



А. А. БИРЮКОВ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ
ФИЗИОЛОГИЯ
НЕРВНОЙ
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

МЕДСМЗ • 1960

Д. А. БИРЮКОВ

612

Б - 644

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

(НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОСНОВ ТЕОРИИ
МЕДИЦИНЫ)



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
МЕДГИЗ
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ. 1960

УФ

241 - 2

КАЖЕПНТОМОЕ
НОНДЕН КИТОМБНФ
НТОНАЕТРЕД

Рекомендовано к печати
редакционно-издательским советом Академии
медицинских наук СССР

АУДИ

СМ

ИЗДАТЕЛЬСТВО МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Москва

1974

ВВЕДЕНИЕ

Необходимой теоретической предпосылкой для подъема медицинской науки, а также для сельскохозяйственных наук является развитие биологии.

(Н. С. Хрущев. О контрольных цифрах развития народного хозяйства СССР. Тез. докл., Госполитиздат, 1958, стр. 105)

Американский профессор социологии Каплан задал мне как-то вопрос: чем отличается работа советских научных учреждений от американских. До нашей встречи Каплан подробно ознакомился с рядом исследовательских учреждений Москвы и, задавая мне вопрос, подчеркивал, что в этих институтах работают так же, как и в Америке.

Я ответил, что в технике исследования, приемах изучения, вероятно, есть много общего, но в методологическом подходе и в обобщениях наблюдений, бесспорно, имеется немало расхождений. Коренное различие связано с полным расхождением мировоззрений.

В дальнейшей дискуссии с ним я указал на факты, свидетельствующие о стремлении многих американских ученых уйти от методологического осмысливания изучаемых фактов.

Наоборот, для советских физиологов характерно неуклонное стремление бороться за высокий идеологический уровень выдвигаемых ими на основании полученных фактов гипотез и теорий. Основой для этого являются марксистско-ленинская методология и передовое материалистическое учение И. П. Павлова.

Один из американских исследователей Лик (Leak, 1956), побывавший в Советском Союзе и ознакомившийся с основными физиологическими лабораториями Москвы и Ленинграда, в опубликованном отчете о поездке сделал примечательное заключение, что «советские физиологи весьма энергичные ученые и принципиальные мыслители, хотя они и близко придерживаются канона (разрядка моя.— Д. Б.) И. П. Павлова». Такое

суждение весьма типично для мышления некоторых зарубежных ученых, не понимающих, что «проницательность» советских физиологов порождена именно близостью к павловскому учению и тем, что они опираются на материалистическую марксистскую философию. Ссылка же некоторых из них на то, что павловское учение в СССР распространено в силу того, что ему придается значение политической доктрины, явно несостоятельна.

Недавно американский ученый Саймонсон (Simonson, 1959) в журнале «Circulation» снова вернулся к этому вопросу. Саймонсон критикует одну из моих статей, посвященную анализу американской физиологии, представленной в докладах на XIX Международном конгрессе физиологов, напечатанную в 1954 г. В этой статье между прочим отмечено, что у американских физиологов вопросы исследования необычайно измельчены. Подавляющее большинство их не открывает дальнейших перспектив изучения и не может разрастись в оригинальные научные проблемы. Лишенные правильных методологических основ эти исследования ограничены рамками чисто эмпирических исканий.

«Очевидно,— пишет Саймонсон,— Бирюков, как и русские ученые вообще, хотел бы, чтобы павловские концепции были приняты во всем мире. Это означало бы общемировое единообразие мышления, подхода и интерпретации, что доминирует в России. В конечном счете, всеобщее принятие какой-либо одной концепции Павлова или какого-либо другого физиолога затормозило бы научный прогресс, так как борьба различных теорий является одним из основных источников этого прогресса». Несколько дальше Саймонсон указывает: «В связи с тем, что значительный процент работ, доложенных на конгрессе американскими авторами, был посвящен кардиоваскулярным исследованиям, критика Бирюкова относится преимущественно к этим аспектам. Отмечая высокий уровень техники и методов, Бирюков сожалеет о бедности идей в работах американских физиологов».

Для того, чтобы обеспечить себе устойчивую позицию в дискуссии, Саймонсон подробно излагает написанную Э. Жд. Бoringом (Boring, 1942) книгу «Ощущение и восприятие в экспериментальной психологии».

Остановливаясь на XVI главе этой книги, трактующей о прогрессе науки, Саймонсон приглашает читателя рассмотреть несколько ее тезисов. Мы ограничимся лишь одним. Он, по моему, достаточно убедителен. «Общественные взгляды также сдерживают мысль. Здесь мы имеем влияние школ... Члены группы преувеличивают единство своих взглядов и склонны отвергать или, по крайней мере, недооценивать тех, кто находится вне группы. Внутри школы единомыслие облегчено. Лабораторная атмосфера во многом предопределяет то, каким должен быть ответ на вопрос и лабораторная атмосфера зачастую распространяется из основной лаборатории на ее филиалы. Не мо-

жет быть сомнения, что всякий дух времени проявляется и в местных тенденциях, которые определяют, какую теорию вы должны применять к результатам, полученным экспериментальным путем или даже как вы должны записывать свои данные».

Эти более чем двусмысленные высказывания становятся явно недоброжелательными, когда Саймонсон, оговариваясь, что Боринг не имел в виду русских экспериментальных работ, все же адресует их нашей науке. «По-видимому, в России развился иной дух времени,— пишет он,— на основе иной социальной структуры, облегчающей слияние всех существовавших ранее школ мышления в единую школу мышления огромного масштаба. То обстоятельство, что многие важные посты в экспериментальной медицине в России в последние два десятилетия занимались или занимаются бывшими сотрудниками Павлова, несомненно явилось дополнительным фактором. Павловская концепция, стимулировавшая проведение в больших масштабах исследований, относящихся к нервной регуляции, задержала развитие других областей: кардиоваскулярной физиологии и патологии, например, разработку новых методов исследования в этих областях».

Здесь Саймонсон случайно или по убеждению спутывает два обстоятельства: вопросы идеологические и организационные. Не он, а советские физиологи и уже давно отметили некоторые организационные недочеты, приведшие к известному отставанию в развитии некоторых отделов физиологии, в том числе и указанных Саймонсоном. Однако никто из них не видел в этом причин идеологических. Саймонсон же, опираясь на Боринга, корень «зла» ищет в идеологии советских ученых.

Советский читатель немало бы удивился, если, дискутируя с Борингом и Саймонсоном, узнал, что всеми советскими физиологами руководят не факты, а предвзятая (по Борингу) теория. Разве не И. П. Павлову принадлежат слова: «Перед господином фактом снимите шляпу». Но вместе с тем именно Павлов приглашал не быть «архивариусом фактов», а, изучая и тщательно объективно (в этом душа павловского метода!) анализируя их, осмысливать материал собранных наблюдений с тем, чтобы на основе этого прийти к теоретическим заключениям.

Другое дело, и это может быть неприятно отдельным американским ученым, что мы строим материалистическую теорию, используя все наше богатство идейного вооружения, которое мы черпаем из сокровищницы идей философии — марксизма-ленинизма.

Нельзя не отметить попутно своеобразия мышления некоторых американских ученых. Оно проявляется в необъективной и не интернациональной оценке заслуг тех или иных выдающихся деятелей науки. Так, Саймонсон не заметил, что в отдельных номерах критикуемого им Физиологического журнала СССР в статьях, принадлежащих критикуемому им автору, высказы-

вались самые положительные заключения о ряде концепций, ставших основой «общемирового единообразного мышления».

Назову в качестве примера статьи лишь последних лет: Уильям Гарвей — основатель физиологии, т. III, X, 1957; К 75-летию со дня смерти Ч. Дарвина, т. III, X, 1957; К 100-летию со дня рождения Ч. С. Шерингтона, т. IV, X, 1958 г.

Возникает вопрос — почему же в этих случаях выражения глубокого уважения к идеям и труду ученых, создавших действительно общемировые концепции, внимание Саймонсона не было привлечено к страницам Физиологического журнала? Тогда как критика некоторых американских исследователей и высказанное сожаление о том, что они игнорируют прогрессивные концепции русской физиологической школы Сеченова — Павлова вызвало его энергичную отповедь?

Мы убеждены, что это случилось в результате невыполнения рекомендации, которую справедливо предлагает сам же Саймонсон. Говоря о сотрудничестве американских и русских ученых, он подчеркивает, что «сотрудничество возможно только при взаимном уважении мнений, даже когда имеются расхождения в фундаментальных концепциях» (стр. 490).

В упомянутой беседе со мной проф. Каплан вынужден был согласиться, что Павлова в США принимают в методическом, но не методологическом аспекте. Безошибочно можно утверждать, что главное в характеристике советских ученых относится к постоянному стремлению методологического осмысливания наблюдаемых фактов. Это преемственно характеризует русскую науку вообще. В этом отношении можно было бы привести немало примеров даже из истории дореволюционной науки в России.

Ни в одной стране нельзя найти примера такого идейного содружества науки и философии, которое мы имеем в России на примере Н. Г. Чернышевского, Н. А. Добролюбова, А. И. Герцена, с одной стороны, И. М. Сеченова, К. А. Тимирязева, И. И. Мечникова, И. П. Павлова — с другой. Можно утверждать, что ни в одной из зарубежных стран идеологические судьбы науки не волновали так страстно и близко ученых, как наблюдаем мы это у нас.

В подтверждение высказанных выше мыслей сошлюсь на один лишь выразительный пример дискуссий в связи с работами и книгами А. Д. Сперанского — дискуссию, организованную во Всесоюзном институте экспериментальной медицины летом 1937 г. Изучая материалы этой дискуссии, в которой приняли участие наиболее выдающиеся ученые страны, мы убеждаемся в том, что основным ее фоном являлись вопросы методологические. Это был спор между мировоззрениями прошлого и нашего столетия.

Основные черты методологии медицины XIX в. должны быть охарактеризованы как механистические взгляды. Поэтому не

случайно одним из центральных вопросов дискуссии была проблема качества в патологии. Я убежден, что вопрос этот остается основным и для современной медицины.

В моей личной научной деятельности он неизменно привлекал внимание, начиная еще с начальных шагов исследований, когда факты поставили меня перед очевидной необходимостью считаться с качественными особенностями в работе слюнных желез человека по сравнению с животными. Этот цикл наблюдений и предопределил, по существу, возникший у меня уже тогда интерес к сравнительно-физиологическому анализу, чему и была посвящена одна из глав монографии (1935), подытоживавшая результат работ того периода.

Возвращаясь к упомянутой дискуссии по книге А. Д. Сперанского и оценивая ее содержание двадцать с лишним лет спустя, мы можем безошибочно указать те недочеты спора, которые препятствовали дискутантам договориться между собой.

Я имею в виду отсутствие эволюционного подхода у споривших к решению выдвигаемых вопросов. Даже Л. А. Орбели, принимавший участие в диспуте, не касался этой темы. Это и неудивительно, так как в те годы лишь зарождались в физиологии и именно у нас в стране идеи эволюционной физиологии.¹

Л. А. Орбели в одном из своих докладов говорил: «Я позволю себе утверждать, что пришло время, чтобы эволюционный принцип не просто являлся руководящим для развития работ по физиологии, но как результат тех успехов, которые достигнуты в целом, к настоящему времени возникла бы самостоятельная дисциплина — эволюционная физиология» (1958, стр. 8).

Мы глубоко убеждены, что биологической основой теории медицины, которая будет создана, являются эволюционная морфология, эволюционная физиология и сравнительная, эволюционная патология.²

С этих позиций и написана предлагаемая книга. Изложенное в ней характеризует итог отрезка нашего научного пути, который связан с обоснованием экологического подхода к изучению нервной деятельности.

Наиболее существенным в нем является тот факт, что, начав когда-то исследование в плане биологическом, мы пришли затем к необходимости выдвигать для исследования некоторые вопросы медицинской теории.

¹ Еще в 1908 г. Кейт Люкас (Lucas) высказывал сожаление, что эволюционный принцип, столь плодотворно использованный в морфологии, почти не применяется в физиологии. Он подчеркивал необходимость эволюционного подхода к изучению функций. Однако и много позже высказывания, подобные этим, не стали обычным приемом мышления физиологов и в этом смысле эволюционная физиология в 30-х годах действительно лишь зарождалась.

² Подробнее об этом см.: Д. А. Бирюков и В. П. Михайлов. Эволюционно-морфологическая и физиологическая основа развития медицины за советский период, 1957.

Упомянутая выше дискуссия по книге А. Д. Сперанского была одной из наиболее крупных, на которой в центре внимания стояли вопросы теории медицины. Любые научные дискуссии имеют преходящую историческую ценность, но они всегда знаменуют этап в поступательном развитии знаний и являются стимулом к постановке новых экспериментов. Содержание настоящей книги отнюдь не претендует на противопоставление высказывавшимся во время этой дискуссии взглядам, а представляет лишь попытку дополнить их с позиций тогда еще даже тактически не определившихся, ныне же занявших ведущее стратегическое положение в медицине. Говоря это, мы имеем в виду эволюционный принцип.

Глава I

О РОЛИ КАЧЕСТВА РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ

Одной из великих заслуг И. П. Павлова явилось экспериментальное обоснование теоретически сформулированной И. М. Сеченовым проблемы единства организма и среды в физиологии. Им был открыт новый класс рефлексов, приобретаемых животными в течение жизни, рефлексов, способных изменяться и даже исчезать, если отсутствуют вызывавшие и поддерживавшие их условия.

Открытие этих рефлексов, названных И. П. Павловым условными, помогло ему раскрыть процессы, с помощью которых осуществляется связь высших животных с *постоянно изменяющейся* окружающей средой. Взаимоотношения низших животных со средой ограничиваются более примитивными временными связями и постоянными врожденными безусловными рефлексами. Условные рефлексы обеспечивают высшим животным возможность тонкого и точного приспособления к меняющимся обстоятельствам внешней среды. Условный рефлекс, временная связь, представляет, как говорил И. П. Павлов, такую реакцию, с помощью которой реализуется установленный Дарвином закон изменчивости и приспособления животных к меняющимся обстоятельствам окружающей среды.

Важнейшая проблема конкретного качественного влияния различных факторов среды на организм оставалась до И. П. Павлова нерешенной в физиологическом отношении. Самая среда представлялась для многих чем-то монотонным, рассеянным, однообразно воздействующим. О ней говорили лишь в общем. Допавловская физиология, исходившая из ограниченных, только количественных определений, не допускала возможности каких-либо специфических влияний факторов внешней среды на развитие и формирование высшей нервной деятельности. Это, в свою очередь, исключало необходимость изучения специфики функций различных органов.

В физиологии до И. П. Павлова было широко распространено убеждение, навеянное еще Ферворном (Ferworn), что,

изучая жизненные проявления на любом, даже самом простом объекте — клетке (например, на амёбе), можно составить представление о всех процессах жизнедеятельности. Это убеждение было отзвуком взгляда механистических материалистов на возможность сведения сложного к простому, т. е. правомерности разложения любого сложнейшего явления на якобы механически его составляющие элементарные простые явления.

Энгельс указывал, что современные ему физики и химики, сводившие химические процессы к чисто механическим, задерживали развитие химии. «И тем не менее,— писал Энгельс,— это сведение стало столь модным, что, например, у Геккеля слова «механический» и «монистический» постоянно употребляются как равнозначные и что, по его мнению, «современная физиология... дает в своей области место только физико-химическим, или в широком смысле слова механическим силам».¹

На протяжении всей своей длительной научной деятельности И. П. Павлов противоборствовал подобным попыткам механистического сведения в физиологии. Уже в период его исследований влияния нервов на сердце он выдвигал вопрос о сущности действия открытого им нерва, усиливающего сердечные сокращения, и стремился выяснить, не является ли этот нерв особым по сравнению с нервами, известными до этого времени в физиологии.

При исследовании пищеварительных желез И. П. Павлов многократно останавливался на закономерностях специфической возбудимости пищеварительного канала и на вопросе о качественных особенностях раздражителей. Уже самое подразделение возбудителей слюноотделения на пищевые и отвергаемые (от которых зависели количество и характер отделяющейся слюны) показывает, что он связывал эффект возбуждения не столько с физическими или химическими свойствами раздражителей, сколько с их физиологическими качествами.

Отсюда возникло развитое позже учениками И. П. Павлова представление о физиологической и биологической значимости раздражителей.

«Первый факт,— писал он,— на который я обращаю ваше внимание, будет следующий. Ответная реакция организма... определяется качеством раздражителя, силой и местом раздражения».² Далее, суммируя результаты наблюдений, он делает следующее заключение: «В зависимости от качества, силы и места раздражения получается особый ход раздражения и оно переходит то на одни, то на другие двигательные нервы».³ Уже из самого заглавия лекции И. П. Павлова, из текста которой мы привели цитаты,— «Значение качества, силы и места раздраже-

¹ Ф. Энгельс. Анти-Дюринг, Госполитиздат, 1950, стр. 355.

