

ФИЗИОЛОГИЯ

Л. В. ЛОБАНОВА

**УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ
ПОСЛЕ ВЫКЛЮЧЕНИЯ ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ КОНЦОВ
ЗРИТЕЛЬНОГО И ОБОНЯТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРОВ***(Представлено академиком К. М. Быковым 3 IV 1954)*

Известно, что И. П. Павлов придавал большое значение результатам опытов, проведенных В. С. Галкиным ⁽⁴⁾ в лаборатории А. Д. Сперанского, а затем повторенных К. С. Абуладзе ⁽¹⁾ в лаборатории И. П. Павлова. Одномоментное лишение собак зрения, слуха, обоняния, по данным указанных исследователей, вызывало у животных длительный сон (23—23,5 часа в сутки), т. е. фактически почти полное угнетение высшей нервной деятельности. И. П. Павлов ⁽⁶⁾ неоднократно высказывал предположение, что те или иные последствия ограничения раздражений, поступающих в кору головного мозга, могут зависеть от следующих двух факторов: от способа выключения рецепторов — одновременного или последовательного — и от типологических свойств нервной системы животного.

Учитывая эти указания И. П. Павлова, мы начали исследование в лаборатории Э. Ш. Айрапетьянца ⁽²⁾ условно-рефлекторной деятельности собак после поэтапного выключения периферических концов дистантных анализаторов, начав с изучения корковой динамики животных, лишенных зрительного рецептора (энуклеация). У всех подопытных собак выключение периферического конца зрительного анализатора сопровождалось более или менее значительным, в зависимости от типа нервной системы собак, снижением тонуса коры, что выражалось в падении величины условных, а иногда и безусловных рефлексов, растормаживанием дифференцировок. Затем у разных собак в разные после энуклеации сроки наступало восстановление условно-рефлекторной деятельности. В ряде случаев условные рефлексы даже превышали дооперационную норму, чаще всего увеличивался рефлекс с обонятельного анализатора. Наблюдалось усиление дифференцировочного торможения в кожном анализаторе. В период нормализации условно-рефлекторной деятельности имело место усиление безусловно-рефлекторного влияния длительного механического раздражения желудка на величину положительных условных рефлексов ⁽³⁾.

В настоящей работе представлены результаты исследования высшей нервной деятельности слепых собак после дополнительного выключения у них периферического конца обонятельного анализатора. Обонятельный анализатор выключался перерезкой обонятельных нервов. Операция проводилась по способу В. С. Галкина ⁽⁴⁾.

Работа проводилась на 4 собаках по секреторно-пищевой методике. У 2 собак (Бобик, Бек) имелись условные рефлексы на вентилятор, касалку на бедре (+), касалку на груди (—), пассивный подъем левой задней лапы (+), подъем правой задней лапы (—). У 2 других собак (Серый, Черный), помимо указанных, имелся еще рефлекс на механиче-

ское раздражение желудка. Раздражители давались в стереотипе с интервалом в 5 мин.

О полноте выключения обоняния у собак мы судили по отсутствию положительной двигательной реакции на различные пищевые вещества и по невозможности образовать условный пищевой рефлекс на запах тимола, вещества чисто ольфактивного.

У всех оперированных нами собак, несмотря на полное выключение обоняния, после перерезки обонятельных нервов сохраняется реакция «принюхивания», а у некоторых собак она становится даже более интенсивной. После выключения обонятельного анализатора наблюдается некоторое снижение сutoчной двигательной активности.

