1928.
244. Куимов, Д. Механизм происхождения генерализации условных рефлексов. Т. Ф. Л. П. т. 3, в. 2—3, с. 141, 1929.
245. Кудрин, А. Условные рефлексы при удалении задних половин больших полушарий. Д. Л. П. 1910.

246. Куняев, А. Исследование обонятельных функций у собаки по методу сочетательно-двигательных рефлексов О. П. Н. П. 1912, стр. 215.
247. Купалов, П. Первоначальное обобщение и последовательная специализация кожных условных раздражителей. А. Б. Н. 19, вып. 1, 1915.
248. „ О механизме взаимодействия тормозных и активных пунктов в коре больших полушарий при функциональной мозаике. Т. Ф. Л. П. т. 3, в. 2—3, стр. 27, 1929.
249. „ Функциональная мозаика в кожном отделе коры головного мозга и ее влияние на ограничение сна. Т. Ф. Л. П. т. 3, в. 2—3, стр. 1, 1929.
250. „ О механизме функционального разграничения коры больших полушарий. 1. Т. Ф. Л. П. т. 3, в. 2—3, стр. 39, 1929.
251. Купалов и W. Horsley Gannt. О зависимости между силой условного раздражителя и величиной условного рефлекса. Т. Ф. Л. П. т. 2, в. 2, стр. 1, 1928.
252. Кунстман, К. Условные рефлексы на цепи раздражителей. Изв. Петр. Научн. Института им. Лесгафта, т. 7, 59, 1923.
253. Кураев, С. Исследование собак с нарушенными передними долями больших полушарий в позднейший послеоперационный период. Д. Л. П. 1912.
254. Лазарев, Р. Исследование по тонной теории возбуждения. 1916.—Jontentheorie der Reizung. Berlin-Leipzig. 1923.
- 254а. Laricque, L. et Legendre. Relation entre le diamètre des fibres nerveuses et leur rapidité fonctionnelle. C. R. Acad. Scient. Paris. 157, стр. 1163, 1913.
255. Ларионов, В. О корковых центрах слуха. Д. Л. Б. 1898.
256. Lashley, K. S. Brain mechanism and Intelligence. Chicago. 1929.
257. Leonov, W. Ueber die Bildung von bedingten Spurenreflexen bei Kindern. Pf. A. 214, 304, 1926.
258. Лениц, А. Условные рефлексы высоких порядков и их изучение на душевно-больных. Р. Ф. Ж. 5, 93, 1922.
259. „ Методика условных слюноотделительных рефлексов в применении к взрослым детям. М. Б. Ж. 3-й год, в. 4, С. 112, 1927.
- 259а. Лепорский, Н. Материалы к физиологии условного торможения. Д. Л. Р. 1911.
260. Леутский, К. Условные рефлексы у лягушек нормальных и лишенных больших полушарий головного мозга. 1-е сообщ. Р. Ф. Ж. 12, 235, 1929.
261. Liddell, H. S. а T. L. Bayne. The development of „experimental neurosthenia“ in the sheep during the formation of difficult conditional reflexes. A. J. Ph. 81, 499, 1927.

262. Lillie, Ralph. Factors affecting transmission and recovery in passive iron nerve modell. Jour. Gener. Physiol. 7, 473, 1925.
263. Lucas, Keith, The conduction of the nervous impulses. London. 1917.
264. Луккина, А. Воспитание сочетательно-двигательного рефлекса на сложный цветовой раздражитель Н. Р. Ф. Н. 1, 205, 1925.
265. Magnus, R. Zur Regelung d. Bewegung durch d. Zentralnervensystem I. u. II Mitt., Pf. A. 130, 1909. — III u. IV. Mitt, там-же 134, 1910.
266. „ Ueber die Beziehungen des Kopfes zu den Gliedern. Münch. med. Wochenschrift 1912, стр. 681.
267. Magnus R. u. A. de Kleyn. Abhängigkeit des Tonus d. Extremitäten von d. Kopfstellung. Pf. A. 145, 455, 1912.
268. „ Beiträge zum problem d. Körperstellung. I. Mitt. Pf. A. 165, 405, 1916.
269. Magnus, R. Körperstellung. Berlin. 1924.
270. Майоров, Ф. О влиянии продолжительности совпадения условного рефлекса с безусловным. Т. Ф. Л. П. т. 3, в. 1, стр. 125, 1928.
271. „ Zur Frage d. Beziehungen zwischen der äusseren und inneren Hemmung. Р. Ф. Ж. 11, 329, 1928.
272. Маковский, И. Звуковые рефлексы при удалении височных областей больших полушарий у собаки. Д. Л. П. 1908.
273. Meltzer, J. Schluckzentrum, seine Irradiation u. d. allg. Bedeutung derselben. Berlin 1882.
274. „ Inhibition. New-York Medical Jour. 13, 20. а. 27. May. 1899.
275. Минцовский, М. Учение И. П. Павлова об условных рефлексах в связи с историей развития и локализацией функций в центральной нервной системе. А. Б. Н. Юб. сб. Павлова, стр. 261, 1925.
276. „ Ueber frühzeitige Bewegungen, Reflexe u. muskulöse Reaktionen b. menschl. Fetus u. s. w. Schw. med. Wochenschr. 52. Jahrg № 29 u. 30, 1922.
277. „ Zum gegenwärtigen Stand d. Lehre von den Reflexen. Zürich-Berlin. 1925.
278. Michailov, S. Zur Frage über die Erregbarkeit d. motorischen Zentren in d. Hirnrinde neugeborener Säugetiere. Pf. A. 133, 45, 1910.
279. Михельсон, Н и М. Юрман. Изучение условных рефлексов, выработанных на основе различных безусловных и т. д. Тр. Института Высш. Нерв. Деятельности. Вып. 1, стр. 211, 1929.