² И. П. Павлов. Лекции по физиологии. Изд. АН СССР, 1952, стр. 404.

³ Там же.

ния для рефлекторной реакции» — видно, что понятие качества у него было не случайным. Говоря о качестве, И. П. Павлов оценивает его в связи с силой. Этим он подчеркивает принципиальное значение качественных особенностей, наряду с важной ролью количественного значения раздражения. Потрясающая ясность и глубина павловского гения, буквально в трех словах открывшего широчайшую перспективу для наших современных путей исследования рефлекторной реакции в зависимости от качества, силы и места применяемого раздражителя.

Приступая к изучению наиболее сложной и трудной области физиологии — высших отделов центральной нервной системы, И. П. Павлов оставался верен своим философским принципам. Он постоянно утверждал, что «на большие полушария... беспрерывно падают бесчисленные раздражения различного *качества и интенсивности*»¹ (курсив мой.— Д. Б.). Однажды на самом раннем этапе этих исследований он получил как-то упрек от известного клинициста М. В. Яновского за признание большой качественной разницы между психикой собаки и человека, тогда как она (по мнению Яновского) скорее только количественная. Позже, исходя из признания роли качественных особенностей раздражителей, иначе говоря качества среды, И. П. Павлов высказал замечательные соображения о качественных особенностях функций головного мозга человека по сравнению с животными.

Представляется далеко не случайным, что И. П. Павлов во многих своих работах, перечисляя главнейшие условия, определяющие характер нервной реакции, ставил роль качества раздражителя на первое место. Дело в том, что в то время роль качества раздражителя в формировании реакции отвергалась. Это нашло свое выражение в пресловутом «законе специфической энергии органов чувств», сформулированном в XIX в. крупнейшим физиологом И. Мюллером (Müller).

Первоначально И. Мюллер указывал, что своеобразные ощущения могут возникнуть при действии разных внешних и внутренних влияний на органы чувств. Это действительно отвечает общеизвестным фактам. Например, при ударе по глазу, т. е. при его механическом раздражении, возникают световые ощущения. Отсюда именно возникло бытовое выражение — «искры посыпались из глаз». Больные, подвергавшиеся операции удаления глазного яблока, при опросе рассказывали, что во время перерезки зрительного нерва они испытывали ощущение световой вспышки. Можно привести также пример с так называемым «звоном в ушах», когда никаких звуковых раздражений в действительности не было. Не вызывает, таким образом, сомнений факт, показывающий, что не только на адекватный раздражитель (свет — для глаза, звук — для уха), но и при действии

¹ И. П. Павлов. Полн. собр. соч., т. III, кн. 2, изд. 2, 1952, стр. 240.

неадекватных раздражителей (механические, электрические для уха и глаза) могут возникнуть соответствующие ощущения.

Из этого И. Мюллер сделал глубоко ошибочный вывод о том, что ощущение не представляет собой отражения в сознании качества или состояния внешних предметов, а является лишь отражением состояния самих органов чувств. Эти состояния не одинаковы в различных органах чувств. В этом, по мнению И. Мюллера, заключается «энергия органов чувств». Здесь уже определено развивается идеалистическая точка зрения. По И. Мюллеру, оказывается, что нет прямой и полной связи между внешней окружающей человека природой и качеством его ощущений. Ощущение определяется только особой, присущей органам чувств «специфической энергией». А отсюда был сделан вывод, что познание внешнего мира через органы чувств никогда не вскроет природы и сущности этого мира. Наше сознание не сможет получить каких-либо точно отображающих внешний мир впечатлений. Внешний мир он представляет себе в соответствии с взглядом философа-идеалиста Канта как «вещь в себе», недоступную нашему познанию.

Согласно этим взглядам, между реакцией и внешним раздражителем имеется полный разрыв. Реакция как бы подготована сообразно заключающейся в органах чувств специфической энергии, а раздражитель извне имеет значение лишь толчка, который способствует осуществлению этой заранее predetermined реакции. Между внешней средой и реакциями организма имеется ничем не заполненная пропасть. Больше того, если стать на эту точку зрения, то может возникнуть сомнение в том, существует ли реально эта внешняя среда. И. Мюллер прямо утверждает, что никакого звука в мире вне воспринимающего уха не существует и что без живого глаза нет ни цвета, ни света, ни темноты.

Неслучайно ближайшие ученики И. Мюллера стали выражать сомнение в возможности точного восприятия качества окружающего нас мира. Так, Гельмгольц (Helmholtz) считал, что наши ощущения представляют собой не больше, как символы, знаки внешних раздражителей. Более последовательно поступил другой известный ученик И. Мюллера, развивавший идеи учителя, Дюбуа-Реймон (Du Bois-Reymond), который неоднократно говорил о мировых загадках, непостижимых уму человека (душа, отношение духа к телу и др.). «Мы ничего об этом не знаем сейчас и не узнаем никогда», — говорил Дюбуа-Реймон. Заканчивая одну из своих речей, он выразил эту мысль латинскими словами: *ignotatus — ignotabimus*, приобретшими затем широкое распространение.

Таков закономерный путь от идеалистических высказываний И. Мюллера об отсутствии соответствия между качеством раздражителей внешней среды и характером ответной реакции к сомнению в действительном существовании внешней среды

вообще и, наконец, к заключению о непознаваемости внешнего мира — агностицизму, глашатаем которого и выступил Дюбуа-Реймон.

Совершенно четко проблему качества ощущений формулируют философы-марксисты.

В. И. Ленин писал: «Качество и ощущение... одно и то же, говорит Фейербах. Самым первым и самым первоначальным является ощущение, а в нем неизбежно и качество».¹

Сокрушительный удар по метафизическим взглядам физиологических идеалистов, отрицавших качественное своеобразие раздражителей, был нанесен изумительными исследованиями Н. Е. Введенского. Хотелось бы подчеркнуть, что в многочисленных ажурных физиологических экспериментах, открывающих широкую биологическую перспективу, Н. Е. Введенский показал законы определяющей роли раздражителя в развитии, возникновении и разрешении реакции. Неотрывной от этого остается другая важнейшая сторона его учения, свидетельствующая об истинной взаимосвязи раздражителя и раздражаемого субстрата. Механистичности, мертвенности схемы физиологических идеалистов Н. Е. Введенский противопоставил живую эволюцию физиологического процесса во всем многообразии и сменности его красок.

А. А. Ухтомскому, ученику Н. Е. Введенского, принадлежат многие высокоталантливые труды, связанные с развитием и своеобразной пропагандой идей своего учителя. Не могу не привести нескольких слов его, не перестających волновать меня, сколько бы я к ним ни обращался. Вот эти слова: «... во всех случаях, когда физиологи в раздражителе организма видят всего лишь чужеродного нарушителя жизни и не предполагают специфического соответствия между рецептором и «адекватным» для него раздражением, молчаливо допускается, что различия в среде принадлежат, в сущности, исключительно нам и нашим центрам: это мы расцвечаем нашу среду разнообразием качеств, окрасок, звуков предметов и лиц, которых в действительности нет. Теории этого рода, начиная с знаменитого учения Иоганна Мюллера, несут в себе известные следы традиций германского идеализма с его солипсическими («ego ipse solus») тенденциями. Там же, где говорится, что для возникновения возбуждения требуется соответствие между субстратом и раздражителем, рецептором и стимулом, организмом и средой, привносится постулат, что различие не принадлежит исключительно нам, но имеет основания так же вне и независимо от нас».²

В. И. Ленин в «Материализме и эмпириокритицизме» отвел специальный раздел критике «закона» И. Мюллера и его сто-

¹ В. И. Ленин. Философские тетради, т. 38, стр. 315.

² А. А. Ухтомский. Собр. соч., изд. ЛГУ им. Жданова, т. I, 1950, стр. 324.

ронников. В. И. Ленин напоминает, что Л. Фейербах был первым, кто распознал идеалистическую сущность взглядов Мюллера.

«Идеализм этого физиолога состоял в том,— писал В. И. Ленин,— что, исследуя значение механизма наших органов чувств в их отношении к ощущениям, указывая, например, что ощущение света получается при различного рода воздействии на глаз, он склонен был выводить отсюда отрицание того, что наши ощущения суть образы объективной реальности. Эту тенденцию одной школы естествоиспытателей к «физиологическому идеализму», т. е. к идеалистическому толкованию известных результатов физиологии, Л. Фейербах схватил чрезвычайно метко».¹

Имеются все основания считать, что И. П. Павлов отрицательно относился к «закону специфической энергии» Мюллера. Об этом свидетельствует факт частого подчеркивания им роли качеств раздражителей для формирования реакции. В связи с упомянутыми выступлениями Дюбуа-Реймона И. П. Павлов заявил: «Надо прежде всего сказать, что эти *ignominia* теперь уже не в моде. В свое время это выступление Дюбуа-Реймона произвело чрезвычайное впечатление... Тогда частенько у людей была манера ставить границы силе человеческого ума... Почему-то даже находили какую-то отраду в том, что человек всего не узнает. Я считаю наоборот, мне гораздо приятней сознавать, что я все могу узнать».²

Нельзя не отметить и того, что И. П. Павлов, будучи глубоким знатоком самых различных областей физиологии, никогда не останавливался на разборе другого «закона», являющегося как бы отголоском закона специфической энергии, закона «все или ничего», по-видимому, не находя нужным на нем останавливаться.

В. И. Ленин, критикуя отдельных физиологов за идеалистические построения, как это было с представителями физиологического идеализма, вместе с тем положительно высказывался об ученых материалистического направления. Таково, например, его замечание о психологе-материалисте в работе «Что такое «друзья народа» и как они воюют против социал-демократов», которое, как принято считать, относится к И. М. Сеченову. «Он, этот научный психолог, отбросил философские теории о душе и прямо взялся за изучение материального субстрата психических явлений — нервных процессов — и дал, скажем, анализ и объяснение таких-то или таких-то психических процессов».³

В. И. Ленин не только критиковал физиологический идеализм, но и противопоставил ему развитую им теорию отраже-

¹ В. И. Ленин. Сочинения, изд. 4, т. 14, стр. 290.

² И. П. Павлов. Полн. собр. соч., т. 5, изд. 2. М.— Л., 1952.

³ В. И. Ленин. Сочинения, изд. 4, т. 1, стр. 127.

ния. Эта глубоко материалистическая теория дает возможность понять как в высших отделах головного мозга происходят сложнейшие процессы отражения, как бы отпечатывания, запечатления от раздражений, поступающих из внешней или внутренней среды организма.

Вопросы борьбы диалектического и механистического мировоззрений не потеряли своей остроты и в наши дни.

Симптоматична в этом отношении большая статья Эссекса (Essex, 1955) под интригующим названием «Философия физиологии». Автор, касаясь проблем современной биологии и физики в связи с концепцией механистов, по существу не дает какого-либо их решения. Нетрудно понять причины такой нерешительности. Автор останавливается на взглядах и представлениях многих ученых и философов, включая Шопенгауэра, не упоминая ни классиков марксизма, ни представителей современной прогрессивной физиологии И. М. Сеченова, И. П. Павлова и др.

Проблема качества раздражителя является особенно важной в связи с получающим довольно широкое распространение в настоящее время за рубежом учением этологов.¹

Этология, по мысли ее создателей, признана примирить противоречия, возникающие между взглядами последователей И. П. Павлова и тех ученых, которые по каким-то мотивам уклоняются от признания рефлексного принципа в изучении поведения животных. Не преувеличивая, можно сказать, что современная материалистическая теория поведения, включающая принцип рефлекса, детерминизма и структурности, представляет наиболее неприемлемое положение для некоторых зарубежных ученых.

Проссер (Prosser, 1950), который может быть оценен как один из наиболее вдумчивых исследователей по проблемам эволюции высшей нервной деятельности, все же подчеркивает, что обучение (learning) отличается от формирования условных связей (conditioning) тем, что первое включает такие категории, как рассуждение. Он же много пишет об условных ответах, условных реакциях, всячески обходя понятие условного рефлекса, по-видимому, соглашаясь с Байкоттом и Юнгом (Boycott and Young, 1950) в том, что условный рефлекс есть отражение только узкой связи между стимулом и реакцией.

Эти авторы утверждают, между прочим, что несоразмерность павловского условного рефлекса как единицы поведения выступает при психологическом подходе к проблемам обучения. Идеологическая позиция их становится совершенно очевидной, когда мы читаем, что рефлексорная теория, которая была де

¹ Термин этология — от греческих *ethos* — обычай и *logos* — изложение, наука.

полезна для изучения функций спинного мозга, помешала развитию наших знаний о деятельности головного мозга.

Если Родер (Roeder, 1955) предупреждает, что никакое количество суммаций различных рефлексов не ведет к пониманию поведения, то Барнет (Barnett, 1954), рассматривая некоторые действия животных в их повседневной жизни, поддерживает эту мысль, заключая, что все это не так просто объяснить с позиций теории рефлексов условных или каких-либо других.

Удивительно, что это сомнение высказывает автор, ранее сделавший очень правильное заключение о том, что исторически разрыв с преднаучной психологией был сделан И. П. Павловым. Родер последовательно заключает, что физиологическая основа поведения не может быть построена только на суммировании и взаимосвязи рефлексов. Так как поведение еще не может быть описано в физиологических терминах, в нем наверняка имеется много неуловимых характеристик особенностей нервных клеток, которые не учитываются.

Это же говорил и Фултон (Fulton), подчеркнувший, что изучение естественной истории условных рефлексов животного заставляет выйти за пределы физиологии центральной нервной системы и перейти в область физиологической психологии.

Труд по устранению этих решающих противоречий взял на себя Конрад Лоренц (Lorenz, 1935, 1954, 1956).

Лоренц предпочитает искать объяснения механизмов инстинктивных движений в эндогенном автоматизме, а не в обучении, условных реакциях или, еще хуже, «цепных рефлексах».

Это отрицательное отношение к рефлексорной теории со стороны лидера и идеолога современных исследователей поведения за рубежом, повторяющего давние заявления Лешли (Lashley), представляет собой ключ к раскрытию противоречий между ними.

В самом деле, на чем настаивают советские физиологи? Ответ достаточно краток и ясен. Мы убеждены, что рефлексорная природа любой сложности поведения животных дает нам основу для объективного изучения ее, для раскрытия физиологических механизмов поведения, наконец, для изучения роли факторов внешней среды в формировании этого поведения.

Анализируя сущность теории Лоренца — Тинбергена (Lorenz — Tinbergen), этой наиболее распространенной из современных доктрин, трактующих проблемы поведения животных, легко убедиться в том, что она является неприемлемой для материалистически думающего естествоиспытателя.

Этологи, возглавляемые Лоренцом, отпращиваются от того факта, что у некоторых таксономически объединенных видов отдельные реакции могут быть специфично различны.

Наблюдения Лоренца в основном проведены на птицах. Он приводит такие примеры, как способ питья воды, взятие жира

из жировых желез, чесание головы и др. Автор на основе наблюдений за инстинктивными движениями пытается построить новейшую теорию поведения, получившую, как уже указывалось, довольно широкое распространение.

Основные положения ее сводятся к утверждению, что эти инстинктивные движения: 1) чрезвычайно мало поддаются изменениям, 2) появляются в раннем онтогенезе и независимо от обучения, 3) спонтанно проявляются, имея тенденцию к ритмичности.

Для обоснования фактической основы своих взглядов Лоренцу пришлось принять некоторые странные теоретические положения. Из числа их следует назвать «истощение специфической энергии реакции», представление о некоем резервуаре этих энергий, врожденные пусковые механизмы реакций, вакуум последних и т. д.

Эта тема знакома советскому читателю по дискуссии между И. С. Бериташвили и А. А. Ухтомским относительно теории дренажа Мак-Дугалла (Mac Dougall). Мак-Дугалл предполагал: 1) для начала нервного процесса необходимо, чтобы где-либо в сенсорном отделе ц. н. с. накопился достаточно высокий потенциал энергии нервного возбуждения (нейрин, по терминологии автора); 2) это возбуждение — нейрин — разряжается к двигательным приборам по пути наименьшего сопротивления.