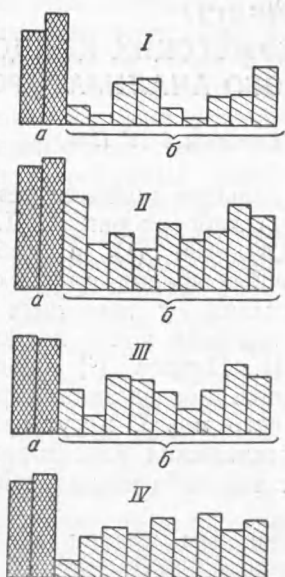


Рис. 1

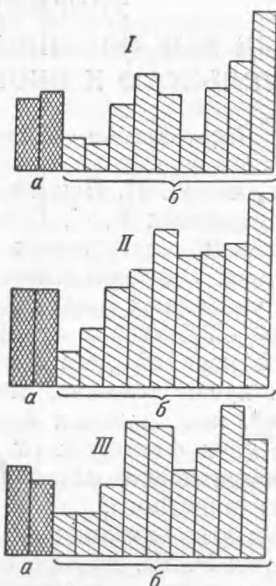


Рис. 2

Рис. 1. Положительные пищевые условные рефлексы после выключения обонятельного анализатора у собаки Серый. Операция произведена через 1 мес. после энуклеации. Каждый столбик — средняя величина условных рефлексов за одну неделю, а — до операции (контроль за 2 недели), б — после энуклеации. I — условные рефлексы на механическое раздражение желудка, II — на вентилятор, III — на касалку, IV — на запах мяты, V — на подъем лапы

Рис. 2. Положительные пищевые условные рефлексы у собаки Бек после выключения обонятельного анализатора. Операция производилась через 9,5 мес. после энуклеации. I — условные рефлексы на вентилятор, II — на касалку, III — на подъем лапы. Остальные обозначения, как на рис. 1

Результаты исследования на отдельных собаках таковы. У собаки Серый, с сильным типом нервной системы, выключение обонятельного анализатора было произведено через 1 мес. после выключения зрительного (см. рис. 1). Нарушения в условно-рефлекторной деятельности этой собаки наблюдались более значительные, чем после выключения зрительного анализатора, и выражались в снижении величины всех положительных условных рефлексов, в растормаживании дифференцировок. Значительно заторможенным оказался условный интероцептивный рефлекс с желудка. В течение 10 недель после операции его средняя недельная величина несколько раз снижалась до 4—12% от среднего уровня нормы и только 1 раз, на 10-й неделе, достигла 50% нормы. После операции

рефлексы на подъем лапы и касалку колебались у 50% среднего дооперационного уровня.

Судя по снижению величины всех положительных рефлексов, а также по кофейновой пробе, после перерезки обонятельных нервов имело место снижение силы раздражительного процесса. Доза кофеина 0,8 г, в норме являвшаяся для собаки предельной, после энуклеации и перерезки обонятельных нервов стала запредельной, вызывая сильное двигательное возбуждение вследствие торможения коры и положительного индуцирования подкорки. Через 2,5 мес. после операции рефлексы так и не восстановились.

У собаки Бек, также принадлежавшей к сильному типу нервной системы, перерезка обонятельных нервов была произведена только через 9,5 мес. после энуклеации (см. рис. 2). В первую опытную неделю снижения величины условных рефлексов в процентах от среднего уровня нормы выразилось в следующих цифрах: рефлекс на касалку 65%, на вентилятор 56%, на подъем лапы 49%. На 3-й неделе все условные рефлексы либо достигли нормы либо вплотную приблизились к ней; на 4-й — все рефлексы стали превышать средний уровень нормы. Дифференцировка с кожного анализатора, которая до операции была почти все время абсолютной, после выключения обоняния растормозилась. Дифференцировка с двигательного анализатора, которая и до операции была очень плохой, после операции, вследствие снижения величины положительных условных рефлексов, растормозилась еще больше. Далее, по мере восстановления положительных условных рефлексов, стало наблюдаться улучшение дифференцировки.

У Бобика между первой и второй операциями, так же как и у Бека, прошло 9,5 мес. Бобик принадлежал к относительно более слабому типу нервной системы. Для него предельной дозой кофеина было 0,5 г, для Бека — 0,8 г. Период ослабления условно-рефлекторной деятельности у этой собаки был более продолжительным (см. рис. 3). Восстановление протекало значительно медленнее, чем у Бека. На 14—17-й неделе после операции рефлексы лишь незначительно превышали норму. Дифференцировки с кожного и двигательного анализатора растормозились в период ослабления положительных условных рефлексов, позднее пришли к состоянию дооперационной нормы.

Безусловно-рефлекторное тормозящее влияние длительного механического раздражения желудка на величину положительных условных рефлексов осталось таким же, каким было после выключения зрительного анализатора, т. е. увеличенным по сравнению с нормой.