- 279а. Миштофт, Г. Выработанное торможение искусств. условного рефлекса на слюнных железах. Д. Л. Р. 1907.
280. Монаков, С. V. Die Lokalisation im Grosshirn u. d. Abbau d. Funktion durch kortikale Herde. Wiesbaden. 1914.
281. Munk, H. Ueber d. Hörsphären d. Grosshirnrinde. Monatsch. d. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 19. Mai. 1881.
282. Мясищев, В. О типических вариациях сочетательно-двигательных рефлексов у человека. Н. Р. Ф. Н. 1, 291, 1925.
283. Нарбутович, И. К испытанию типа нервной системы. Т. Ф. Л. П. т. 3, в. 1, стр. 35, 1928.
284. " К учению о типах нервной системы. Т. Ф. Л. П. т. 3, в. 2—3, стр. 81, 1929.
285. Никифоровский, П. Фармакология условных рефлексов как метод их изучения. Д. Л. П. 1910.
286. " К физиологии времени. Р. Ф. Ж. 12, 483, 1929.
287. Николаев, П. К физиологии условного торможения. Д. Л. П. 1910.
288. Орбели, Л. Условные рефлексы глаза у собаки. Д. Л. П. 1908.
289. " К вопросу о локализации условных рефлексов в центральной нервной системе. Т. О. Р. В. 74, 1908.
290. Опарина, Н. Взаимоотношение процессов возбуждения и торможения при действии сторонних раздражителей. Н. Р. Ф. Н. 3, 197, 1930.
291. Осипова, В. Скорость образования сочетательных рефлексов у детей школьного возраста. Н. Р. Ф. Н. 2, 218, 1926.
292. Павлов, И. П. Экспериментальная психология и психопатология на животных. Междунар. медич. конгресс в Мадриде, апрель 1903; — 20-летний опыт объектив. изучения сложной нервной деятельности (поведения) животных. стр. 13, 1923.
293. " Psychische Erregung d. Speicheldrüsen. E. Ph. 3, 1 Abt. 177, 1904.
294. " The Huxley lecture on the scientific investigation of the psychical faculties or processes in the higher animals. The Lancet, № 4336, 1906; — 20-летний опыт, стр. 40.
295. " Некоторые наиболее общие пункты механизма высших отделов ц. н. с., выявляющиеся из изучения условных рефлексов. Т. О. Р. В. 75, 1908; — 20-летний опыт, стр. 54.
296. " Дальнейшие шаги объективного анализа сложно-нервных явлений и т. д. Т. О. Р. В. 77, 63. 1910; — 20-летний опыт, стр. 66.

297. Павлов, И. П. Общее о центрах больших полушарий. Т. О. Р. В. 77, 192, 1910; — 20 летний опыт, стр. 66.
298. „ Naturwissenschaft und Gehirn. E. Ph. 11, 345, 1911; — 20-летний опыт, стр. 69.
299. „ Ein neues Laboratorium zur Erforschung der bedingten Reflexe. E. Ph. 11, 357, 1911; — 20-летний опыт, стр. 78.
300. Павлов, И. П. и Беляков, В. Процесс дифференцирования раздражителей в больших полушариях. Т. О. Р. В. 79, 12, 1911; — 20-летний опыт, стр. 113.
301. Павлов, И. П. и Сатурнов, Н. Собака с раздраженным в больших полушариях кожным анализатором. Т. О. Р. В. 78, 202, 1911; — 20-летний опыт, стр. 109.
302. Павлов, И. П., Красногорский, Н. и Рожанский, Н. Основные правила работы больших полушарий. Т. О. Р. В. 78, 175, 1911; — 20-летний опыт, стр. 100.
303. Павлов, И. П. Сводка результатов опытов с экстирпацией различных участков больших полушарий по методу условных рефлексов. Т. О. Р. В. 80, 28, 1912; — 20-летний опыт, стр. 133.
304. „ Главнейшие законы деятельности центр. нервной системы и т. д. Русский врач, 1912, № 38 — 20-летний опыт, стр. 124.
305. „ Внутреннее торможение как функция больших полушарий. 1912; — 20-летн. опыт, стр. 144.
306. „ Особенная лabilityность внутреннего торможения условных рефлексов. *Verh. Klin. Wochenschrift*, 1914; — 20-летний опыт, стр. 174.
307. Павлов И. П. и Петрова М. Анализ некоторых сложных рефлексов собаки. Относительная сила центров и их заряде. 1916; — 20-летний опыт, стр. 188.
308. „ Физиология и психология при изучении высшей нервной деятельности животных. Психиатрическая газета, 1917 г., № 6 и 8. — 20-летний опыт, стр. 183.
309. Павлов И. П. и Воскресенский Л. Материалы к физиологии сна. Изв. Биол. Лабор., 16, 2, 1917; — 20-летний опыт, стр. 183.
310. „ Sur le centre de la faim. *Jour. de psychologie*. 18, 277, 1921.
311. „ Нормальная деятельность и общая конституция больших полушарий. Доклад читанный в Гельсингфорсе в 1922; — 20-летний опыт, стр. 219.

313. Павлов И. П. и Воскресенский Л. Внутреннее торможение условных рефлексов и сон. Сборник в честь А. Карпинского 1922;—20-летний опыт, стр. 226.
314. " Die Charakteristik der Rindenmasse d. Grosshirnhemisphären von Standpunkt d. Erregbarkeitsveränderungen ihrer einzelnen Punkte. S. A. N. P. 13; 568, 1923.
315. " Один из очередных вопросов физиологии больших полушарий. 20-летний опыт, 3-е издание, стр. 355, 1925.
316. " Новейшие успехи объективного изучения высшей нервной деятельности. 20-летний опыт, 3-е изд., стр. 358, 1925.
317. " Отношение между раздражением и торможением, размежевание между раздражением и торможением и экспериментальные неврозы у собаки. 20-летний опыт, 3-е изд. стр. 369 1925.
318. " Лекции о работе больших полушарий головного мозга. Госиздат 1927.
319. Павлова, А. К физиологии условного торможения. Д. Л. П. 1915.
320. Палладин, А. Образование искусств. условных рефлексов от суммы раздражений. Т. О. Р. В. 73, 393, 1906.
321. Papeth, J. Ueber die Erregbarkeit d. Hirnrinde neugeborener Hunde. Pf. A. 37, 202, 1885.
322. Парфенов, П. Специальный случай работы слюнных желез у собаки. Т. О. Р. В. 73, 30, 1905.
323. Церельцвейг, И. Материалы к учению об условных рефлексах. Д. Л. П. 1907.
324. Петрова М. К учению об иррадиации возбуждения и тормозных процессов. Д. Л. П. 1914.
325. " Основной прием раздражения условными раздражителями. А. Б. Н. 20, 1. 1916.
326. " Различные виды внутреннего торможения при особенно трудном условии. Т. Ф. Л. П. т. 1. в. 1, 1924.
327. " Борьба со сном. Труд уравнивания раздражительного и тормозного процессов. А. Б. Н. Юбил. сб. Павлова, стр. 277, 1925.
- 327а. Петрова М. Лечение экспериментальных неврозов у собаки. А. Б. Н. 25, 3, 1925.
328. " Лабораторные испытания силы нервной системы у собаки „сангвиника“. Т. Ф. Л. П. т. 2, в. 2, стр. 41, 1928.