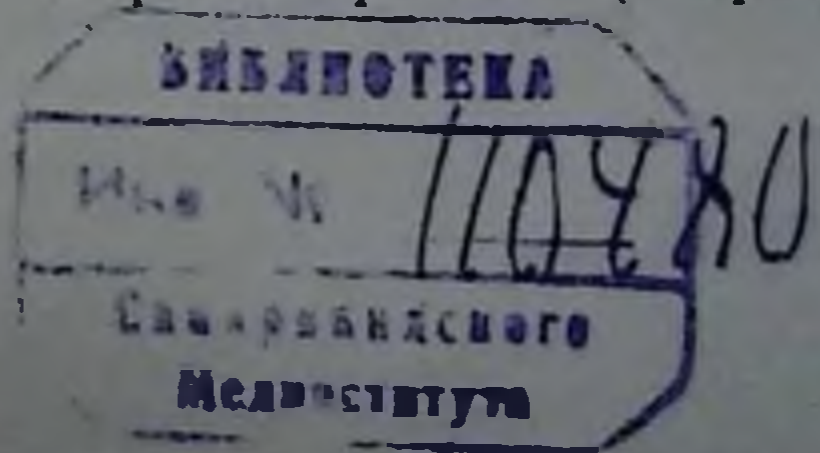
Не трудно видеть, что Мак-Дугалл пытался использовать для объяснения биологических процессов принцип Pouasseuill'я, касающийся динамики газов и жидкостей.

Не случайно некоторые из непосредственных коллег Лоренца (Геб — Hebb, Лерман — Lehman; и др.) вынуждены были критически отозваться на эти, с претензией на теоретические обобщения, высказывания. Они справедливо подчеркнули ошибочное стремление Лоренца приписывать инстинктивным движениям (даже не инстинктам) основную роль в формировании поведенческих реакций.

Неудивительно, что на симпозиуме, посвященном инстинкту и поведению, в 1956 г., теория Лоренца (1956) была охарактеризована ими как преформистская и финалистическая.

Отвечая своим критикам, Лоренц по возможности смягчал ортодоксальность своих положений. Так, по-прежнему настаивая на значении врожденных инстинктивных движений, он подчеркнул, что, наряду с этим, нельзя отрицать значения обучения, т. е. условных рефлексов.

Следует отметить одно существенное противоречие в высказываниях этологов. Так, хотя Лоренц и вынужден был на симпозиуме ограничить сферу этологии инстинктивными движениями, однако практически этологи занимаются инстинктивным поведением. Об этом же говорит Ферпланк (Verplanck, 1955).



Пример с резервуаром, который Лоренц сам назвал символическим, он наконец довольно приемлемо расшифровал, говоря, что «потенциальные возможности, специфические для данного вида деятельности, являются генерированными и разряженными. Это нечто может быть всем: гуморальным, нейрогуморальным или нервным процессом».

Таким образом, усилия Лоренца и его последователей мы оцениваем как попытку уйти от ясного учения об условных и безусловных рефлексах, как единственной основы поведения к смутным представлениям об инстинктивных движениях.

Отходя от объективного детерминизма, присущего павловскому учению, этологи остаются по существу на субъективных позициях.

Об этом и говорил Шнейрла (Schneirla, 1956), заявляя, что потребуется значительная доля субъективизма, чтобы удержаться на этологических позициях. Шнейрла же критиковал Лоренца за субъективность его представлений о пусковом механизме.

Вполне последовательным выводом из этих концепций является упомянутый выше один из основных тезисов этологов о спонтанности инстинктивных движений (Торп — Thorpe, 1956; Эйбль-Эйбесфельдт — Eibl-Eibesfeldt, 1956; Родер, 1955).

Этот тезис привлекает наше внимание в связи с материалистическим положением о единстве и взаимосвязи организма и среды. Отрицание ведущей роли внешней среды в формировании реакций закономерно приводит авторов к утверждению научного значения субъективного метода.

Хотя Лоренц, в частности, не раз пытается утверждать объективность предлагаемых им приемов изучения, однако, как это вытекает из заключений даже его единомышленников, метод этологии остается глубоко связанным с субъективным подходом к явлениям, что автор между прочим и пропагандирует неоднократно.

Этологам приходится вводить понятие о «системе внутренней активности» (Бойкот и Юнг, 1950). Хотя авторы и привлекают для раскрытия содержания этого понятия представления о функциях проприоцепторов, интероцепторов, гормональных и нервных факторов, однако заключают, что все эти функции «контролируются внутри самой системы». Настаивая на необходимости изучения реакций, не имеющих видимых проявлений, этологи тем самым оказываются во власти субъективных интерпретаций и отрицания роли внешней среды.

Пентэн (Pentin, 1950), например, утверждает, что «происхождение активности морской свинки врожденно и не берет начала от случайного, внешнего стимула».

Армстронг (Armstrong, 1950) говорил, что влечение (drive) и пусковой механизм (releasing mechanism) поведенческой реакции не всегда связаны, как может это показаться на пер-

вый взгляд. Ввиду этого он должен допускать insight¹ даже у беспозвоночных, например пчел.

Не удивляет после этого, что Ренш и Альтефогг (Rensch and Altevogt, 1953) наделяют слона способностями абстрактного мышления и понимания речи.

Неслучайно Геб, критикуя Лоренца, говорил: «Я настаиваю, что не имеется двух видов контроля поведения и что термин «инстинкт», подразумевающий механизм или нервный процесс, независимый от факторов окружающей среды и отличный от нервных процессов, включающих обучение, есть совершенно дезориентирующее понятие, от которого следует отказаться»².

Таким образом, этологи пытаются заполнить рассуждениями биэвизористические схемы. Однако только учение об условных рефлексах восполнило недостающее понимание механизмов, на основе которых осуществляется поведение животных.

В результате возникает ненужная и искусственная фразеология, не способствующая пониманию дела: «стимульно-реактивное состояние», «спонтанная активность», «самовозбуждение», «адаптация и дисадаптация», «кинезис».

Это нагромождение терминов не освобождает этологов при всех их хороших намерениях быть объективными, изучая обычное окружение (среду) животного от идеалистических соскальзываний. Неслучайно довольно объективный интерпретатор этологических концепций Барнет указывает, что drive этологов и trieb Фрейда довольно близки по содержанию, как оказываются по существу близки фрейдизм и этология.

Лиддел (Liddell), когда-то один из пионеров в области сравнительной физиологии условных рефлексов в США, закончил тем, что стал искать возможности сближения идеологии И. П. Павлова и Фрейда.

Показательно, что Икскуль (Uexkull, 1951), которого никак нельзя представить в роли сторонника материалистической биологии, в одной из недавних своих статей был вынужден признать, что этологи занимают определенные идеалистические позиции.

Бернет свидетельствует, что «подход Павлова был явно физиологическим и с точки зрения функций нервной системы», тогда как этологический подход в основном состоит в том, что он является научно-натуралистическим и касается поведения всего животного в целостности его реакций.

Кому не известно, что именно целостный организм стал предметом изучения И. П. Павлова. Только это была детерми-

¹ Это слово трудно переводится на русский. Буквально оно означает «озарение», «постижение». На одной из Павловских сред этот вопрос специально обсуждался. См.: Павловские среды, т. II, М.—Л., Изд. АН СССР, 1949, стр. 571.

² См.: Logenz, 1956, стр. 60.

нированная, материалистическая целостность, в отличие от целостности этологов, не поддающейся, как и идеалистический гештальт, причинному анализу и материалистической трактовке.

Отмеченная выше Барнетом научная беспочвенность этологии выражает ее основной порок. Ферпланк (1955), подытоживая результаты работы симпозиума по проблемам поведения на разном филогенетическом уровне, пришел к выводу, что этологи, физиологи, нейрофизиологи работают без контакта друг с другом; наоборот, имеется тенденция к развитию психологии и этологии без физиологии. Таким образом, словесные упражнения остаются единственной прерогативой этологов — путь, исторически зарекомендовавший себя как безнадежный.

Следует отметить, что экспериментальная разработка проблемы качества раздражений весьма недостаточна и в нашей литературе. В методологическом разрезе этот вопрос обсуждался не раз. Так, например, способность вызвать специальную форму нервного раздражения при воздействии качественно специфических раздражителей отмечал А. Д. Сперанский (1935). В новейшее время была опубликована монография, посвященная проблеме качества раздражения и функций (В. Ф. Широкий, 1950).

Глава II

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Величайшая заслуга И. П. Павлова состоит в раскрытии и материалистическом объяснении физиологических механизмов сложных процессов, протекающих в мозгу и представляющих собой отражение реально существующих явлений внешнего мира. Дальнейшее развитие идей И. П. Павлова подтвердило правильность его взглядов на роль качественно различных раздражений в формировании функций центральной нервной системы. Метод условных рефлексов как способ объективного изучения и объяснения наиболее сложных так называемых душевных или психических проявлений жизнедеятельности организма И. П. Павлов применил к исследованию всех высокоорганизованных животных и этим положил начало эволюционной физиологии высшей нервной деятельности.

Как бы намечая программу дальнейших исследований в области физиологии, И. П. Павлов на заре нашего столетия писал:

«...Открывается бесконечная область плодотворного исследования, вторая огромная часть физиологии нервной системы — нервной системы, главнейшим образом устанавливающей соотношение не между отдельными частями организма, чем мы занимались главным образом до сих пор, а между организмом и окружающей обстановкой».¹

Согласно физиологическому учению И. П. Павлова, эволюция животных в решающей степени определялась тем, что кора головного мозга у высших животных и высшие отделы центральной нервной системы более низко организованных животных специализировались в приспособлении их реакций к изменяющимся условиям внешней среды. Через центральную нерв-

¹ И. П. Павлов. Полн. собр. соч., т. III, кн. I, изд. 2, М.—Л., 1952, стр. 28.

ную систему осуществлялось также влияние различных факторов среды на эволюцию различных органов животного.

Обладая приспособительным поведением, животные могут различать раздражители (как условные, так и безусловные) соответственно их биологическому значению. Павлов писал, что вся деятельность организма должна быть закономерна. Если бы животное не могло точно приспособиться к внешнему миру, то оно скоро или медленно переставало бы существовать. Если бы животное, вместо того чтобы направляться к еде, отстранялось от нее, вместо того чтобы бежать от огня, кидалось в огонь и т. д., оно было бы так или иначе разрушено. Оно так должно реагировать на внешний мир, чтобы всей ответной деятельностью его было обеспечено его существование.

Таким образом, рассмотрение проблемы единства высших животных организмов и среды в значительной мере сводится к изучению приспособительного уравнивания деятельности высших отделов центральной нервной системы животных с окружающей их средой.

Сравнительная физиология условнорефлекторной деятельности создала предпосылки для развития экологического направления в учении о высшей нервной деятельности. Экология, предметом которой является изучение воздействий условий жизни на организм, в свою очередь, оплодотворилась влиянием учения об условных рефлексах. Стало возможным показать конкретно, как формируется под влиянием внешних природных воздействий высшая нервная деятельность животного.

Несмотря на эти прочные методологические предпосылки для развития экологического направления в физиологии и несмотря на то, что ряд крупных физиологов (Иордан — Jordan, Круг — Krog, Бабак — Babak, и др.) выполнил в свое время блестящие работы, свидетельствующие о значении экологии животных для понимания существа особенностей различных функций организма, все же экологический анализ в современной физиологии не стал постоянным приемом изучения. Приходится согласиться с Х. С. Коштойнцем (1934) в том, что для современной классической физиологии эта сторона дела остается мало тронутой, забытой.

Указанное обстоятельство имеет определенные исторические причины. Главная заключается в том, что до самого недавнего времени как в мировой физиологической литературе, так и у нас имелось слишком мало работ по эволюции функций и изучению физиологии в свете теории развития.¹ В наши дни наблюдается, правда, бурный рост таких исследований, что привело к созданию в советской науке новой отрасли ее в виде эволюционной физиологии. Все же этот короткий исторический срок,

¹ Л. А. Орбели. Об эволюционном принципе в физиологии. Природа, 1933, № 3—4.

необходимый для закрепления эволюционных взглядов в физиологии, был, по-видимому, недостаточен для формирования вытекающих из них экологических принципов физиологического исследования.

Характерно в этом отношении, что в советской физиологической литературе сам термин «экология» применительно к физиологическим явлениям появляется впервые, по-видимому, лишь в 30-х годах этого столетия (Х. С. Коштоянц, 1934; Д. А. Бирюков, 1935; Ю. П. Фролов, 1938). Систематические же исследования по физиологии в экологическом плане выполнялись в лабораториях нашей страны лишь в последнее время и то в ограниченном количестве (Л. А. Орбели, К. М. Быков, Н. И. Калабухов, А. Д. Слоним, Д. А. Бирюков, П. К. Анохин, А. А. Машковцев).

Вторая причина, от которой зависело сравнительно недавнее формирование принципиально экологического подхода к физиологии, определялась общими условиями развития русской, советской школы физиологов. Главным здесь можно было бы назвать экспериментально-лабораторный уклон, характеризующий в основном развитие нашей физиологии, основы которой были заложены И. М. Сеченовым и его школой (Н. Е. Введенский, И. Р. Тарханов, Б. Ф. Вериге, А. Ф. Самойлов и др.), а также Н. А. Миславским, В. Я. Данилевским и их учениками. Характер и направление работ по физиологии, получивших в послеоктябрьский период особенно большой размах, имели преимущественный уклон в сторону собственно экспериментальной физиологии. Это и определило то обстоятельство, что богатейшее биологическое содержание учений И. М. Сеченова, И. П. Павлова и Н. Е. Введенского стало раскрываться лишь по мере того, как начала складываться у нас эволюционная физиология.

Таким образом, представители физиологии животных мало искали взаимосвязей с биологами, но следует отметить, что и последние, в том числе зооэкологи, не проявляли какой-либо заметной инициативы в этом отношении.

Больше того, до наших дней высказываются взгляды о необходимости раздельных и может быть даже независимых компетенций физиолога и эколога, когда предмет изучения физиолога ограничивается чуть ли не вивисекционным опытом в лаборатории, а сфера деятельности эколога выносится только в поле и принципиально исключает эксперимент.¹ Ясно, что подобные взгляды следует признать ограниченными и устаревшими.

Справедливость требует отметить, что немало видных экологов высказывают в основном правильное понимание теснейшей и взаимно плодотворной связи экологической и физиологи-

¹ См.: С. А. Северцов. Проблемы экологии животных, 1951.

ческой ветвей биологии. Так, Алле, Парк, Эмерсон и др. (Allee, Park, Emerson and oth., 1950), говорят, что изучение поведения может дать яркие показатели воздействий среды. Далее, однако, они оговариваются, что не все исследования поведения животных (как это известно сейчас) являются прямо или косвенно экологическими (кроме самого отдаленного смысла). Исследователи поведения тесно связаны с психологическими проблемами, которые в свою очередь могут вести в физиологию, и скорее, чем в экологию.

При правильной постановке вопроса авторы не находят верного ответа на него из-за своей методологической непоследовательности. И все же, когда они обращаются к рассмотрению природы инстинкта, они вынуждены признать, что «врожденные формы поведения, общо и до некоторой степени грубо называемые инстинктами, имеют реальный и широкий экологический смысл». Заинтересованный читатель может обратиться к Тинбергену (1951) относительно бихевиористского подхода к предмету.

Корни экологических мотивов изучения организмов во времени уходят по меньшей мере к Аристотелю. Уже в конце прошлого столетия Геккель (Haeckel) попытался определить терминологическую сторону дела и составить представление о предмете экологии. Несколько раньше в работах блестящего московского ученого К. Ф. Рулье (1812—1859), по признанию многих, были заложены глубокие основы экологии.

В настоящее время зооэкология и фитоэкология получили и за рубежом и у нас весьма широкое развитие. Однако до сих пор раздаются справедливые указания на то, что «экология еще очень далека от того, что следует считать законченной дисциплиной» (Д. Н. Кашкаров, 1945). Отмечается отсутствие ясности в определении содержания экологии, единства в определении основных понятий ее и т. д. Сказанное иллюстрирует факт опубликования в недавнее время статьи Клау (Klaauw, 1954) под названием «Что такое экология?», представляющей доклад для Голландской академии наук.

Если так обстоит дело в экологической биологии, тем более трудным представляются задачи разработки экологической физиологии. Особенно это относится к физиологии поведения животных.

Вместе с тем потребности в изучении экологических влияний очень ощутимы. И если относительно экологической физиологии различных функций организма в зарубежной литературе встречалось и встречается много интересных работ, то вопросы экологии высшей нервной деятельности, как правило, выпадают из поля зрения и физиологов, и экологов.

Как мы уже указывали в предыдущей главе, чрезвычайное распространение получили в настоящее время взгляды так называемых этологов. Термин этология, возможно, заимствован

у Жоффруа Сент Иллера. Однако по своему содержанию этология, как представляется она в результате своего развития в течение почти трех десятилетий, больше всего соответствует зоопсихологии идеалистического толка.