Еще более резкие нарушения наблюдались у собаки Черный — слабого типа нервной системы. У нее выключение обонятельного анализатора было произведено через 4,5 мес. после энуклеации. Резко изменилась не только условно-рефлекторная деятельность в камере, но и общее поведение животного. Собака перестала обнаруживать положительную двигательную реакцию на голос экспериментатора. При приближении экспериментатора, как и любого постороннего лица, собака настораживалась, поворачивала голову в сторону входящего, оскаливала зубы, рычала, а при попытке дотронуться до нее кусалась. Ранее выработан-

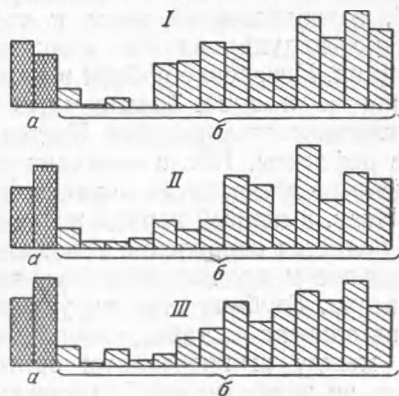


Рис. 3. Положительные пищевые условные рефлексы у собаки Бобик после выключения обонятельного анализатора. Операция произведена через 9,5 мес. после энуклеации. Обозначения те же, что на рис. 2

ные временные связи, определявшие положительную реакцию животного на экспериментатора, оказались заторможенными. На 10-й день после операции собака не реагировала адекватной пищевой реакцией на звук кормушки, от подносимой к ее носу миски с сухарным порошком отворачивалась. Оставшись одна в камере, приходила в состояние сильнейшего двигательного возбуждения, пыталась вылезть из лямок, грызла резиновые трубки, срывала лапой слюнной баллончик. Условные двигательные и секреторные реакции на все сигналы отсутствовали. Постепенно общее возбуждение сменялось глубоким торможением, собака низко опускала голову, прислонялась к кормушке, стояла неподвижно. В таком состоянии она не реагировала на кличку и другие экстренные раздражители. Кратковременное торможение вновь сменялось сильным возбуждением, и так несколько раз в течение опыта.

Агрессивная реакция Черного перед опытом и двигательное возбуждение во время опыта являются результатом положительной индукции на подкорку со стороны ослабленной, заторможенной коры. Незначительные звуковые и кожные раздражения, которые при нормальной деятельности коры вызывали только ориентировочный рефлекс, в условиях ослабленной, заторможенной коры и соответственно расторможенной, положительно индуцированной подкорки вызывают неадекватные защитные реакции. Поведение собаки в камере отражало различные фазы гипнотического состояния. Только через 2 недели после операции собака стала реагировать на кормушку. Постепенно начали восстанавливаться и условные рефлексы. После операции прошло уже более 3 мес., рефлексы еще далеко не достигли дооперационной нормы.

Итак, в первый период после выключения обонятельного анализатора наблюдается ослабление условно-рефлекторной деятельности более значительное и продолжительное, чем после выключения зрительного анализатора. Глубина этих нарушений и скорость последующего восстановления зависят от типа нервной системы подопытных животных и от сроков между выключениями зрительного и обонятельного анализаторов. Вслед за нормализацией условно-рефлекторной деятельности рефлексы с кожного, двигательного и звукового анализаторов начинают значительно превышать дооперационную норму.

Лаборатория интероцептивных условных рефлексов
Института физиологии им. И. П. Павлова
Академии наук СССР

Поступило
20 III 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ К. С. Абуладзе, Тез. докл. Совещ. по пробл. высш. нервн. деятельн., 1937. ² Э. Ш. Айрапетьянц, Высшая нервная деятельность и рецепторы внутренних органов, Изд. АН СССР, 1952. ³ К. М. Быков, Кора головного мозга и внутренние органы, Медгиз, 1947. ⁴ В. С. Галкин, Арх. биол. наук, 30, в. 1—2 (1933). ⁵ Л. В. Лобанова, ДАН, 96, № 5 (1954). ⁶ Павловские среды, 2, 3, Изд. АН СССР, 1949.