329. Петровский, В. Материалы к положению о тождестве внешнего и внутреннего торможения. Т. Ф. Л. П. т. 3, в. 2-3, стр. 133, 1929.
330. Петропавловский, В. Методика условного мышечного тонуса и опыты его угашения. М. Б. Ж., 3-й год, вып. 2, 1927.
331. Пименов, П. Особая группа усл. рефлексов. Д. Л. П. 1907.
332. Платонов. Цитируется по Бехтереву: „Общие основы рефлексологии человека“, 1-е изд., стр. 309, 1923.
333. Подкопаев Н. К движению тормозных процессов. Т. Ф. Л. П. т. 1, вып. 1, стр. 81, 1924.
334. „ Особый случай двигательной реакции собаки в связи с развитием торможения в коре больших полушарий. Т. Ф. Л. П., т. 1, вып. 2-3, стр. 187, 1826.
- 334-а. „ Тоже в Centralbl. f. d. gesamte Neural. u. Psychiatrie, 39, 1825.
335. „ О моменте начала иррадиации тормозного процесса. А. Б. Н. Юбил. сборн. Павлова, стр. 297, 1925.
336. „ Выработка условного рефлекса на автоматический разбудитель. Т. Ф. Л. П., т. 1, вып. 2-3, стр. 195, 1925.
337. „ Методика изучения условных рефлексов. Госиздат. 1926.
338. „ Дальнейшие материалы к вопросу о восстановлении угашенного условного рефлекса своим безусловным. Т. Ф. Л. П., т. 2, вып. 1, стр. 117, 1927.
339. „ Материалы к вопросу: что делается с клетками индифферентного и условного раздражителей во время действия безусловного раздражителя? Т. Ф. Л. П. т. 2, в. 2, стр. 81, 1928.
340. Поляков, К. К физиологии обонятельного и слухового анализаторов у черепахи (*emys orfialaris*) Р. Ф. Ж. 13, вып. 2, 161, 1930.
341. Понизовский, Н. Последовательное торможение после дифференцировки и условного тормоза на разнородные условные рефлексы. Д. Л. П. 1913.
342. Попов, Н. Известия Азерб. Университета 1922, 1923—1924 г. Цитиров. по Баяндурову.
343. „ Угашение ориентировочного рефлекса у собаки Р. Ф. Ж. 3, 236, 1923.
- 343а. Попов Н. и А. Черников. Арх. теор. и практ. медиц. Баку 1923, цитирован. по Баяндурову.

344. Попов Н. и А. Черников. Об условных и безусловных рефлексах у птиц в связи с учением о доминанте. Труды 3-го Всесоюзного Съезда Физиол. 1928 г., с. 300.
345. Потехин, С. К физиологии внутреннего торможения условных рефлексов. 1911.
346. Протопопов, В. О сочетательной двигательной реакции на звуковые раздражения. Д. Л. Б. 1909.
347. „ Реакция выбора у собаки по методу сочетательно-двигательных рефлексов. Н. Р. Ф. Н. 1, 244, 1925.
348. Райт, Р. Влияние безусловного рефлекса на условный рефлекс. Т. Ф. Л. П., т. 2, стр. 87, 1928.
349. Разенков, И. К вопросу о соотношении процессов возбуждения и торможения у собаки с односторонней экстирпацией *gug. coronarius et ectosylvius*. А. Б. Н. 24, 115, 1924.
350. „ Изменение раздражительного процесса коры полушарий головного мозга собаки при трудных условиях. Т. Ф. Л. П., т. 1, вып. 1, 1925.
351. „ К вопросу о соотношении процессов возбуждения и торможения у собаки с двухсторонней экстирпацией дуг *coron. et ectosylv.* Т. Ф. Л. П., т. 1, в. 2-3, 1926.
352. Риккель, А. Влияние мышечной работы на деятельность коры головного мозга. Р. Ф. Ж. 13, 287, 1930.
353. „ Образование условных рефлексов на желчеотделение. П. Ф. Ж. 13, 268, 1930.
354. Рикман, В. Нарушение нормальной нервной деятельности собаки под влиянием сильных посторонних раздражителей. Т. Ф. Л. П. т. 3, в. 1, с. 19, 1928.
355. „ К вопросу о силе условных рефлексов, Т. Ф. Л. П., т. 2, в. 2, с. 13, 1928.
356. Рожанский, Н. Материалы к физиологии сна, Д. Л. П. 1913.
357. Розенбах, И. Влияние голодания на нервные центры. Дисс. Петербург, 1883.
358. Розенталь, И. Влияние голодания на условные рефлексy. А. Б. Н. 21, 151, 1922.
359. „ Стационарная иррадиация возбуждения. А. Б. Н. 23, 13, 1924.
360. „ К вопросу о специализации условных рефлексов. А. Б. Н. 23, 247, 1924.
361. „ Материалы к взаимоотношению раздражительного и тормозного процесса. Т. Ф. Л. П. т. 1, в. 2-3, с. 141, 1926.
362. Rogens, F. T. Studies of the brainstem. VI. The corpus striatum of the pigeon as related to various instinctive typus of behavior. Jour. of comp. Neural. 35 № 1, 1922.