Критическая оценка этологии давалась нами неоднократно (Д. А. Бирюков, 1959а, 1960). С нашей точки зрения, критике подлежит большая часть этологии. Поэтому мы не будем останавливаться здесь на отдельных положительных моментах этологического учения, среди которых в первую очередь должно быть названо стремление подойти к анализу природы инстинктивных действий. Следует признать, что советские физиологи в этом отношении весьма мало интересовались экспериментом и наблюдением. Область инстинктов, хотя и намеченная для изучения еще И. П. Павловым, остается неподнятой целиной. Теоретические высказывания давних лет Ю. П. Фролова, А. А. Ухтомского, Ю. А. Васильева об инстинктах начинают забываться и почему-то не вдохновили экспериментаторов на исследование этих вопросов.

Этологи, Тинберген в частности, держатся признания «внутрицентральной организации, спонтанности и специфической мотивации инстинктивных актов», таким образом полностью игнорируя значение внешней среды. Однако факты полностью противоречат этой точке зрения. Так, в той же работе, где Лерман (Lehman, 1956) излагает приведенную выше концепцию Тинбергена, он рассматривает в разделе «афферентная адаптация» факты Пречтла (Prechtle, 1952, 1953), касающиеся реакции разевания клюва птенцов на раздражители, имитирующие зов родителей, потряхивание гнезда и т. п.

Я. А. Милягин (1957), наблюдавший эти же и многие подобные реакции, привел доказательства эколого-физиологической сущности этих рефлексов.

Экологические исследования дают убедительные свидетельства о единстве организма и условий жизни. Однако проведение этих исследований в физиологии встречает значительные трудности, главные из которых связаны с тем, что такие исследования должны проводиться в природных, естественных условиях. Учитывая это, мы при осуществлении экологических исследований в лаборатории применяли такие средства воздействия, которые воспроизводили бы некоторые естественные раздражители. Мы стремились обследовать таким путем наибольшее количество анализаторов животного и, изучая по возможности наибольшее количество разного рода рефлексов (двигательных, сердечных, дыхательных, рефлексов желудочно-кишечного тракта), надеялись получить характеристику различных деятельностей организма.

В последнее время за рубежом все чаще стали появляться исследования, в которых авторы также применяли различные приемы имитации естественных раздражителей в условиях

опыта (Родер, 1955; Моултон — Moulton, 1956; Зауер — Sauer, 1958; и др.).

Оправдавшим себя способом исследования оказалось сравнительное изучение представителей родственных видов, существующих в различных экологических условиях (зайцы и кролики, утки дикие и домашние, куропатки и куры и т. д.). В других случаях объектами изучения служили такие животные, у которых образ жизни в естественных условиях имел резко выраженные экологические особенности (хищные, речные бобры и др.).

Однако даже и непосредственно в условиях естественной среды учет всех действующих факторов остается задачей весьма трудной, что и подчеркивается Ленцем (Lenz, 1957). Приведенные в его работе примеры являются иллюстрацией наших возражений тем, кто критикует нас за отсутствие опытов в поле. Даже в поле, на озере охватить весь комплекс условий исследованием нельзя.

Весьма важны особенности методического подхода при сравнительно-физиологическом, экологическом изучении нервной деятельности. В 1948 г. мы смогли сформулировать следующие общие соображения по этому вопросу.

Применяемая нами методика исследования является, с нашей точки зрения, наиболее полноценной сравнительно с другими применяемыми способами изучения. Она состоит из параллельного обследования: 1) реакции общего поведения, 2) локальных условных мышечных рефлексов, 3) автономных условных рефлексов (на сердце, дыхание, желудочно-кишечный тракт).

Обследование большого ряда представителей животных показывает, что схематически можно представить три этапа эволюции высшей нервной деятельности. Первый — наиболее низкий, когда животное способно только к приобретению общеповеденческих навыков (подбегание к кормушке, убежание от вредоносного раздражителя).

Второй, более высокий, этап развития функций характеризуется способностью животного, наряду с общеповеденческими реакциями, образовывать узколокализованные мышечные рефлексy.

Наконец, высший этап деятельности головного мозга, на котором дополнительно к указанному выше, он способен подчинять своему влиянию функции внутренних органов (автономные условные рефлексy).

При образовании локализованного мышечного рефлексa наблюдаются фаза диффузных движений, изменение позы и т. д., предшествующие возникновению локального рефлексa (эффекторная генерализация).

У некоторых видов животных, не обладающих способностью к образованию локализованных рефлексов, условная реакция ограничивается этой фазой эффекторной генерализации.

Условные рефлексы учащения дыхательных движений и сердечного темпа образуются быстрее, чем рефлексы задержки.

Предлагаемый нами принцип облегчения образования более суженных локальных условных рефлексов в филогенезе по существу повторяет то, что было описано А. А. Волоховым для становления реакций в эмбриогенезе. В свое время¹ мы приводили объяснения кажущимся различиям в описанных им и нами фактах. Эти же закономерности в протекании реакций были раньше вскрыты в опытах с денервацией К. И. Кунстман и Л. А. Орбели, показавших, что в этих условиях обнаруживается филогенетически, видимо, более древний способ реагирования, характеризующийся диффузностью реакций. Более раннее по времени возникновение обобщенных реакций по сравнению с локальными наблюдали и другие авторы (А. Т. Худоужева, 1954; Н. И. Николаева, 1956; Мелзак — Melzack, 1954; и др.).

Л. А. Орбели дал высокоположительную оценку этим начинаниям. Он отметил, что была сделана совершенно правильная критическая оценка тех попыток сравнительно-физиологического изучения высшей нервной деятельности (Д. А. Бирюков, 1948), которые имели место у нас в стране. «Несмотря на охват изучением довольно широких рядов животного царства,— говорил Л. А. Орбели,— довольно часто делается методологическая ошибка, заключающаяся в том, что к оценке высшей нервной деятельности представителей различных классов животного царства подходят с одними и теми же, подчас неадекватными для некоторых из них, критериями». Л. А. Орбели назвал наш подход «ценным руководством для того, чтобы в дальнейших работах при выборе объектов и методов исследования были применены более правильные критерии», отмечая, что в этом случае «отчетливо выступило правильное понимание эволюционного процесса и правильный подход к изучению этих сложных и важных явлений» (1948, стр. 13).

К этому вопросу приходится возвращаться, так как нередко исследователи стремятся к унификации приемов изучения самых разнообразных представителей животного мира. В виде примера можно привести «хватательную», пищедобывательную методику, широко принятую в свое время в лабораториях Л. Г. Воронина. Правда, в последнее время Л. Г. Воронин заявил о склонности к менее ортодоксальным рекомендациям однообразного методического подхода в исследовании.

Мы, как и прежде, получаем большое удовлетворение от возможно широкого и разностороннего методического подхода. Факты говорят о том, что нашей методической удачей является

¹ Д. А. Бирюков. Дальнейшие результаты исследования по сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности. В кн.: Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности, Медгиз, 1955.

систематическое изучение так называемых вегетативных, главным образом сердечных и дыхательных безусловных и условных рефлексов. Следует подчеркнуть одно принципиальное обстоятельство — мы имеем в виду *прямой, специальный* сердечный или дыхательный рефлекс на адекватные раздражители, адресуемые более или менее непосредственно к регуляторным аппаратам сердечной или дыхательной деятельности.

Давно изучаемые другими, так называемые вегетативные компоненты двигательной или ориентировочной реакции (П. К. Анохин, 1956; С. С. Мусящикова, 1951; А. А. Волохов, 1958; Гент — Gant, 1944, 1953; и др.) представляют явления другого порядка.

Изучение вегетативных рефлексов на многих животных в нашей и других лабораториях (Х. С. Коштойнц, Б. В. Павлов и др.) не только расширяет очень ограниченные в этих случаях методические подступы, но дает возможность принципиально по-новому подойти к исследованию. Надо напомнить в связи с этим о поставленной в свое время Л. А. Орбели проблеме вскрытия функциональных особенностей различных органов у одного и того же животного, структур, имеющих различную историю развития, различный «возраст» в аспекте истории развития данного животного. На это важное сравнительно-физиологическое направление также обратили внимание Х. С. Коштойнц, К. М. Быков. Результаты подобных исследований позволяют называть этот дополнительный путь изучения «малой сравнительной физиологией».

Вероятно, под влиянием получаемых в этой области фактов, подтверждающих, в частности, заключение К. М. Быкова о том, что скорость образования временных связей для разных органов значительно варьирует, а также и на основании ряда других наблюдений мы не считаем законченной дискуссию по далеко еще не решенному в эволюционно-экологическом плане вопросу о значении параметра скорости образования временных связей.

Остановимся еще на вопросе, упомянутом выше, относительно наиболее поздно приобретаемой в филогенезе способности замыкания вегетативных условных связей.

К тому, что мы приводили ранее в обоснование этого положения, появилась возможность добавить некоторые новые факты. Так, например, Е. А. Корнева (1958) обстоятельно доказала невозможность образования сердечных условных рефлексов у лягушек (рис. 1). Она показала, что литературные данные, приводившиеся в подтверждение возможности их образования, основаны на методических ошибках.

В нашей лаборатории изучался вопрос о характере безусловных дыхательных и сердечных рефлексов у рептилий *ophisaurus*, относящихся к семейству змеевидных ящериц. В качестве раздражителей были использованы — вибрация, запаховые, световые, звуковые, тактильные и другие (различной интенсивности

и частоты). Опыты проводились в различное время года (В. И. Багрянский, 1958).

Рефлекторные сдвиги со стороны дыхания у данного вида животных проявляются в виде задержки (до 1½ минут) на тактильные раздражители, вибрацию и звуки низкой частоты (рис. 2). Эти изменения рефлекторной деятельности наиболее отчетливо были выражены в летние месяцы. Что касается изменений ритма сердечной деятельности, то оказалось, что все применяемые нами раздражители (звуковые, тепловые, механические, химические) не дают никакого эффекта.

Несмотря на применение разнообразных раздражителей, вызвать даже безусловные сердечные рефлексы не удалось, неко-

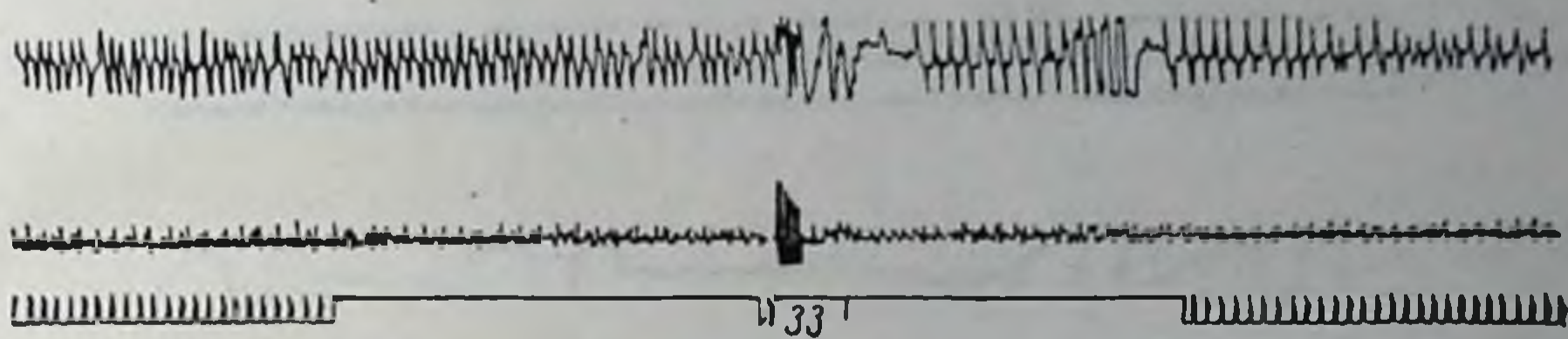


Рис. 1. Динамика условнорефлекторных изменений сердечной деятельности и дыхания у лягушки (из работы Е. А. Корневой).

Сверху вниз: пневмограмма; ЭКГ; отметка времени в секундах; горизонтальная линия — отметка условного раздражителя (звук), вертикальная — отметка безусловного раздражителя (тепловое раздражение кожи).

торые изменения наблюдались только в дыхательной деятельности.

Вопрос об эволюции реактивности сердца, намечающийся в наших исследованиях, безусловно нуждается в дальнейшем изучении, особенно в экологическом плане. Во всяком случае, даже у птиц мы встретили резкие различия в реакциях сердца. Так, например, при звуковых и тактильных раздражениях у голубей наблюдалась четкая реакция учащения, в то время как в этих же условиях сердце курицы никакой реакции не дало (рис. 3).

Некоторые авторы, однако, получили условные сердечные и дыхательные рефлексы у рыб (Н. А. Чернова, 1953), что противоречит нашим данным.

Трудно сделать какое-либо заключение об этих противоречиях, ибо опыты с рыбами были проведены в нашей лаборатории лишь в последнее время (Н. Н. Тимофеев, 1957). Подобрать надежную методику оказалось очень трудной задачей, так как выяснилось, что жаберные движения синхронны с движениями плавников. Поэтому в наших условиях мы пока не решили — образуются ли временные связи на движения жабер или плавников. Нельзя, конечно, отрицать и специфических групповых особенностей условнорефлекторной деятельности у рыб.

Однако независимо от этого наш общий вывод, что образование вегетативных (сердечных и дыхательных) условных рефлексов у высших животных возникает на филогенетически более

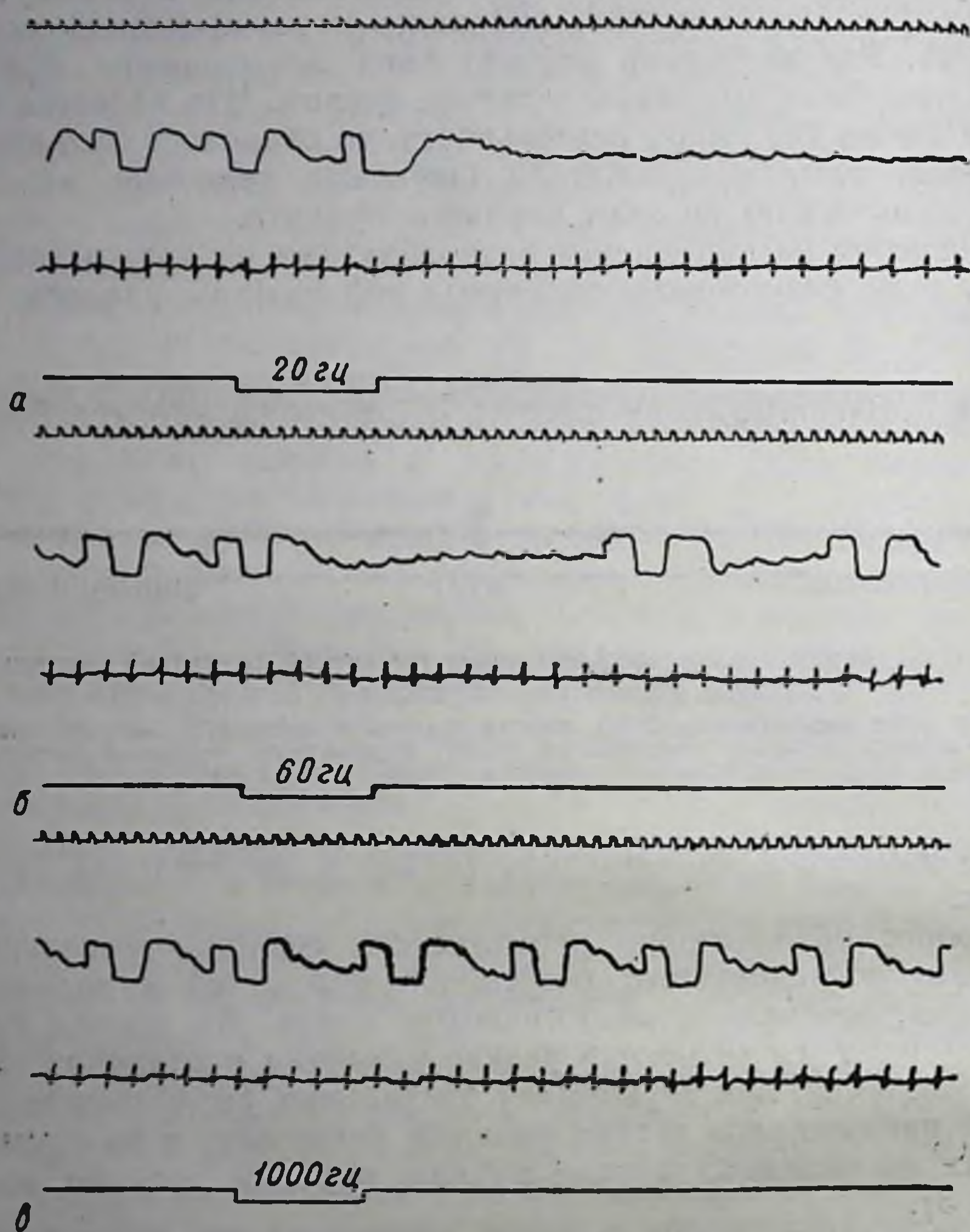


Рис. 2. Дыхательная реакция на звуки разной частоты у *orphisaurus arus* (из работы В. И. Багрянского).

