

Т. Н. НЕСМЕЯНОВА и Н. М. ШАМАРИНА

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ
ИЗМЕНЕНИЯХ РЕФЛЕКТОРНЫХ РЕАКЦИЙ СПИННОГО МОЗГА**

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 4 IX 1952)

Один из основных фактов, установленный И. П. Павловым при создании им учения о высшей нервной деятельности, состоит в том, что условный рефлекс является функцией высших отделов центральной нервной системы (1, 2). Между тем, в течение последних 10 лет в иностранной печати обсуждается вопрос о возможности образования условного рефлекса низшими отделами центральной нервной системы, а именно спинным мозгом. Так, Шуррагер с соавторами (3, 4), на основании данных своих экспериментов, высказывает мнение, что для образования условного рефлекса у собак необязательно наличие больших полушарий головного мозга; рефлекс можно выработать у животного при участии одного спинного мозга и даже одного из его сегментов.

Методика работы американских исследователей заключалась в подаче сочетающихся во времени двух групп электрораздражений, направленных в лапу и в хвост собаке с перерезанным спинным мозгом. В результате в ответ на раздражение хвоста начинала реагировать полусухожильная мышца задней конечности. Эту ответную реакцию, на основании ряда ее признаков, Шуррагер считает спинальным условным рефлексом. Келлог и др. (5, 6), хотя и выражают сомнение в правильности фактического материала, полученного Шуррагером, а также в его выводах, все же феномен образования спинального условного рефлекса называют самым замечательным открытием нашего времени. Правда, в последней из работ по этому вопросу (7) Келлог уже более определенно говорит о том, что полученный феномен не является условным рефлексом, но другая группа исследователей все же осталась при своем прежнем мнении. Занимаясь некоторыми вопросами физиологии спинного мозга, трудно пройти мимо указанных работ, не откликнувшись на них должной критикой.

Для получения экспериментального материала по этому вопросу мы провели 10 острых опытов на спинальных собаках. Методика их заключалась в следующем. За 2 часа до опыта собаке перерезался спинной мозг в области одного из последних грудных позвонков и отпрепаровывались обе полусухожильные мышцы. Опыт заключался в том, что наносились раздражения электрическим током в кончик хвоста и в тыльную поверхность стопы правой задней лапы. Раздражение хвоста состояло из трех коротких ударов, следующих каждый через 1 сек. после предыдущего; одновременно с последним наносился удар в лапу. Такие группы раздражений посылались с интервалами в 15, 30 и 60 сек. в течение многих часов подряд. Опыт обычно продолжался 2—3 дня, так что общее количество сочетанных раздражений достигало 3000—4000. В течение опыта обязательно систематически измерялись пороги раздражения, и

интенсивность раздражения устанавливалась и менялась соответственно последним; хвост раздражался полупороговым током, а лапа — двух- и трехпороговым током. Это являлось существенным отличием от постановки опытов Шуррагером, так как последний порогов не измерял, а критерием силы раздражения для него являлась степень сокращения полусухожильной мышцы; установленная же однажды сила тока в течение опыта им не изменялась.

В результате такой постановки опытов мы, так же как и Шуррагер, получили ответы, не свойственные спинальному животному в норме. Однако полученная в наших опытах реакция, благодаря ряду характерных особенностей, принципиально отличалась от спинального рефлекса, описанного американскими исследователями. Рассмотрим главные из них.

I. Вопреки описанной Шуррагером однозначной реакции, а именно, сокращения полусухожильной мышцы в ответ на раздражение хвоста, мы в своих опытах получили следующие варианты ответов: а) движение хвоста в ответ на раздражение лапы; б) торможение движения хвоста при одновременном раздражении лапы и хвоста; в) дополнительные движения хвоста, так называемую «отдачу», при одновременном раздражении лапы и хвоста.

Перечисленные варианты ответов получались не только на хвосте, как описано выше, но и на полусухожильной мышце конечности. Эти ответы при одинаковой постановке опытов варьировали как от опыта к опыту, так и в течение одного экспериментального дня (см. табл. 1).

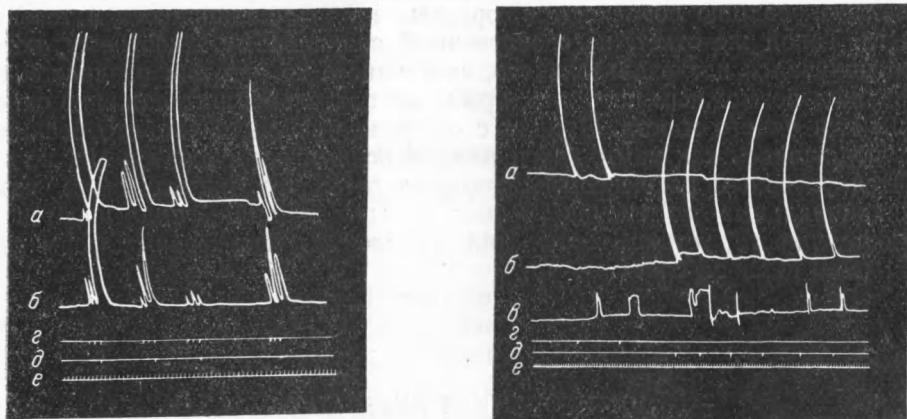
Таблица 1

Изменения характера рефлекторных реакций в течение опыта (опыт № 4 9—10 IV 1951 г.)