363. Рогов, А. Выработки сосудистых услов. рефлексов и т. д. Р. Ф. Ж. 12, 507, 1929.
363. Розова, Л. О взаимоотношении различных видов внешнего торможения условных рефлексов. Д. Л. П.
364. Rothmann, M. Ueber die Ergebnisse der Hörprüfung an dressierten Hunden. Arch. f. Rhysiol. 1908, стр. 103.
365. Рохлина, М. Случай исключительной стойкости первичных условно-рефлекторных связей у кур. Ж. Э. Б. М. 10, № 25, 23, 1923.
366. Савич, А. Дальнейшие материалы к вопросу о влиянии пищевых рефлексов друг на друга. Д. Л. П. 1913.
- 367а. Самойлов, А. и М. Киселев. К характеристике центральных процессов угнетения. Ж. Э. М. Б. т. 5, № 15, стр. 35, 1927.
- 367б. Сатурнов, Н. Дальнейшее исследование условных слюнных рефлексов у собаки без передних половин обеих полушарий. Д. Л. П. 1911.
368. Segaar, J. Ueber die Funktion der nervösen Zentren bei Krustazeen. Zeitschrift f. vergl. Physiol. Abt. C. 10, 120, 1929.
369. Сеченов, И. Рефлексы головного мозга. Мед. Вестн. 1863.
370. Simkin, N. Die Bedeutung d. Hinzufügung eines neuen Agens bei einem chronischen Erlöschen d. bedingten Reflexes. Р. Ф. Ж. 11, 321, 1928.
371. Скипин, Г. О взаимодействии процесса внешнего и внутреннего торможения. Т. Ф. Л. П., т. 3, вып. 1, стр. 138, 1928.
372. Сперанский, А. Влияние сильных разрушительных раздражителей на собаке тормозного типа нервной системы. Т. Ф. Л. П. т. 2, в. 1, с 3, 1927.
373. Спиртов, Н. Демонстрация слюнно - секреторных мозговых центров. О. П. Н. П., 1909, с. 57.—Демонстрация собак, у которых были удалены центры слюнной секреции. О. П. Н. П. 1909, с. 120.
374. Снегирев, Ю. Материалы к учению Павлова об условных рефлексах. Клинич. монография „Практической медицины“. Петерб., январь 1911.
375. Соловейчик, Д. Нарушение нормальной деятельности больших полушарий при изменении привычных условий опыта. Т. Ф. Л. П. т. 2, в. 2, с. 61, 1928.
376. „ Состояние возбудимости корковых клеток во время действия безусловного раздражения. Т. Ф. Л. П. т. 2, вып. 2^е в. 95, 1928.
377. Соломонов, О. О тепловых условных и сновторных рефлексах с кожи собаки. Д. Л. П. 1910.
378. Steinach, E. Die Summation einzeln unwirksamer Reize als allgemeine Lebenserscheinung. II. Teil. Pf. A. 125,390, 1908.

379. Steiner, J. Die Funktion des Z. N. S. u. ihre Phylogenese. Braunschw. 1885.
380. Степанов, Г. К характеристике работы подчелюстной слюнной железы. Р. Ф. Ж. 3, 114, 1921.
381. Строганов, В. Положительная и отрицательная фаза взаимной индукции в коре больших полушарий собаки. Т. Ф. Л. П. т. 1, в. 2-3, с. 257, 1925.
382. „ Образование условного рефлекса и дифференцировки на синтетический раздражитель. А. Б. Н. Юб. сб. Павлова, с. 368, 1925.
383. „ О реакциях на столкновение противоположных нервных процессов у собаки с уравновешенным типом нервной системы. Т. Ф. Л. П., т. 2, в. 2, с. 25, 1928.
384. „ Действие условных и натуральных раздражителей при насыщении. Т. Ф. Л. П., т. 3, в. 2-3, с. 117, 1929.
385. Стукова, Я. Дальнейшие материалы к физиологии времени как условного возбудителя слюнных желез. Д. Л. П. 1914.
386. Тарханов, И. О психомоторных центрах и их развитии у человека и животных. Петербург, 1879.
387. Ten Cate, J. Essai d'étude des fonctions de l'écorce cérébrale des pigeons par la méthode de réflexes conditionels. Arch. néerland. d. physiol. de l'homme et d. anim. 8, 234, 1923.
388. Tiedemann, A. Untersuch. über d. refraktärstadium u. die Hemmungsvorgänge im Rückenmark d. Strychninfrosches. Zeitschr. f. allg. Physiol. 10, 183, 1910.
- 388a. Титченер. Учебник психологии. ч. II., с. 135, 146, 1924.
389. Тихомиров, Н. Опыт строго объективного исследования функций больших полушарий у собак. Д. Л. П. 1906.
390. „ Сила раздражения в качестве особого условного раздражителя. Т. О. Р. В. 77, 255, 1910.
391. Tolochinoff, J. Contribution à l'étude de la physiol. et de la psychol. des glandes salivaires. Forhändlingar vid Nord. Naturforskare och Läkaremötet, Helsingfors. 1902, стр. 42.
392. Топоров, И. Условные рефлексы глаза при удалении затылочных долей больших полушарий у собак. Д. Л. П., 1908.
393. Топурия, Ш. დაცვის ინდივიდუალი რეფლექსების განვითარება და დიფერენციაცია ძაღლის ლეკვებზე. (Образование и дифференциация индивидуальных оборонительных рефлексов на щенках). Изв. Тифлисск. Универс. 10, 253, 1929 (на груз. яз.)

394. Тонких, А. К вопросу об условных рефлексах у старой собаки. Т. О. Р. В. 83, 120, 1913.
395. v. Uexkull, J. Die ersten Ursachen d. Rhythmus in der Tierreihe, E. Ph. 3, Abt. II, s. 11, 1904.
396. Uznadze, D. (Узнадзе). Zur Problem d. Relationserfassung beim Tier. Arch. f. ges. Psychol. 60, 361, 1927.
397. Уфлянд Ю. (Ufland). Die natürliche Dominante beim Froschmännchen während d. Umklammerungsreflexe. Ph. A. 207, 49, 1925.
398. „ Das Hervorrufen des Beugereflexes vom Rezeptivfeld des Abwischereflexes. Ph. A. 207, 87. 1925. Тоже Р.Ф.Ж. 8, 132, 1925.
399. Уфлянд, Ю. Явления торможения при гормональной доминанте. Р. Ф. Ж. 10, 363, 1927.
400. Ухтомский, А. О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний. Т. О. Е. 41, вып. 2, 1910.
401. „ Доминанта как рабочий принцип нервных центров. Р. Ф. Ж. 6, 33, 1923.
402. „ Принципы доминанты. Н. Р. Ф. Н. 1. 60, 1925.
403. „ О состоянии возбужденца в доминантах. Н. Р. Ф. Н. 2, 3, 1926.
404. „ Парабиоз и доминанта. Сборн. „Учение о парабиозе“. Москва. 1927.
405. Vasek, Tomas. Bedingte Reflexe d. Meerschweinchens. Biol. listy. Jahrg. 12, N. 6, 435, 1927.
406. Федоров, Л. Нарушение равновесия между процессами возбуждения и торможения у возбудимого типа собаки и т. д. Т. Ф. Л. П. 3, в. 1, стр. 35, 1928.
- 406а. Феокритова, Ю. Время как условный возбудитель слюнной железы. Д. Л. П. 1912.
407. Фольборт, Ю. Отрицательные условные рефлексы. Т. О. Р. В. 77, 247, 1910.
408. Verworn, M. Die Zellularphysiologischen Grundlagen d. Gedächtnisses. Zeitschr. f. allg. Physiol. 7. 119, 1907.
409. Фридеман, С. Дальнейшие материалы к физиологии дифференцирования внешних раздражений. Д. Л. П. 1912.
410. Фролов, Ю. К физиологии зрения (о реакциях нервной системы на изменение интенсивности света), Т. О. Е. 69, в. 1, стр. 3, 1918.
411. „ О влиянии резкого изменения в составе пищи на некоторые стороны сложно-нервной деятельности животного. А. Б. Н. 21, 159, 1922.
412. „ Опыт дифференцирования следовых условных раздражителей и следовых условных тормозов. А. Б. Н. 24, 102, 1924.