а — 20 гц; б — 60 гц; в — 1000 гц. Сверху вниз: отметка времени в секундах, пневмограмма, кардиограмма, отметка раздражения.

позднем этапе, чем условных двигательных рефлексов, остается в силе. Это получает подтверждение и в опытах Г. З. Абдуллина (1958а), свидетельствующих о различной локализации замыкания вегетативных условных рефлексов на разных уровнях филогенеза. Выполнение этих опытов было связано с установлением фактов значительного нарушения функции подкорковых цен-

тров при рентгеновском облучении головы животных (М. Н. Ливанов и Д. А. Бирюков, 1959; Г. З. Абдуллин, 1958; Д. Г. Шефер, 1936; Н. А. Португалов, 1956; и др.).

О различной локализации замыкания разных условных рефлексов у животных, имеющих неодинаково развитую нервную систему, свидетельствуют результаты сравнительного изучения влияния рентгеновского облучения на двигательные и вегетатив-

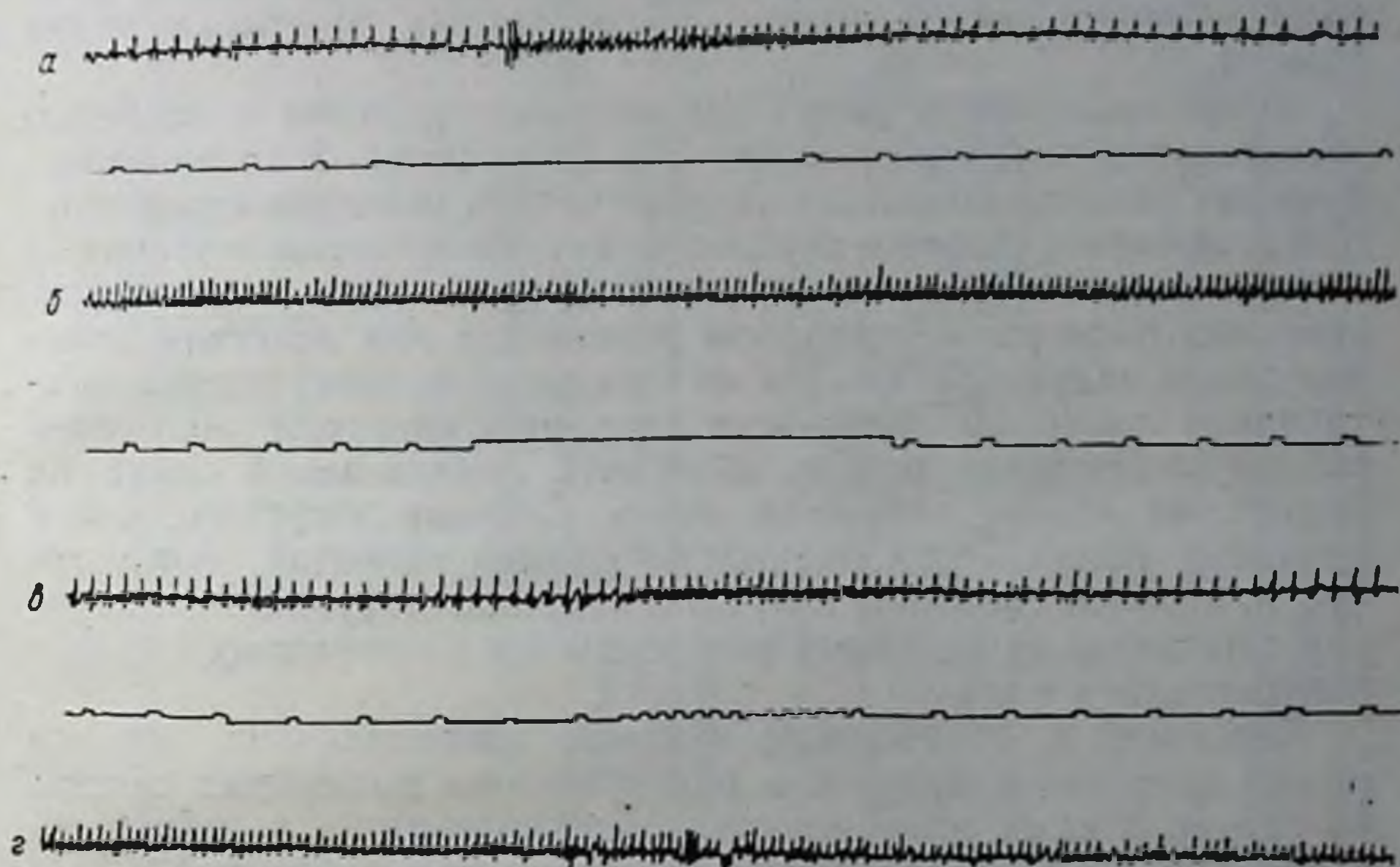


Рис. 3. Различия в проявлении рефлекторной сердечной реакции у кур и голубей в раннем постэмбриональном онтогенезе (из работы О. В. Богданова).

а — голубь 25 дней, увеличение частоты сердцебиений на звук; б — курица 1½ месяцев, отсутствие реакции со стороны сердца на звук; в — голубь 25 дней, увеличение частоты сердцебиений при уколе; г — курица 1½ месяцев, отсутствие реакции со стороны сердца при уколе.

Сверху вниз: ЭКГ, отметка времени с отметкой раздражения (для в и г отметка общая).

ные (сердечные и дыхательные) условные рефлексы у голубей и кроликов.

В опытах на голубях было обнаружено, что двигательнo-пищевые условные рефлексы, осуществляющиеся главным образом передними отделами головного мозга (В. В. Петелина, 1958; В. И. Багрянский, 1958), не претерпевают заметных изменений при облучении головы в возрастающих дозах от 100 до 2000 р. При этом на фоне сохраняющихся двигательных условных рефлексов возникали резкие расстройства двигательнo-координационных функций. Эти факты можно понять только исходя из представления о преимущественном поражении ионизирующим излучением подкорково-стволовых частей головного мозга.

Дальнейшие исследования, проведенные также на голубях, показали значительное изменение вегетативных условных рефлексов под влиянием лучевого воздействия при дозах 100—500 р. Учитывая предыдущие данные, а также литературные сведения о преимущественном поражении при действии ионизирующих излучений подкорково-стволовых образований головного мозга, можно прийти к выводу о том, что более быстрое нарушение вегетативных условных рефлексов лучевым воздействием связано с локализацией места замыкания их в этих отделах (рис. 4, 5).

У кроликов после облучения головы сердечные и особенно дыхательные условные рефлексы не изменяются. В то же время фоновая частота дыхательных движений и сердечных сокращений изменяется скорее и глубже, чем соответствующие условные рефлексы (рис. 6). Это подкрепляет представление о преимущественном подкорково-стволовом поражении при действии ионизирующих излучений. Исходя из этих данных, устойчивость вегетативных условных рефлексов при рентгеновском облучении головы у кроликов можно объяснить локализацией места их замыкания в коре головного мозга. Следует допустить, что у кроликов, обладающих значительно более развитой, чем у голубей, нервной системой, в процессе эволюции функция замыкания вегетативных условных рефлексов из подкорковых отделов переместилась в кору.

Перейдем к обсуждению фактов, показывающих, что не только скорость и прочность образующихся временных связей, но подчас и сама возможность возникновения их у некоторых видов животных определяются качеством раздражителей.

Приведем некоторые результаты наших наблюдений.

В лаборатории был получен большой материал по образованию условных рефлексов у разнообразных рыб. У костистых рыб (горбылей, карпов) оборонительные условные рефлексы на свет вырабатывались на 6—8-м сочетании (Н. Н. Тимофеев, 1957; Ф. П. Ведяев, 1956); у придонной рыбы (морского ерша) условный рефлекс на свет не вырабатывался совсем, даже после 345 сочетаний (А. В. Бару, 1955). У ската хвостокола, живущего в неглубоких бухтах, условный оборонительный рефлекс на звук образовался после 5—8 сочетаний; у шиповатых скатов, ведущих глубоководный, донный образ жизни, для образования такого же рефлекса необходимо применить несколько десятков сочетаний (А. В. Бару). Наши данные дополнили и расширили более ранние наблюдения (Ю. П. Фролов, 1925; Г. О. Булл, 1936, 1951; и др.). В новейшее время опубликована работа Р. Ю. Касимова (1958), касающаяся тех же вопросов.

У зайцев при сочетании зрительного раздражения в виде движущегося в поле зрения предмета с тактильным раздражением только определенного участка кожи (область шеи сверху) или при звуковом раздражении характера причмокивания, изда-

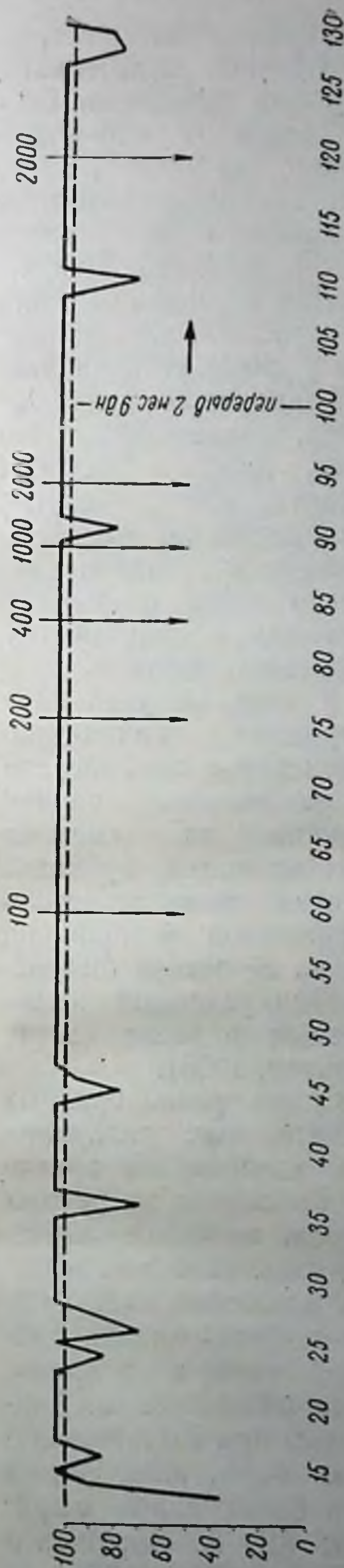


Рис. 4. Динамика двигательных и пищевых условных рефлексов голубя до и после рентгеновских облучений головы (из работы Г. З. Абдуллина).

По оси ординат — условные и безусловные рефлексы в процентах; по оси абсцисс — № опытов. Сплошная линия — условные рефлексы; пунктирная линия — безусловные рефлексы; стрелки вниз и цифры — облучение соответствующими дозами в рентгенах; стрелка вправо — начало двигательных нарушений.

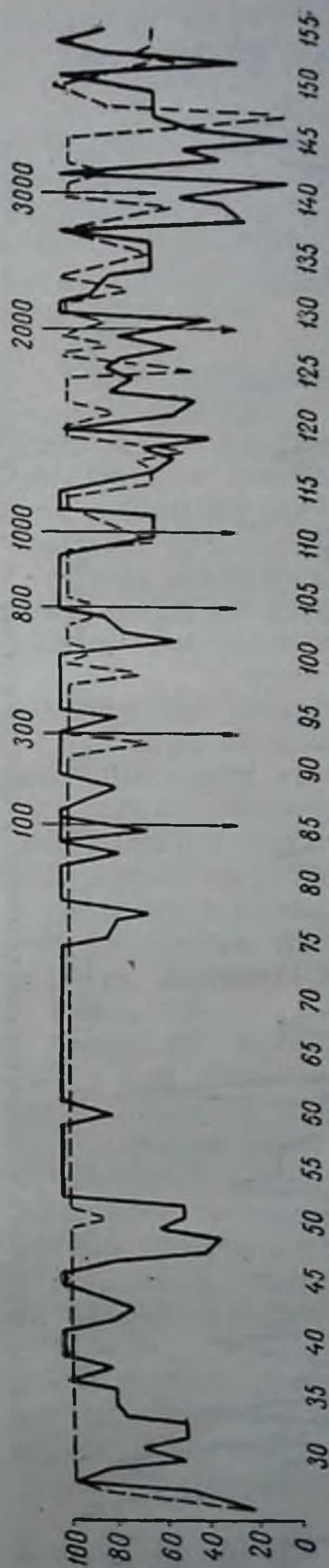


Рис. 5. Динамика сердечных и дыхательных условных рефлексов голубя до и после рентгеновских облучений головы (из работы Г. З. Абдуллина).

По оси ординат — условные рефлексы в процентах; по оси абсцисс — № опытов; сплошная линия — сердечные условные рефлексы; прерывистая — дыхательные условные рефлексы; стрелки вниз и цифры — облучение соответствующими дозами в рентгенах.

ваемого сосущим животным, возникали крайне быстро (при 3—4-м сочетании) весьма выраженные и прочные дыхательные

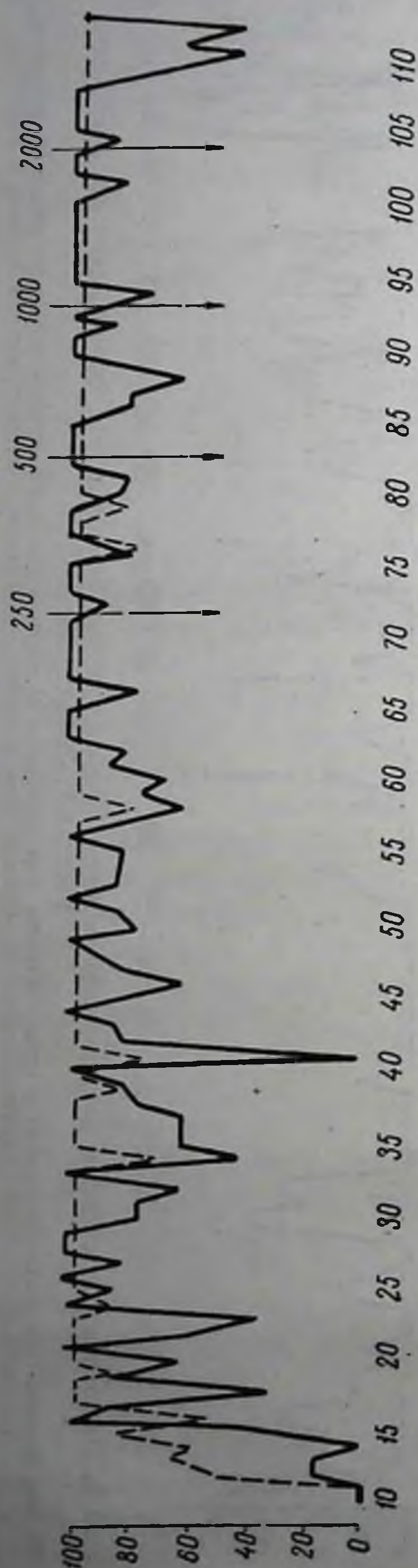


Рис. 6. Динамика сердечных и дыхательных условных рефлексов кролика до и после рентгеновских облучений головы (из работы Г. З. Абдуллина).

По оси ординат — условные рефлексы в процентах; по оси абсцисс — № опытов; сплошная линия — сердечные условные рефлексы; прерывистая линия — дыхательные условные рефлексы; стрелка вниз и цифры — облучение соответствующими дозами в рентгенах.

условные рефлексы. Они оказались типичными только для зайцев, получить подобные рефлексы у кроликов не удалось (В. И. Климова, 1955 а).

При изучении влияния на дыхательные движения у диких уток различных запаховых раздражителей, отмечалось, что мята, деготь, уксусная кислота, эфир и другие совершенно не вызывали каких-либо изменений; только запах розмарина приводил к отчетливому учащению дыхания.

У этих же уток звук метронома каких-либо изменений в пнеймограмме не вызывал, однако реакция на «манок» (имитирующий кряканье селезня) оказалась столь выраженной и прочной, что на ее основе был образован условный дыхательный рефлекс (В. Г. Осипова, 1955).