Продолжит. раздражения в данный день	Что раздражалось	Число данных сочетанных раздражений	Характер ответной реакции
9 IV	Контроль—правая лапа	—	Хвост не реагирует на сильное раздражение лапы
	Контроль—хвост	—	Полусухожильная мышца не реагирует на сильное раздражение хвоста
	Опыт—хвост и лапа	—	Наблюдается только ответная реакция раздражаемых органов
1 ч. 30 м.	" " " "	360	Торможение движения хвоста на третий удар
4 ч.	" " " "	690	Движение хвоста вновь появилось
6 ч.	" " " "	930	„Отдача“ полусухожильной мышцы
7 ч. 30 м.	" " " "	1230	„Отдача“ мышцы исчезла, вновь появилось торможение хвоста на третий удар
9 ч.	" " " "	1440	То же
10 IV	" " " "	1440	Наблюдаются только ответные реакции раздражаемых органов
1 ч.	" " " "	1680	Сокращение полусухожильной мышцы правой конечности в ответ на первые два удара в хвост
2 ч.	" " " "	1920	Сокращение полусухожильной мышцы правой конечности на изолированное раздражение хвоста
2 ч. 30 м.	" " " "	2040	Сокращение полусухожильной мышцы правой и левой конечности на изолированное раздражение хвоста
4 ч. 20 м.	" " " "	2480	То же
6 ч.	" " " "	2880	То же

Как видно из данных табл. 1, ожидаемая реакция полусухожильной мышцы появилась после нескольких сменявших друг друга форм ответов только на второй день опыта. Таким образом, описанный Шуррагером вид рефлекторной деятельности оказался одним из многочисленных видов нервной деятельности изолированного спинного мозга.

II. При продолжительном раздражении хвоста и лапы мы наблюдали реакцию нераздражавшихся ранее органов. Так, в том же опыте (табл. 1) через полтора часа после появления сокращения полусухожильной мышцы в ответ на раздражение хвоста начала реагировать не только мышца правой, но и левой конечности, хотя последняя в течение опыта не раз-



А

Б

Рис. 1. А — сокращения правой и левой полусухожильных мышц в ответ на первые два раздражения хвоста. Б — реакция хвоста на раздражение правой и левой лапы. а — запись сокращений правой полусухожильной мышцы, б — запись сокращений левой полусухожильной мышцы, в — запись движений хвоста, г — отметка раздражений хвоста, д — отметка раздражений правой лапы, е — отметка времени в секундах

дражалась ни разу (см. рис. 1 А). Как показали наши дальнейшие опыты на хронических животных, при продолжении усиленного раздражения в ответную реакцию вовлекается все большее число нераздражавшихся ранее органов, например мышцы брюха, спины и пр. Таким образом, характерной для динамики образования условного рефлекса первоначальной генерализации с последующей локализацией в данном случае не наблюдается; напротив, первоначально наблюдается локальная реакция с тенденцией к последующей иррадиации. Эту особенность спинального рефлекса Шуррагер считает единственным отличием от обычного условного рефлекса, но он не считает его принципиальным отличием.

III. Полученные нами данные о вовлечении в реакцию нераздражавшихся ранее органов привело к необходимости провести контрольные опыты с длительным раздражением одного хвоста или одной лапы. Надо сказать, что в начале каждого опыта проводилось контрольное определение — не наблюдается ли сразу при раздражении одного лишь хвоста сокращение полусухожильной мышцы и, наоборот, при раздражении лапы — реакция хвоста. Оказалось, что такого явления до опыта с длительным раздражением не наблюдалось ни разу. Однако в контрольном опыте после 1200 раздражений, данных в правую лапу, появилось ответное движение хвоста. Эта реакция не исчезла и за 12-часовой перерыв, а раздражение левой лапы в течение 30 мин. на второй день опыта стало также вызывать ответную реакцию хвоста (рис. 1 Б). Следовательно, оказалось, что длительное раздражение одного органа вызывает точно такую же ответную реакцию, как и сочетанное раздражение двух органов.

Это явление было нами неоднократно подтверждено в дальнейшей работе, проведенной в условиях хронического эксперимента. Шуррагер также проводил контрольные определения, но он давал всего лишь от 30 до 60 раздражений и на основании отрицательного ответа на них считал установленным отсутствие ответной реакции одного органа на раздражение другого. Как показал наш опыт, для выявления этой разницы нужно дать не 30—60, а 900—1500 раздражений.

Таким образом, в результате нашей работы было установлено, что при сочетанном во времени раздражении двух органов вместо однозначного ответа, характеризованного Шуррагером как спинальный условный рефлекс, можно получить целую серию различных ответов. При этом в ответную реакцию вовлекаются органы, не раздражавшиеся в течение опыта. Такой же ответ, не свойственный спинальному животному, который получался после длительного, сочетанного во времени раздражения, оказалось возможным получить, применяя длительное раздражение одной лапы или одного уоста. Отсюда с очевидностью вытекает, что реакция, наблюдавшаяся как нами, так и американскими исследователями, не является условным рефлексом. Надо полагать, что наблюдаемые нами функциональные изменения рефлекторных реакций укладываются в закономерности, установленные для безусловно рефлекторных форм деятельности нервной системы.

Поступило
25 VIII 1952

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ И. П. Павлов, Полн. собр. тр., 4, 1951. ² И. П. Павлов, Полн. собр. тр., 3, кн. 2, 1951. ³ P. S. Shurrager, E. Culler, J. Exp. Psychol., 26, 2 133 (1940), ⁴ P. S. Shurrager, H. C. Shurrager, *ibid.*, 36, 4, 347 (1946). ⁵ W. H. Kellog, N. H. Pronko, J. Deese, Science, 103, 2662 (1946). ⁶ W. H. Kellog, J. Deese, N. H. Pronko, M. Feinberg, J. Exp. Psychol., 37, 2, 99 (1947). ⁷ J. Deese, W. Kellog, J. Comp. Physiol. Psychol., 42, 3, 157 (1949).