413. Фролов, Ю. Ueber den Einfluss langdauernder Unterernährung auf d. bedingten Speichelreflexe. Pf. A. 207. 347. 1925.
414. „ Bedingte Reflexe bei Fischen. Pf. A. 208, 261, 1925.
415. „ О переводе следовых условных раздражителей и следовых условных тормозов в наличные условные раздражители. Т. Ф. Л. П. т. 1, в. 2—3, стр. 279, 1926.
416. „ Bedingte Reflexe bei Fischen. II. Mitt. Pf. A. 220. 339, 1928.
417. Фурсиков, Д. О соотношении процессов возбуждения и условного торможения. Р. Ф. Ж. 3, вып. 1—5, 1921.
418. „ Влияние ориентировочной реакции на выработку условного тормоза и дифференцировки. Р. Ф. Ж. 4, 248, 1922.
419. „ Влияние внешнего торможения на образование дифференцировки и условного тормоза. А. Б. Н. 22, 83, 1922.
420. „ Явление взаимной индукции в коре головного мозга. А. Б. Н. 23, в. 1—3, стр. 195. 1923.
421. „ Статическая иррадиация торможения. А. Б. Н. 23, стр. 2, 1923.
422. „ О соотношении процессов возбуждения и торможения. Т. Ф. Л. П. т. 1, в. 1, стр. 1, 1925.
423. „ О цепных условных рефлексах. Р. Ф. Ж. 4, 257, 1922.
424. „ Происхождение условных рефлексов на синтетический раздражитель. Докл. на 2 Всероссийском Психоневрол. Съезде 8 января 1922 г. в Ленинграде.
425. „ Последствия удаления коры одного полушария. 1-е сообщ. Р. Ф. Ж. 8, 80, 1925.
426. Фурсиков и Юрман, М. То-же. 2-е сообщ.: Значение коры при выработке условных рефлексов. Р. Ф. Ж. 8, 118, 1925.
427. Фурсиков, Д. То-же. 3-е сообщ. О генерализации и выработке условных рефлексов на такт. раздражение. Р. Ф. Ж. 8, 231, 1925.
- 427а. Фурсиков и Юрман, М. Значение коры головного мозга при образовании условн. рефлексов. М. Б. Ж. 1-й г., в. 1—2, с. 177, 1925.
428. Фурсиков Д. и Воскресенский Л. Условные рефлексы на тактильное раздражение при локальном отравлении коры головного мозга. М. Б. Ж. 3-й г., в. 1, стр. 90, 1927.

429. Хазен, С. О соотношении размеров безусловного и условного слюноотделительных рефлексов. Д. Л. П. 1908.
430. Чеботарева, О. Дальнейшие материалы к физиологии условного торможения. Д. Л. П. 1912.
431. Чечулин, С. Новые материалы к физиологии угасания ориентировочного (исследовательного рефлекса). А. Б. Н 23, 142, 1923.
432. Чукачев, И. К вопросу об изменении раздражительного процесса коры полушарий головного мозга собак на фоне внутреннего торможения. Ж. Э. Б. М. т. 8, кн. 20, стр. 887, 1927.
- 432а. Чучмарев З. М. Подкорковая психо-физиология. 1928.
433. Цитович, И. Происхождение и образование естественных условных рефлексов. Д. Л. П. 1911.
- 433а. " О так-назв. вазомоторных психо-рефлексах. Р. Ф. Ж. 1, 113, 1917.
434. Ziegler, H. Theoretisches zur Tierpsychologie und vergleichenden Neurophysiologie. Biol. Centralbl. 20, 1, 1908.
435. Шастин, Н. К изучению механизма индукции в коре больших полушарий у детей Р. Ф. Ж. 12, 469, 1929.
436. Шварцман, М. О некоторых особенностях торможения сочетательно-двигательной реакции. О. П. Н. Р. 1912, стр. 238 и 321.
437. Шевалев, Е. О процессе дифференцирования сочетательно-двигательного рефлекса на тактильное раздражение и о сегментальном типе распространения рефлект. возбудимости. Д. Л. Б. 1913.
438. Sherrington, C. S. (Шеррингтон). The integrative action of the nervous system. New-York. 1906.
- 438а. " Reciprocal innervation and symmetrical muscles. Proc. Roy. Soc. B. Vol. 86, 1913.
439. " Reflex inhibition as a factor in the coordination of movements and postures. Q. J. E. Ph. 6, 251, 1913.
440. " Plastic tonus a. proprioceptive reflexes. Q. J. E. Ph. 2, 100, 1909.
441. " Ninth note. Successive spinal induction. Proc. Roy. Soc. B, 77, 476, 1906.
442. " Note on the scratch-reflex of the cat. Q. J. E. Ph. 3, 213, 1910.
443. Sherrington a. Sowton S. C. M. Reversal of the reflex effect of an afferent nerve by altering the character of the electrical stimulation. Proc. Roy. Soc. B. 83, 213, 1911.
- 443а. " Remarks on some aspects of reflex inhibition. Pr. Roy. Soc. B. 97, 519, 1925.
444. Шишло, А. О температурных центрах в коре больших полушарий и о световых рефлексах. Д. Л. П. 1910.