Среди разнообразных обонятельных раздражений, которые мы применили в опытах на речных бобрах, наиболее заметные изменения дыхательных движений наступали при действии запаха бобровой струи, в то время, когда изменения пнеймограммы при действии ацетона, эфира, хлороформа были более слабо выражены (Д. А. Бирюков и Н. И. Аринчин, 1955).

Среди самых разнообразных звуков, влияние которых изучалось на лисах, шелест и писк мыши заняли совершенно особое место, неизменно вызывая выраженные изменения пневмограммы (Н. Г. Голева, 1955).

Наблюдая за двигательными реакциями медвежонка, мы имели возможность убедиться, что резко тормозящие и возбуждающие влияния оказывали звуки медвежачьего рычания, записанные предварительно на магнитофоне. Звучание же звукогенератора, даже превосходящей силы, подобного влияния не оказывало, вызывая обычную ориентировочную реакцию (М. И. Яковлева и Т. М. Загорулько, 1958).

Приведу еще один факт, показывающий, насколько точно устанавливается соотношение функций и условий среды в пределах даже одного анализатора. Наибольшая выраженность электрической реакции среднего мозга лягушки наблюдается при освещении глаза синими и зелеными лучами по сравнению с равноэнергетическими желтыми и красными (рис. 7). Это показывает, что зрительный анализатор лягушки наиболее приспособлен к восприятию сине-зеленой части спектра, что находится, по-видимому, в соответствии с экологическими условиями ее обитания (Т. М. Загорулько, 1957).

В последнее время у нас выяснялся характер interoцепции в сравнительно-физиологическом ряду в зависимости от адекватности раздражителей. Соответствующие опыты при испытании действия механических, тепловых и химических раздражителей показали (контролем были сердечно-сосудистая и дыхательная реакции), что наиболее выраженным был эффект со стороны interoцепторов желудка у кошек, лис и кроликов, в меньшей степени — у крыс и птиц; у амфибий и рыб не удалось установить сердечно-сосудистой рефлекторной реакции, изменялась лишь дыхательная кривая (Н. Н. Тимофеев, 1958).

Эти результаты показывают, что вопрос об адекватности раздражителей сохраняет свое значение и для interoцепторов. Если учесть, что мы не приводим здесь большого количества фактов, опубликованных ранее, то на основании всего вместе взятого мы можем, таким образом, совершенно определенно утверждать, что характер реакции животного на то или иное воздействие среды определяется не только физической или химической характеристикой раздражителя, но в значительной степени зависит от того, сколь тесно входит в естественную среду обитания животного этот раздражитель.

Вместе с тем, это общее положение требует дальнейшего экспериментального изучения, так как оно тесно связано с некоторыми важными вопросами и в первую очередь с вопросом о силе раздражения (имея в виду физиологическую интерпретацию этого понятия).

В результате опытов на собаках сложилось прочное убеждение, что звуковые раздражители действуют сильнее световых.

Имелась тенденция считать это общим правилом. Однако на основании изложенного следовало ожидать, что это утверждение в сравнительно-физиологическом разрезе подлежит пересмотру. Действительно, факты свидетельствуют, что вопрос

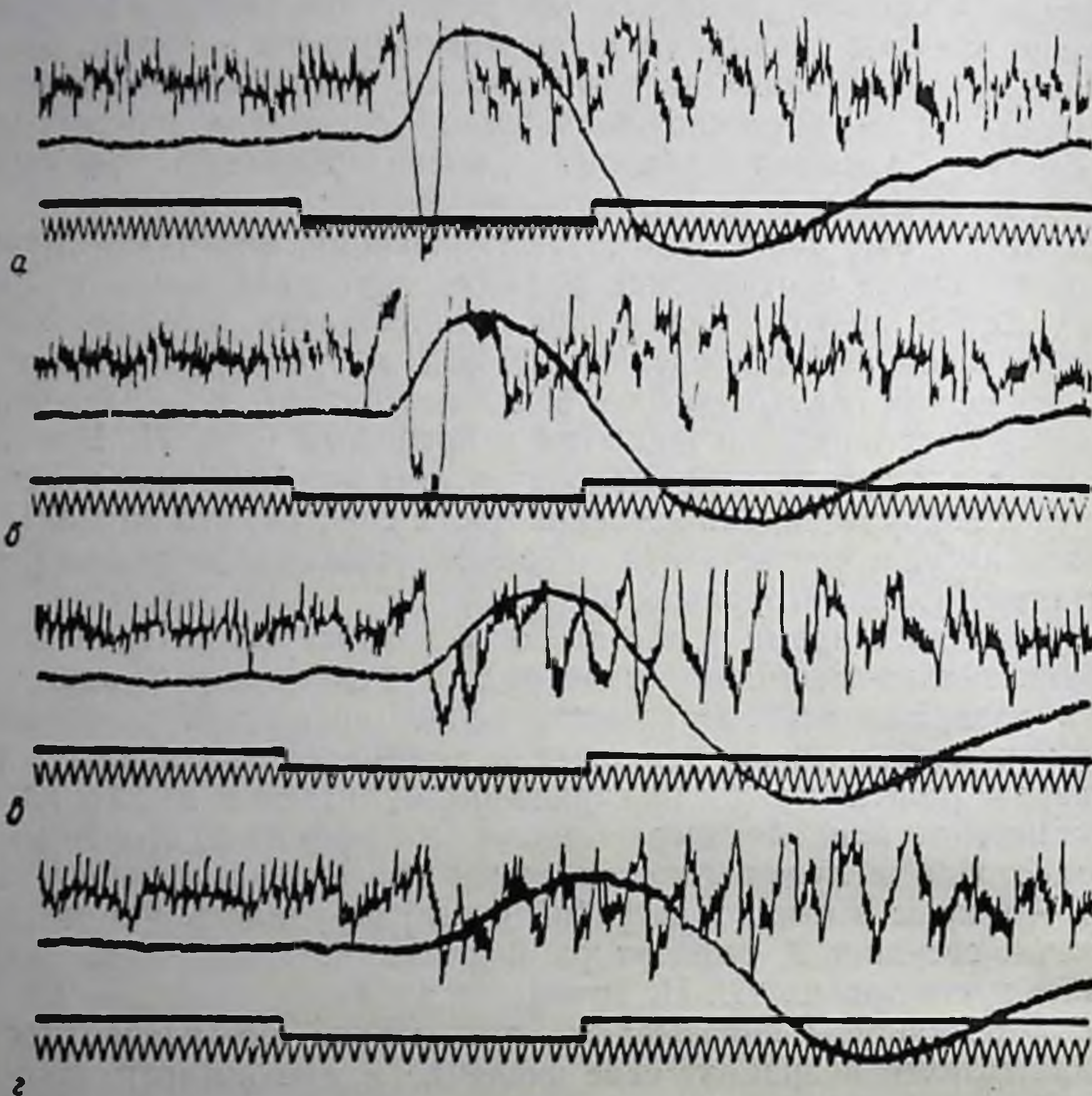


Рис. 7. Электрические реакции сетчатки и зрительной покрывки при освещении глаза лягушки светом разной длины волны (из работы Т. М. Загорулько).

а — синий (длина волны средняя — 468 микрон); б — зеленый (длина волны средняя — 523 микрон); в — желтый (длина волны средняя — 589 микрон); г — красный (длина волны средняя — 646 микрон);

Верхняя кривая — электрограмма зрительной покрывки; нижняя кривая — электроретинограмма; вторая снизу — отметка светового раздражения; внизу отметка времени — $1/60$ сек.

о соотносительной физиологической силе раздражений должен решаться конкретно для представителей каждого вида в зависимости от того, какова степень экологической адекватности применяемого раздражителя.

Ф. П. Ведяев изучал двигательные-оборонительные условные рефлексы на одновременный комплексный раздражитель у голу-

бей. В качестве комплексного раздражителя применялось действие света в сочетании с звучанием зуммера. Изолированное применение компонентов комплекса без подкрепления показало, что рефлекс на свет сохраняется значительно дольше, чем на зуммер. Это дало основание признать действие света более сильным физиологическим раздражителем по сравнению с зуммером. Указанное связано, как можно полагать, с экологией птиц, у которых зрительный анализатор является ведущим.

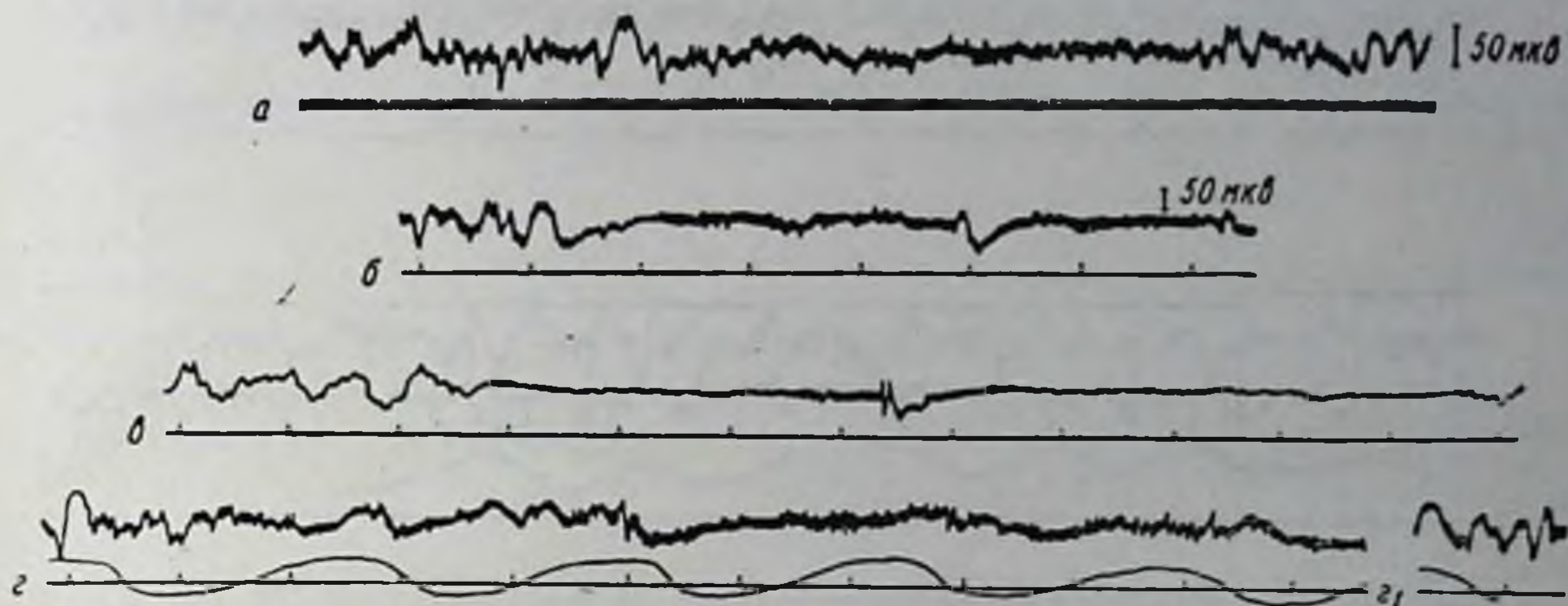


Рис. 8. Реакция угнетения медленных колебаний фоновой электрической активности у голубя (а) и совы (а, б, г) в ответ на экологически адекватные раздражители. (Отражение реакции угнетения медленных колебаний фоновой электрической активности (реакция десинхронизации) биологического значения раздражителя) (из работы Т. М. Загорулько).

а — реакция на световое раздражение большой яркости; б — на освещение глаз слабым светом; в — на выключение света, г — на звуковое раздражение, г₁ — продолжение г (восстановление фона через 11 сек. после прекращения действия раздражителя; г₂ — применение раздражителя).

В последнее время это было подтверждено весьма точным методом электрофизиологических наблюдений. Удалось установить, что угнетение «монотонной» электрической активности затылочной области полушарий мозга у голубей наступает в наибольшей степени при световом раздражении по сравнению со звуковым (Т. М. Загорулько, 1955; В. И. Багрянский, 1958).

Если в опытах с условными рефlekсами до этого была установлена большая физиологическая сила именно светового раздражения, то в полном соответствии с этим оказалось и особенно сильно выраженное угнетение спонтанных электрических колебаний. Реакция угнетения в ответ на световое раздражение не угасала при применении до 20 раздражений в одном опыте и после 100 и более повторных применений раздражителя в течение нескольких опытов (рис. 8).

При действии звуковых раздражителей (метроном, звонок)

уже после 10—20 применений наблюдается значительное ослабление реакции вплоть до ее отсутствия в отдельных опытах.

В отличие от опытов с голубями у кроликов было обнаружено большее угнетение медленных ритмов электрической активности коры при воздействии на звуковой анализатор

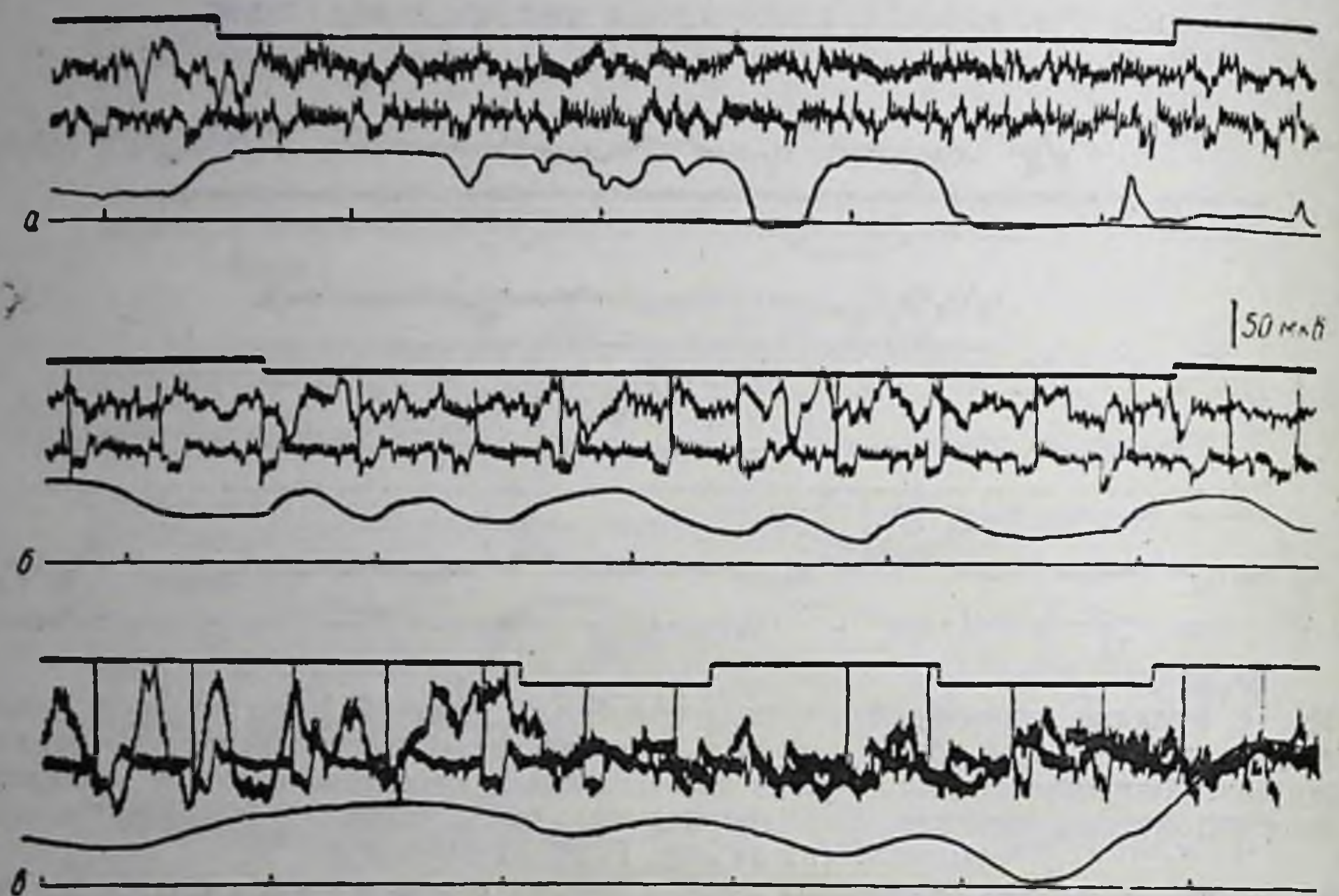


Рис. 9. Отличия в реакциях на чистый тон и экологически адекватный раздражитель — звук манка — у домашней утки (из работы Т. М. Загорулько).

а — ориентировочная реакция на тон 500 гц (угнетение медленных ритмов ЭЭГ, учащение сердцебиений, изменение дыхания), 3-е применение раздражителя; б — угасание ориентировочной реакции на тон 500 гц (отсутствие дыхательной реакции и угнетения медленных ритмов ЭЭГ), 15-е применение; в — отсутствие угасания ориентировочной реакции на экологически адекватный раздражитель — звук манка (приборчик для подражания звуку естественного крикания уток), наносится 46-е раздражение. Сверху вниз: отметка раздражения, ЭЭГ, ЭКГ, пневмограмма, отметка времени ($\frac{1}{60}$ и 1 сек).

(Т. Н. Соллертинская, 1958; В. И. Багрянский, 1959). Световой раздражитель оказался для этих животных менее эффективным. Имеются все основания связать эти особенности с различной экологической значимостью раздражителей у разных животных.

Четкие различия в реакциях домашней утки на чистый тон и звук манка (являющийся раздражителем экологически адекватным) показаны в опытах Т. М. Загорулько (рис. 9).

О. В. Богданов, проводя наблюдения на голубях в ранний постэмбриональный период, убедился, что световые раздражители, которые, как это было указано выше, являются экологически адекватными у взрослых голубей — в ранний постэмбрио-

нальный период уступают свое место раздражителям звуковым (рис. 10).

Эти факты с новой силой выдвигают перед нами вопрос об экологической адекватности раздражителей. Возникает вопрос о сменности роли ведущих анализаторов в эмбрио- и онтогенезе. Интересные данные в этом отношении представил Я. А. Милягин (1957), показав определяющую роль различных анализаторов на различных этапах онтогенеза. В этом отношении приобретают существенное значение опыты В. И. Климовой (1958), которая, исследуя так называемые натуральные рефлексы ще-

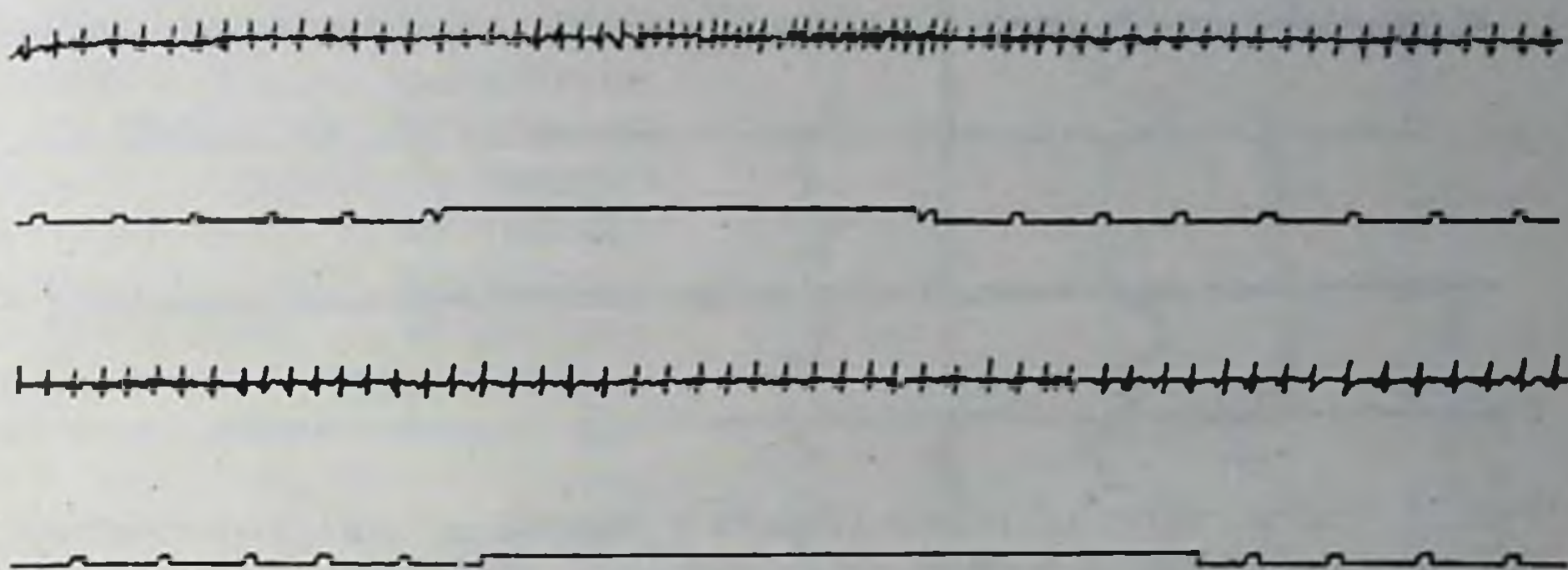


Рис. 10. Влияние звуковых и световых раздражителей на сердечную деятельность у голубя в ранний постэмбриональный период (из работы О. В. Богданова).

Выраженная рефлекторная сердечная реакция на звуковой раздражитель при отсутствии реакции на световой раздражитель у голубей 1-го месяца постэмбриональной жизни. Сверху вниз — ЭКГ; отметка времени с отметкой раздражения.

нят и крольчат, начиная от самых ранних периодов постнатального развития, убедительно показала, что оба компонента — врожденный и приобретаемый — имеют в этой рефлекторной деятельности совершенно определенную роль. Подробнее мы остановимся на этих опытах ниже.

Продemonстрированное выше значение экологической адекватности раздражителей проявляется уже в довольно раннем постэмбриональном периоде. Так, в исследованиях О. В. Богданова было показано, что реакция диких голубей на адекватный раздражитель проявляется уже на 8-й день после вылупления (рис. 11).

Таким образом, ясно, что общий вопрос об экологической адекватности раздражителей является гораздо более сложным, чем об этом думают некоторые исследователи, считающие, что проблема сводится к вопросу об исследовании натуральных или ориентировочных рефлексов (А. Д. Слоним, М. Е. Лобашев).

Экологическая адекватность раздражителей играет большую роль не только как основной фактор, определяющий условия

образования временных связей, но имеет существенное значение и в других отношениях.

Назовем один из важнейших вопросов, который касается пределов и возможностей восприятия анализатором падающих на животное раздражителей.

Часто, произвольно исходя из ощущения собственных, обычно слышимых, видимых и обоняемых, раздражителей, исследователи делают выводы о наличии таких же анализаторных способностей у тех или иных животных. В результате выдвигаются неоправданные заключения, например об отсутствии слуха у че-

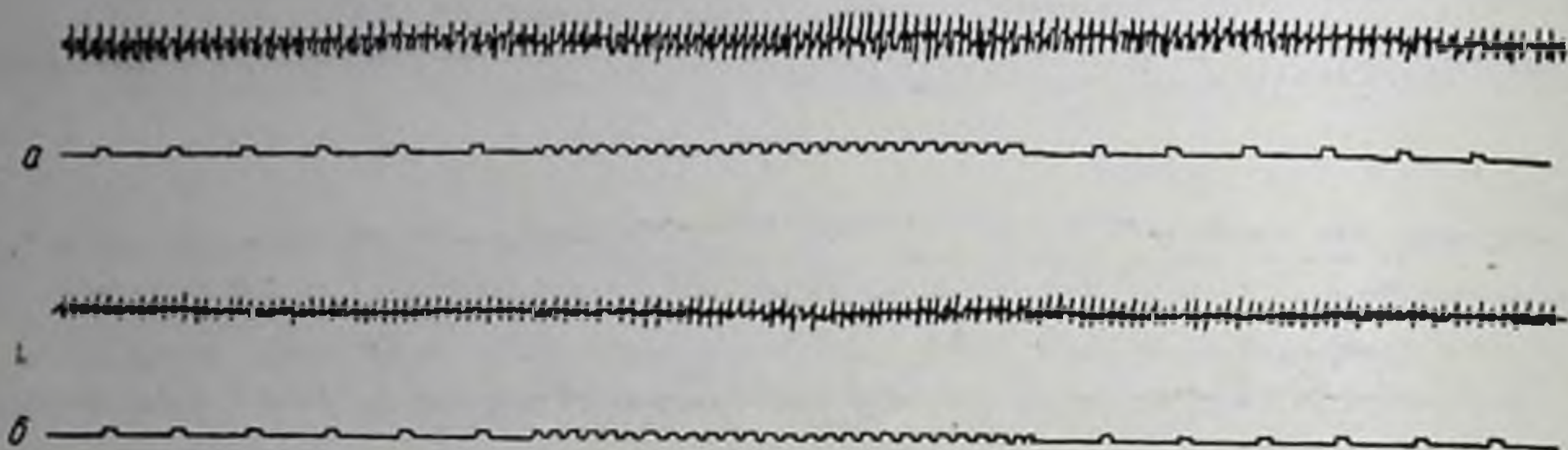


Рис. 11. Рефлекторные сердечные реакции у голубей в раннем постэмбриональном периоде (из работы О. В. Богданова).

Рефлекторные изменения частоты сердцебиений у диких (а) и домашних (б) голубей 8-го дня постэмбриональной жизни при обдувании воздухом комнатной температуры. Четкая реакция у диких голубей при мало выраженной у домашних.

Сверху вниз — ЭКГ; отметка времени с отметкой раздражения.

репах (Г. С. Шестакова, 1950; В. И. Гусельников, 1956; К. А. Иорданис, 1957; и многие другие). В действительности же ухо этих животных, как показали недавние исследования микрофонного потенциала улитки Уивер и Вернон (Wever and Vernon 1956), весьма чувствительно к низким частотам (до 500 гц). Однако в сторону более высоких частот пороги круто возрастают. У нас в лаборатории Цао Сяо-дин обнаружила различную чувствительность по частотному спектру слухового анализатора крысы. Реакция угнетения медленных волн ЭЭГ наиболее выражена у крысы на звук с частотой 1000—1200 гц и очень слаба или может совсем отсутствовать на звуки более низкой частоты (рис. 12).

В нашей лаборатории изучалась также чувствительность к цветным раздражителям у представителей различной экологии. Так, в зрительном анализаторе черепахи, сетчатка которой почти лишена палочек, электрические ответы максимальной амплитуды развиваются в полушариях головного мозга в ответ на световые раздражения в области желтых и красных цветов (длина волны — 589 микрон и 646 микрон). У этих животных в отличие от лягушек синие и зеленые цвета (длина волны — 468 микрон и 523 микрон) вызывают гораздо более слабые реакции (Заго-

рулько, 1958) ¹. Данные эти полностью согласуются с выводами исследования Форбса, Бурлея и Нейланда (Forbes, Burleigh and Neyland, 1955), проведенного в биологической лаборатории Харвардского университета, регистрировавшими электроретинограмму и анализирувавшими ее волну.

Как вытекает из изложенного выше, выдвинутое нами положение об экологической адекватности раздражителей имеет существенное значение для физиологии анализаторов. Изученная еще весьма недостаточно эта важнейшая область физиологии может получить свое истинное научное развитие только на основе учета экологических факторов нервной деятельности человека и животных.

Отступление от этого правила с неизбежностью приводит не только к ограничению возможностей исследования, но даже и к прямым ошибкам. В подтверждение этого достаточно сослаться на опубликованную недавно большим специалистом в области электрофизиологии Р. Гранитом (1957) капитальную сводку по электрофизиологическому исследованию рецепции. Насыщенная бога-

¹ Получено в условиях острого опыта под уретановым наркозом. Отведение от обнаженного мозга с твердой мозговой оболочкой. Использованы равноэнергетические фильтры, изготовленные в Государственном оптическом институте в Ленинграде.

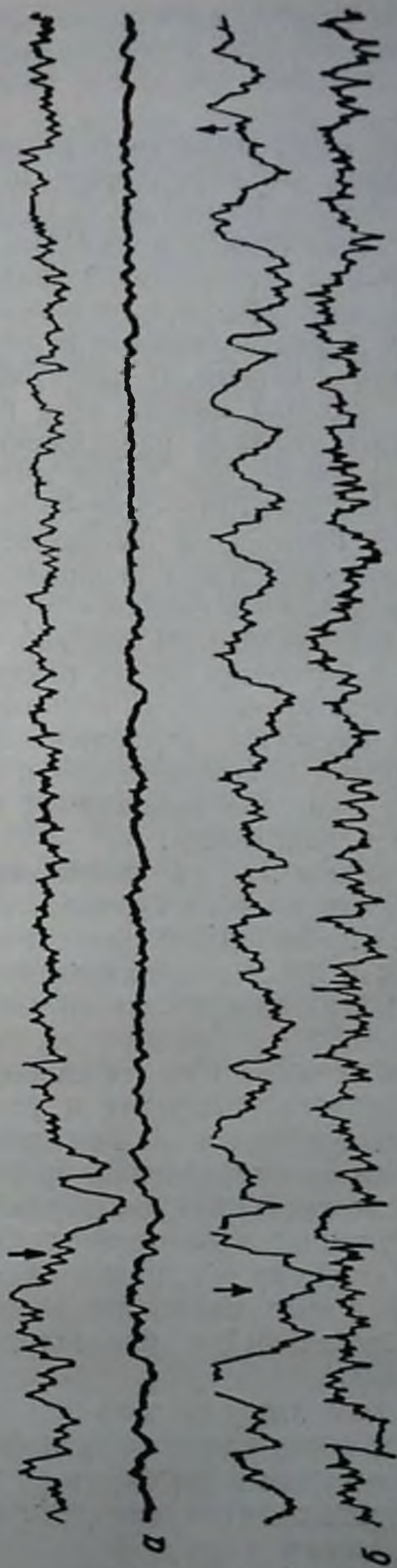


Рис. 12 Электроэнцефалографическая запись корковой и подкорковой электрической активности при звуковом раздражении у крыс (из работы Цао Сяо-дин).
а — при 1000 гц; б — при 200 гц.

тым фактическим содержанием книга обращает на себя внимание тем, что весь материал описывается вообще, вне анализа роли качества, тем более экологического значения раздражителей.

Нет необходимости повторяться, доказывая, что такое абстрактное, небιологическое изложение проблемы значительно ограничивает возможности изучения.

Как известно, у нормальных животных под влиянием периферических раздражений развивается реакция, аналогичная депрессии альфа-ритма у человека. При этом относительно медленные и редкие колебания потенциалов уступают место более быстрым и частым. В монографии А. И. Ройтбака (1955) говорится, что для вызова этой реакции наиболее эффективными являются болевые раздражения, менее эффективными — проприоцептивные, еще менее эффективными — звуковые и наименее эффективными — зрительные раздражения.

Если Гранит мог бы значительно обогатить свои исследования внесением в них экологических мотивов, то А. И. Ройтбак мог бы избежать сделанного им в силу игнорирования этих мотивов ошибочного заключения. Мы не будем касаться роли болевых и интероцептивных раздражителей, имеющих особое биологическое значение, но в отношении экстероцептивных зрительных и слуховых раздражителей его заключение, сделанное абстрактно, безотносительно к конкретным представителям животного мира, как показывают многие факты, полученные нами, является ошибочным.

По-видимому, мы имеем основание сопоставить эти факты, считая, что во всех случаях избирательность животного к какому-то определенным раздражителям, а значит и физиологическая сила действующих раздражителей обусловлены значением именно этих раздражителей в обычных для животного условиях обитания.

Важность вопроса об избирательной способности каждого растительного организма к условиям внешней среды подчеркнул в свое время К. А. Тимирязев. «Придавая главное значение явлениям приспособления, прилаживания организма к условиям его существования, — писал он, — мы тем самым признаем основным принципом биологического прогресса — *пользу* того или иного свойства, — принцип в основе *экономический*, почему Геккель и был прав, предложив для всей этой области биологии, создавшейся благодаря Дарвину, новое название — *экологии*».¹

Мы до сих пор останавливались главным образом на фактах, показывающих значение экологической адекватности раздражителей. Некоторые данные (а из них особенно важны те, которые явились результатом электрофизиологических исследований) по-

¹ Избр. соч., т. 3, 1949, стр. 579.

казывают, что влияния экологических факторов идут довольно далеко и охватывают также и собственно процессы в центральной нервной системе.

Так, например, при изучении тормозной функции у котов мы не без удивления убедились в их способности к весьма тонким, более высоким звуковым дифференцировкам, чем у собак. Коты весьма быстро и полно дифференцировали, например, звучание метронома с частотой от 198 до 204 минут (А. А. Маркова, 1955).

Столь высоко развитое торможение является, по-видимому, результатом постоянного упражнения этой функции при пищевых рефлексах вида в естественных условиях.

Мы могли бы сообщить о многих фактах подобного характера. Однако и приведенного достаточно, чтобы признать, что среди однородных по физическим и химическим свойствам раздражителей внешней среды выделяются некоторые, влияющие специфично на различных животных. По-видимому, это объясняется тем, что данные раздражители были связаны с экологическими условиями существования животного.