445. Шнирман, А. К вопросу о возможности воспитания сочетательно-двигательных рефлексов путем ретро-сигнальных сочетаний. Н. Р. Ф. Н. 1, 218, 1925.
446. " Сочетательный рефлекс и доминанта. Н. Р. Ф. Н. 2, 144, 1926.
447. Schloesser, M. Untersuchungen über die Hemmungen von Reflexen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880, стр. 308.
448. Schrader, M. Zur Physiologie des Froschgehirns. Pf. A. 44, 175 1889.
449. Ющенко, А. Условные рефлексы ребенка. Госиздат. Москва 1928.
450. Эльясон, М. Исследование слуховой способности собаки в нормальных условиях и при частич. двухсторон. удалении корк. центра слуха. Д. Л. П. 1902.
451. Яковлев, В. Отдельные условные раздражители, продолжительно примененные в виде одновременного комплекса и затем снова разъединенные. Т. Ф. Л. П. т. 2, в. 1, с. 38, 1927.
-

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ.

А

Абрамович 352.
 Абуладзе 15, 27, 31, 50, 54, 353.
 Авенариус 104.
 Agduhr 118.
 Adrian 99.
 Авимов 349.
 Александров 355.
 Albertoni 341.
 Amantea 111, 129.
 Ambrogn 117.
 Андреев 59, 347.
 Анохин 88, 166.
 Анреп 39, 69, 195.
 Arton 109.
 Архангельский 40.
 Асратян 15.
 Афанасьев 58, 64, 66.

Б

Бабкин 19, 51, 52, 60, 62, 67, 210, 223,
 233, 255, 262, 263, 271, 273, 360.
 Baglioni 18, 98.
 Бари 217.
 Баяндуров 15, 22.
 Башмурин 50.
 Безбокая 195.
 Белиц 36, 195.
 Белицкий 66.
 Беляков 26, 31, 139, 290.
 Беритов 3, 12, 17, 20, 22, 31, 34, 36,
 41, 43, 45, 54, 58, 79, 88, 97, 99,
 101, 104, 109, 111, 115, 121, 129,
 139, 155, 176, 200, 203, 205, 206,
 211, 219, 228, 231, 336, 361, 384,
 393, 406, 417.
 Bethe A. 120.

Бехтерев 3, 11, 14, 61, 64, 65, 68, 71,
 79, 82, 106, 210, 212, 217, 219,
 224.
 Бирман 75, 88, 195, 201.
 Блуменау 64, 428.
 Bochefontaine 211.
 Bock 342.
 Bolaffio 109.
 Болдырев 13, 19, 262.
 Брегадзе 14, 15, 22, 26, 54, 231, 361,
 375, 395.
 Brown, Graham 16, 109.
 Bremer 115.
 Bull 230.
 Бурмакин 24, 130.
 Быков 12, 32, 162, 355.
 Былина 53, 223, 263.

В, W

Вальков 349.
 Васильев 33, 52, 58.
 Watson (Уотсон) 12, 434.
 Введенский 90, 99, 103, 418.
 Wernicke 120.
 Wertheimer 360.
 Виноградов, Н. 88.
 Виноградов, М. 98, 102.
 Воскресенский 128, 201.
 Вульфсон 13, 19.

Г

Gasser 114, 121.
 Gildemeister 114, 115.
 Goldstein 64, 428.
 Goltz 75, 211.
 Горн 76, 234, 266.
 Cotz 401.
 Гроссман 36, 75, 186

Д

Дегтярева 266.
 Демидов 110, 417.
 Дерябин 48, 67, 75, 223.
 Добровольский 36, 50, 185, 195.
 Dusser de Barenne 212.

Е

Ebbecke 118, 119, 423.
 Ebbinghaus 165.
 Edinger 116, 117, 158, 216.
 Егоров 58.
 Embden 116.
 Ерофеева 74, 75, 81, 195.

Ж

Жмыков 58.

З

Завадовский Б. 15, 22, 27, 32, 263, 350.
 Завадский 34, 52, 55, 75, 188, 234, 262,
 271, 242, 344.

Зак 350.

Залкинд 96.

Залманзон 128, 146.

Захаров 32, 350.

Зеленый 14, 18, 25, 37, 46, 51, 55, 57,
 63, 140, 226, 255, 262, 306, 359.

Зельгейм 13, 19.

Злотов 32, 350.

И, I, J

Иванов 12.

Иванов-Смоленский 33, 51, 60, 85,
 258, 360.

Isajama 101.

Израэльсон 14, 18, 40.

Ильинский 146.

Jordan 72, 99.

Jost 165.

К, С

Kaes 216.

Kalischer 162, 226.

Канторович 343, 352.

Kappers Ariens 119, 123, 252.

Carlson 331.

Kato 99.

Koehler 360, 400.

Кашеринова 18, 19, 21, 67, 255, 265,
 267, 271, 306.

Kleitmann 12, 49.

Коган 75, 195, 257.

Ковради 102.

Корнилов 96.

Kochmann 343.

Красногорский 12, 40, 55, 59, 75, 195,
 290.

Cremer 114.

Крелс 51, 83, 166, 297.

Крестовников 13, 165, 176.

Crisler 12, 49.

Кржышковский 39, 330.

Krok 401.

Крылов 12, 202.

Крыжановский 19, 21, 134.

Кудрин 63.

Кунстман 386.

Кудалов 24, 84, 116.

Л

Lapicque 121.

Ларионов 130.

Lashley 124, 423.

Legendre 121.

Ленц 14.

Леонов 36, 185, 195.

Лепорский 39, 75, 330.

Леутский 15, 230.

Lillie 114.

Lippau 415.

Lucas Keith 99.

М

Magnus 15, 200.

Майоров 33, 80.

Маковский 37.

Meltzer 79.

Минковский 116, 157, 216.

Михайлов 217.

Миславский 224.

Михельсон 13, 255.

Мяштовт 38, 39, 53.

Монаков 280.

Munk 130, 212.

Müller 165.

Мюльберг 50.

Мясищев 21, 32.

Н

Нарбутович 85, 89.
Нивинская 98.
Никифоровский 15, 46, 47, 134, 139,
340, 344.
Николаев 39, 326.

О

Оцарина 344.
Орбели 225.
Осилова 21.

П

Павлов 2, 39, 47, 59, 61, 62, 65, 69, 71,
74, 75, 77, 78, 81, 201, 210, 224,
234, 257, 262, 302, 324, 425.
Павлова 166.
Палладин 50, 360.
Paneth 217.
Петрова 32, 37, 67, 77, 89, 134, 195,
201, 225, 340.
Перельцвейг 32, 52, 67, 234, 262, 263,
265, 272.
Петровский 96.
Петропавловский 44.
Pilzecker 165.
Пименов 165, 176.
Пичугина 352.
Платонов 60, 360.
Подкопаев 52, 77, 83, 137, 166, 175,
257, 265.
Поляков 22.
Понизовский 290, 330.
Попов 15, 230.
Потехин 75, 189, 234.
Потырев 63, 226.
Протопопов 14, 20, 25, 26, 64, 66, 133,
146.

Р

Райт 175.
Разенков 86, 89—93, 291, 297.
Rayleigh 243.
Рикель 12.
Рикман 14, 87.
Рогов 12.
Rogers 228.
Рожанский 195, 197, 201, 206.
Розенталя 29, 69, 195, 345.

Инд.-приобр. деятельность.

Розенбах 346.
Розова 52, 55, 281.
Rothmann 226.
Рохлина 15, 22, 28, 350.
Руковаткина 200.

С

Савич 58, 74, 168, 223.
Самойлов 79.
Segaag 73.
Сеченов 15.
Симкин 80.
Скипин 80.
Снегирев 25, 29.
Соловейчик 32, 87, 175.
Соломонов 29, 164, 195.
Сперанский 162.
Steinach 109.
Steiner 227.
Степанов 16.
Строганов 89, 344.
Стукова 46.

Т

Тарханов 217.
Tiedemann 99.
Титченер 104.
Ten-Cate 15.
Тихомиров 224.
Толочников 15, 19.
Тонких 346.
Топоров 63.
Топурья 23, 27, 401.

У, У

Узнадзе 401, 410.
Ухтомский 79, 96—103.
v. Uexkull 72, 98.

Ф, F, V

Vasek 14.
Феокритова 46.
Verworn 119.
Flehsig 109, 427
Фольборг 39.
Фридеман 29, 31, 195.
Фролов 15, 22, 27, 36, 187, 192, 228,
345.

Фурсяков 40, 60, 68, 81, 83, 128, 162,
174, 191, 193, 195, 360.

Х, Н

Hardley 400.
Harms 348.
Heidenhain 331.
Heinz 415.
Nelson 400.
Held 117.
Hering 211.
Herrick 23, 231.
Hermann 114.
Hoeber 114, 118, 147.
Humphrey 361.

Ц, Z

Ziegler, H. 119.
Цитович 12, 20.

Ч

Чеботарева 18, 39, 330.
Чечулин 195.

Чукачев 87, 93.
Чучмарев 14, 18.

Ш, Sch, Sh

Шастина 83.
Шевалев 14, 24, 133.
Sherrington 3, 16, 18, 79, 81, 200, 211,
238, 335, 411.
Schiff 211.
Шинло 134, 195.
Schlösser 75.
Шнирман 13, 21, 96, 165, 176.
Schrader 227.

Э

Эльясон 24, 25, 55, 133, 254, 262, 290.

Ю

Юрман 13, 68, 255.
Ющенко 14, 18, 22, 297.

Я

Яковлев 60, 360.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ.

- Активное состояние по Иордану 72, 99.
- Аналитическая деятельность 358.
- Анализаторы:
понятие 58;
двигательный 59;
пределы 62;
ротовой 67.
- Баланс возбуждения и торможения 91.
- Безусловный рефлекс - определение 15.
- Биоэлектрический ток:
значение 114, 122;
происхождение 115;
условия распространения 117;
роль по Капнерсу 123;
роль по Лэшли 124;
роль в генерализ. и дифференциал. рефлекса 146.
- Внешнее торможение 71, 74.
- Внутреннее торможение:
понятие 75; и сон 76; природа торможения 78; сходство с внешним 80.
- Возбуждение стойкое 98, 99.
- Воспринимающие области 62.
- Восстановление: понятие 52;—от одного основного раздражения 260;—от друг. индивид. рефлекса 263;—от необычных раздражений 263;—при отдыхе 265; вторично-угашенного рефлекса 265;—происхождение по Павлову 266, 271.
- Временные связи: понятие 64; образование 65; постулаты—ные 136; обратные 136;—совпадающих рефлексов 159;—при обратном порядке сочетания 167, 177, 182;—в последовательном рефлексе 183;—в запаздывающем 188;—в отрицательном 190;—экспериментального сна 194;—нервные элементы 215;—вне коры 226;—у амфибий 231;—у рыб 230;—у птиц 228; изменение их при угасании 249; дополнительные в комплексном рефлексе 421.
- Временные пути 213, 225.
- Гаснущий тормоз 280.
- Генерализация: понятие 423; постепенность 24; на разных стадиях онтогенеза 27;—у людей:—новых однородных рефлексов 29;—новых разнородных 29;—вторичная 31; происхождение по Павлову 69; морфолог. основы 146;—рецепторная 126; эффекторная 127;—комплексного рефлекса 363.
- Голодание и индив. рефлексы 344.
- Гормоны и индив. рефлексы 349.
- Двигательные участки: понятие 211.
- Детерминирующие тенденции 104.
- Дифференциация: понятие 5, 25; постепенность 25;—у разных животных 26;—на разных стадиях онтогенет. развития 27; у людей 28;—однородных рефлексов 20;—разнородных 146; морфолог. основания 146;—ре-

- цепторная 131;—эффекторная 148;—комплексного рефлекса 362.
- Дифференцированное раздражение:** понятие 55; отношение к индивид. рефлексу 55, 286; происхождение отрицательного действия 289; отношение к генерализованному рефлексу 292.
- Доминанта Ухтомского:** понятие 96;—и парабноз 98;—и Dauererregung 98;—сенсорная 103;—и поведение 103. Критика первого момента 96;—второго момента 100.
- Дополнительный очаг:** возникновение 418; локализация 422; временные связи к нему 418.
- Закономерности нервной деятельности** 1—3; 429—434.
- Закон иррадиации возбуждения** 69; концентрации 70;—контрастов 81, 96.
- Закон сопряженной иррадиации возбуждения** 105;—и спинной мозг; физико-химические основания 114; морфологические основания 116.
- Запаздывающий инд. рефлекс:** понятие 33; происхождение 188; отношение посторонних раздражений 320.
- Индивидуальное раздражение** 12.
- Индивидуальные рефлексы:** понятие 11;—низших млекопитающих 14;—рептилий 14;—птиц 15;—амфибий и рыб 15;—характеристика 16;—высокого порядка 18; искусственные 19; натуральные 19; диффузный характер 27; совпадающие 31; запаздывающие 32; последовательные 35; на прекращение раздражения 37; отрицательные 38; проприоцептивные 40; ритмические 45; отношение между ними 57; необходимость коры 63; отношение к прирожденным рефлексам 331,—к фармакологическим средствам 339, к голоданию 344, к старости 336, гормонам 349 и к физической работе 352, к интеллектуальной деятельности 21.
- Индивидуальные рефлексы на комплекс одновременных звуков** 362, на сложную фигуру 375, на фигуру и звуки вместе 378, на ряд звуков 382, на соотношение раздражений 400.
- Иррадиация возбуждения:** по Павлову 69; динамическая 69; статическая—стационарная 69.
- Иррадиация внутреннего торможения** 76; динамическая 77, статическая 77.
- Комплексный рефлекс:** см. инд. комп. рефлекс; физиологические основания 416; морфологические основания 421.
- Концентрация возбуждения** 70.
- Концентрация торможения** 76.
- Методы:** инд. слюнных рефлексов 6; инд. оборонительных 7; свободных движений 8.
- Методический недостаток в работах школы Павлова:** 94.
- Натуральные инд. рефлексы** 19.
- Нейробнотаксис** 120, 252.
- Нейрофибрилли и возбуждение** 114, 120.
- Необычные раздражения:** отрицательное действие 52, 275; происхождение последнего 281.
- Образование инд. рефлекса** 4, 11;—при обратном порядке сочетания 13, 167;—с помощью старых инд. рефлексов 174.
- Обратные временные связи:** понятие 135; история вопроса 165, 175, 176.—при дифференциации 137;—совпадающих рефлексов 165, 175, 176;—отрица-

тельных рефлексов 190; — и сон 199; — и гипноз 204; — при угасании 252.

Объединяющая деятельность 357.

Однородные рефлексы 51; — образование 140; отношение друг к другу 303.

Оживление угасшего рефлекса 260, 263.

Оптогенетическое развитие индив. рефлексов 23; — прироченных рефлексов 157.

Ориентировочные рефлексы 52; — и сон 199; — и пробуждение 204; и отрицательное действие 281; и кора мозга 285.

Основное раздражение: 11, 14.

Ответные корковые центры 66.

Отводящие отделы коры 64.

Отклонение посторонних возбуждений 100.

Отрицательные инд. рефлексы: понятие 38; последовательный 39; происхождение 120; отношение к необычным 325 и к индивидуальным раздражениям 327.

Отрицательное действие необычных раздражений 52, дифференцированных раздражений 55, предыдущего основного раздражения 179, 181. Характеристика при том и другом порядке сочетания 275; происхождение 231.

Отрицательное последствие необыч. раздражений: понятие 53; характеристика при том и другом порядке сочетания 275; происхождение 281.

Отставленные инд. рефлексы 33.

Пищевой центр 223.

Последовательный индив. рефлекс: понятие 35; угасание 56; происхождение 183; отношение к необычным раздражениям 314; к индивидуальным раздра-

жениям 315; отрицательный посл. рефлекс 39.

Последовательное торможение 297.

Поступательные времен. связи: понятие 136.

Преобразование прироченных рефлексов 15, 16.

Приводные отделы мозга 64.

Пробуждение от сна 199.

Проприоцептивные инд. рефлексы: понятие 40; первичные 41; вторичные 41, 45; роль в последовательных рефлексах 187; роль в запаздыв. рефлексах 189; роль в засылании и пробуждении 200, 205; рефлекторная дуга 212.

Разнородные индив. рефлексы: понятие 57, происхождение 141; отношение друг к другу 307; нервные процессы при этом 310.

Растрожение 75, 263, 265, 271.

Рефлекс: условный 2; сочетательный 2; индивидуальный 11; двигательный 11, 14; секреторный 11, 14; прироченный 15; однородный 51; разнородный 57; встряхивания 336; чихания 336.

Рефлекс времени: понятие 46.

Рефлекторная дуга: понятие 209; инд. рефлекса по Павлову 66, по Бехтереву 66, по Бабкину 67, по Беритову 210 и 223.

Рецепторная генерализация 126; происхождение 127; вторичная 138.

Рецепторная дифференциация 126; происхождение 131; морфологические основания 146.

Ритмический инд. рефлекс: понятие 45; условия образования 41.

Синтетическая деятельность 60, 358.

- Скорость образования инд. рефлексов:** слюнного 19; двигательного 20; у людей 21; у кроликов 22; у птиц 22; у рептилий и амфибий 22; у рыб 22; и онтогенез 23.
- Скрытый период инд. рефлекса:** слюнного 31, двигательного 32, у людей 32.
- Следовой условный рефлекс** 35.
- Совпадающие рефлексы:** понятие 31; временные связи 139.
- Сон экспериментальный:** понятие 194; условия 194; происхождение 196; засыпание 199; и обстановка 201; пробуждение 204; — и гипноз 208.
- Сопряженная иррадиация** см. закон сопр. иррадиации.
- Сочетательное обобщение** 61.
- Сочетательный рефлекс:** определение и критика 2, 17, 62.
- Срыв корковой деятельности:** понятие 87; явления срыва 86—89; теории срыва по Разенкову 90; физиологический анализ 91—94.
- Старость и индивидуальные рефлексы:** 346.
- Сукцессивная индукция:** по Павлову 81; по Шеррингтону 82; положительная 82; отрицательная 82, развитие 83; противоречия 89.
- Теория образов** 360.
- Торможение:** дифференцированное 70; последовательное 83, 297; внешнее 71, 74; внутреннее 75; сопряженное 97.
- Угасание:** понятие 49; скорость угасания 50; способы угасания 51; вторичное 51, 246, 257; объяснение по Павлову 233; прирощенных рефлексов 235; роль временных связей 239; роль двигательных участков 246; роль некорковых элементов 248; происхождение 249.
- Условный рефлекс** 2, 15.
- Условный тормоз** 38.
- Утомление при угасании** 247, 254.
- Учение Павлова:** его периоды 2, противоречия и гипотетичность 4—5, 4, 30; механизм анализаторов 58; механизм временных связей 65; закон иррадиации и концентрации возбуждения 63; внешнее и внутреннее торможение 73; сукцессивная индукция 81; фазовые изменения 86.
- Фазовые изменения:** возбудимость 86; парадоксальная 86; уравнивательная 86; отсутствие фаз 87; — при дифференциации 88.
- Фармакологические средства:** бромистый натр 339; кофейн 341; стрихнин 342; алкоголь 343.
- Физическая работа и индив. рефлекс** 352.