Понятие об адекватности, или соответствии условных и безусловных раздражителей в сравнительной физиологии, конечно, не противоречит общим принципам павловского учения, гласящего, что всякое изменение внешней или внутренней среды может стать условным раздражением. Признавая это, не приходится, однако, сомневаться в том, что в неограниченном ряду возможных раздражителей одни из них окажутся более, а другие менее действенными. Это будет зависеть от того, как близок к естественной среде и образу жизни животного данный раздражитель. Лишь в этом смысле мы и говорим, что при сравнительно-физиологических исследованиях конечный эффект действия раздражителя определяет не столько его физическая или химическая характеристика, сколько его физиологическая и экологическая значимость.

Приведенные выше опытные данные подтверждают это положение. Свидетельствуют об этом и высказывания И. П. Павлова. В начале своей книги «Лекции о работе больших полушарий головного мозга» И. П. Павлов приводит пример природных, а не искусственных раздражителей. Он говорит о виде и звуках сильного зверя и о сигнальном значении их для слабого зверька.

«Существенный признак высшей нервной деятельности,— писал по этому поводу И. П. Павлов,— состоит не только в том, что здесь действуют бесчисленные сигнальные раздражители, но и в том существенно, что они при определенных условиях меняют свое физиологическое действие... Окружающая животное среда так бесконечно сложна и находится в таком постоянном движении, что сложная замкнутая система организма, лишь

тоже соответственно колеблющаяся, имеет шансы быть с ней уравновешенной».¹

В связи именно с этим по-разному может проявляться значение одного и того же раздражителя для животного. Если какое-либо влияние среды обычно входило в круг условий жизни животного, то оно в лабораторных исследованиях особенно легко приобретает роль условного раздражителя.

В этом отношении интересны высказывания Н. Е. Введенского (1913): «...В зависимости от условий существования в той или другой среде у животных выработались и органы, и способы их действия для тех или других физиологических целей, очень разнообразные и в то же время целесообразно действующие для своего назначения» (стр. 461).

Экологическая адекватность раздражителей — это тема, которая за последнее время начинает привлекать внимание исследователей.

Так, Шнейдер (Schneider, 1954), изучая отличия поля зрения земноводных, установил связь их с экологическими особенностями видов. Уэйдман (Weidmann, 1956) сопоставляет некоторые особенности поведения крякв с их экологией. А. Б. Коган (1956, 1959), применяя электрофизиологические приемы исследования, прямо подтвердил описанную нами зависимость уровня развития анализаторной деятельности от экологических условий. Теоретический анализ роли факторов среды дали Мейсон и Лангенхейм (Mason and Langenheim, 1957). Экологическое значение естественных раздражителей показали на гольянах Вольфарт (Wohlfahrt, 1957), на кошках — Л. А. Топоркова (1957).

Сравнительные исследования показывают, как мы уже это отмечали, специфичность реакций угнетения спонтанной электрической активности, которые зависят от качества раздражителя и в ряде случаев от того, как близок раздражитель по своему биологическому значению к экологии животного.

Так, максимальную эффективность для вызова реакции угнетения спонтанной активности обнаружили Рейнбергер, Джаспер (Rheinberger and Jasper, 1937) на тактильные и слуховые раздражения у кошек; Трэвис, Милизен (Travis and Milisen, 1936) — на имитацию крысиного крика у крыс; Джерард, Юнг (Gerard and Young, 1937) — на обонятельное раздражение у лягушек.

Необходимо подчеркнуть, что экологически обусловленные особенности жизнедеятельности отражаются не только на анализаторной части рефлекса, они определяют также скорость, прочность и даже возможность образования рефлекса в зависимости от того, на какую деятельность образуется рефлекс. Имеется в виду различная степень физиологической и биологи-

¹ Полн. собр. соч., т. IV, 1951, стр. 30.

ческой тренированности того или иного органа, определяющаяся характером и условиями жизнедеятельности.

Мы в свое время приводили полученные в этом направлении факты. Так, например, двигательный условный рефлекс в виде поднятия одной лапы у голубя получить не удастся, а у кур он возникает легко. Мы объясняли это пищедобывательным использованием лап, имеющим место у кур и отсутствующим у голубей. Кур вообще можно часто видеть стоящими на одной ноге. Этот факт после первого сообщения о нем (Т. В. Секретарева, 1948) был подвергнут повторному исследованию. На основании опытов на лягушках, голубях, морских свинках, кроликах (В. И. Климова, 1948; А. В. Бару, 1951; М. Ломовцева, 1947; В. Тепляков, 1949; и др.) можно с полной уверенностью утверждать, что образование условного локального движения одной конечности у названных выше животных невозможно.

Мы объясняем это только тем, что подобный двигательный акт, хотя и может быть вызван в порядке безусловнорефлекторном, вместе с тем не входит в обычный жизненный обиход животных. Вероятно, если бы мы не останавливали опытов после 200—400 сочетаний и довели количество их до 2000—2500, как это сделал в свое время Н. Ф. Тюмянцев (1930), мы «воспитали» бы временную связь. Однако какова была бы ее приспособительная роль?

Следует сказать, что даже у лягушки, и тем более у морской свинки и кролика, наблюдались как бы эквиваленты образуемой условной реакции. Это проявлялось в том, что животные принимали своеобразные оборонительные позы при действии условного раздражителя (В. И. Климова, 1948; М. Ломовцева, 1947).

Таким образом, речь идет не об отсутствии способности образовывать двигательные временные связи, а о невозможности образовать истинный условный рефлекс в виде деятельности в природных условиях, не присущей животным, в данном случае — поднятия одной лапы (Х. Цуге, 1957).

Дальнейшие исследования показали, что условные рефлексy, двигательные и сердечные, у диких животных и птиц возникают в общем скорее, чем у домашних. Это особенно наглядно выступает, когда сравниваются близкие животные, например кролик и заяц, курица и куропатка.

В новейшее время это подтвердила в нашей лаборатории Е. А. Корнева (1958), выполнившая большое сравнительно-физиологическое исследование по условным рефлексам сердца. Один из выводов, к которым она пришла, заключается в том, что скорость образования и величина положительных сердечных условных рефлексов зависят от уровня организации животного и биологической тренированности его сердца. Так, у собак и голубей сердечные условные рефлексy образуются быстрее и

более выражены, чем у кроликов. То же относится к скорости переделки дифференцировок в положительные условные рефлексы.

Интересные результаты были получены в наблюдениях последовательного торможения после применения дифференцировочного раздражителя на кроликах при изучении сердечных условных рефлексов. Это торможение оказалось очень кратким: от 5 до 20 секунд. Между тем, по нашим же наблюдениям (Ф. П. Ведяев, 1956) и наблюдениям других авторов на пищевых двигательных рефлексах (О. П. Малиновский, 1953), последовательное торможение достигало длительности в 1—2 минуты. Имеются основания считать, что такая краткость последовательного торможения сердечных условных рефлексов зависит от биологических особенностей функций сердца.

Иного характера факты, относящиеся к изучению дыхательных рефлексов, показали, наоборот, чрезвычайно выраженную способность лис тормозить, задерживать дыхательные движения на сроки длительностью до 20 секунд. Есть основания поставить эту особенность, которую мы не встречали у многих других обследованных животных, в связь с условиями добывания пищи лисицами.

Наряду с этим у лисиц обнаружилась способность быстрого (8—15 сочетаний) образования условных дыхательных рефлексов (Н. Г. Голева, 1955).

Сравнение скорости образования дыхательных условных рефлексов у представителей разных видов с достаточно специфичной экологией показало значительные различия. Например, медленно возникали или совсем не образовывались условные дыхательные рефлексы у кур, кроликов, морских свинок по сравнению с голубями, зайцами, лисицами.

Все эти факты, проявляясь в разной форме, свидетельствуют вместе с тем об одном: они говорят о различной легкости (скорости) образования условных рефлексов с разных эффекторных систем (органов движения, дыхания, сердца) в зависимости от степени упражняемости этих эффекторов, связанной с экологией животных.

Еще в 1949 г. я подчеркивал, что скорость образования условного рефлекса зависит, при прочих равных условиях, от экологической адекватности раздражителя и от экологической тренированности эффектора, на который образуется рефлекс.

Проблемы биологии и экологии рефлекторной деятельности не могут быть рассматриваемы вне вопроса о наследовании приобретаемых свойств нервной деятельности.

Как известно, вопрос этот необычайно труден и сложен. В истории его мы встречаем заключения, полученные не столько на основе экспериментов, сколько продиктованные общебиологическими концепциями авторов.

Конечно, вся проблема наследования животным организмом

приобретаемых форм временных связей сложна. Действительно, если бы приспособительное значение временных связей ограничивалось только периодом индивидуального развития и не закреплялось филогенетически, невозможно было бы понять, как осуществляется эволюция вида.

За последнее время вокруг этой проблемы возникла оживленная, но весьма противоречивая дискуссия.

Л. Г. Воронин, весьма подробно, но не точно излагая перипетии с известными опытами Н. П. Студенцова и комментарии к ним, заключает: «Таким образом, миф, созданный сторонниками точки зрения передачи по наследству условных рефлексов, об опытах И. П. Павлова, должен быть рассеян и считаться досадным недоразумением» (1957, стр. 169).

Между прочим Эдриан (Adrian) в интересной статье «Ламаркистский эксперимент» (1954) высказывает более сдержанную точку зрения.

Следует сказать, что в биологическом плане о возникновении безусловных рефлексов из условных высказывались И. И. Мечников, И. П. Павлов, В. М. Бехтерев, Л. А. Орбели, Е. Н. Павловский, П. К. Анохин, А. И. Опарин, И. И. Русецкий, А. А. Машковцев и др.

Интересные мысли в этом отношении принадлежат А. А. Ухтомскому. Он писал, что «кора бдительно примечает такие совпадения, закладывает по их поводу новые связи, сначала временные, а затем могущие закрепиться в качестве опыта и фонда, который будет использован животным для дальнейшей жизни».¹

Противники признания наследственной передачи приобретаемых признаков ссылаются на якобы имевшее место письмо И. П. Павлова к Гуттену, опубликованное в «Правде» от 13/VII 1927 г. Об этом пишет Л. Г. Воронин и в недавнее время Н. Н. Ладыгина-Котс (1951).

Однако такого письма не существовало, речь идет о репортерской заметке, составленной якобы со слов И. П. Павлова.

П. С. Купалов сообщил мне в личной беседе, что после возвращения из Америки И. П. Павлов вынужден был признать, что методика этих опытов Н. П. Студенцова неудачна и поручил Е. А. Ганике разработать более точные способы наблюдения за поведением мышей (что, как известно, и было отлично осуществлено), а его, Купалова, просил принять участие в постановке опытов по наследованию условных рефлексов. Таким образом, вопреки заключению Ф. П. Майорова, высказанному им в книге «История учения об условных рефлексах», И. П. Павлов отказался лишь от дурной методики изучения наследственной передачи условных рефлексов, применявшейся Н. П. Студенцо-

¹ Собр. соч., т. 5, 1954, стр. 225.

вым, а не от самого принципа закрепления в эволюции некоторых приобретаемых функций.

В. К. Федоров (1956), изучая наследственное закрепление результатов тренировки подвижности нервных процессов, получил довольно убедительные результаты. В этой работе автор очень правильно отказался от изучения наследования готового рефлекторного акта, как это делал Студенцов, а обратился к наблюдениям наследования свойств нервной деятельности. Еще более верно поступил А. Б. Коган, избравший объектом своих исследований дафний и также получивший положительные результаты (1956).

Я думаю, что именно в этом направлении скрываются возможности экспериментального подтверждения этого бесспорного, на мой взгляд, утверждения о наследственном закреплении приобретаемых свойств и особенностей нервной деятельности.

Если это не всегда относится к индивидуальности, то наверняка является прерогативой вида. Вместе с тем, надо понимать, что без закрепления этих связей в филогенезе лишается смысла учение Павлова о приспособительном значении условных рефлексов.

Еще Спенсер писал, что если отрицать возможность, а я бы добавил от себя — необходимость, наследственного закрепления некоторых приобретаемых свойств и качеств нервной деятельности, придется отказаться от признания эволюции организмов.

Очень ярко об этом сказал И. П. Павлов: «Я не могу допустить такого расточительства природы, чтобы считать, что каждое новое поколение начинает все сизнова». Некоторые элементарные процессы развития особи, конечно, начинаются вновь, однако речь идет о формировании свойств нервной системы в поколениях.

Определив первоначально проблему как мифическую, Л. Г. Воронин, однако, делает далее вполне приемлемую оговорку: «Вопрос о передаче по наследству условных рефлексов должен решаться в ином плане с учетом биологической значимости этой деятельности... Стремясь ответить на этот вопрос, можно высказать предположение, что по наследству передаются не условные рефлексы, а свойства к образованию условных рефлексов, вернее говоря, их морфологические основания» (1957, стр. 169—170).

Этим самым автор снимает свое определение проблемы как мифической и переводит ее в плоскость научного анализа.

Таким образом, исследование условий превращения индивидуальной, онтогенетической временной связи в видовой, физиологический постоянный безусловный рефлекс является центральным вопросом проблемы. Возможность получения в лаборатории необычайно стойких, практически не угасающих при-

обретенных рефлексов, нам кажется, представляет один из экспериментальных подходов к вопросу.

В связи с изучением экологической адекватности раздражителей мы встретились с одним важным обстоятельством. В ряде случаев мы наблюдали необычную прочность, «неугашаемость» условного рефлекса, возникшего на адекватные раздражители. Отмечалось также, что отдельные раздражители, применявшиеся в опытах, постоянно вызывали тот или иной эффект: изменение дыхания, учащение сердцебиений без последующего угасания.

Приведу некоторые иллюстрации к сказанному. У зайцев был образован условный рефлекс, где в качестве условного раздражителя использовался близкий к естественным звук, имитирующий причмокивание, «подкреплялся» он зрительным раздражением — движением предмета в поле зрения — и тактильным — раздражением кожи в области шеи. Условный рефлекс возник на 3-м сочетании. В течение полутора лет после выработки этого рефлекса, несмотря на применение условного раздражителя без подкрепления более 300 раз, рефлекс сохранился. Когда при этом же подкреплении был образован условный рефлекс на метроном, он угас без подкрепления довольно быстро — после 10 применений.

Очевидно, в первом случае совпадало сочетание двух в какой-то степени адекватных раздражителей — условного и безусловного — и в результате возник столь необычно устойчивый условный рефлекс.

Применяя различные способы образования условных рефлексов, некоторые авторы наблюдали формы их, практически не поддававшиеся угашению. Эти факты подтверждают правильность выдвинутого нами положения о необходимости систематизации разнообразных форм временных связей от простейших к сложнейшим, от неустойчивых к постоянным. Применительно к возможностям физиологического эксперимента это и представит путь к изучению проблемы наследственного закрепления приобретаемых признаков.

Упомянутые выше опыты позволили нам объяснить факты, когда применяемый впервые в опыте раздражитель вызывал определенный эффект, который потом постоянно сохраняется, не угасая. Как известно, особенно по данным С. С. Мусящиковой (1952), ориентировочный рефлекс на любой из применявшихся ею раздражителей (неадекватных) рано или поздно угасал.

Мы же встретились с рядом случаев, когда такого угасания не проявилось. Примером являются сердечные рефлексы на звук плеска воды у диких водоплавающих птиц (Н. И. Аринчин, 1948), двигательные рефлексы на звук манка у диких уток (В. Г. Осипова, 1955), дыхательные рефлексы у зайцев на звук

шелеста бумаги или на движение предмета в поле зрения (В. И. Климова, 1955а).

Пример образованного Климовой «неугашаемого» условного рефлекса позволяет предположить, что и эти рефлексы на плеск, манок, шелест являются не безусловными, а особыми — условными. Какие-то обстоятельства, связанные с их возникновением (по-видимому, экологическая адекватность раздражений условного и неизвестного нам безусловного), сделали эти условные рефлексы по их устойчивости схожими с безусловными.

Описываемые факты привлекают к себе живейшее внимание, так как касаются весьма важной проблемы перехода условных рефлексов в безусловные.

Такие переходные, или, как может быть их было бы правильней называть, промежуточные рефлексы мы получаем, когда условия раздражения и характер рефлекторной реакции в высокой степени экологически соответствуют. Так мы получили условный дыхательный рефлекс у зайцев при действии звука, воспроизводящего причмокивание при сосании, сопровождаемого тактильным раздражением кожи шеи за ушами. Несмотря на многочисленные попытки угасить эту реакцию путем тысячекратного применения условного раздражителя на протяжении 2½ лет, рефлекс сохранился (В. И. Климова, 1955а).

Практически совпали с этим результаты опытов, проведенных на лисях. Выводок лисят был взят из норы. При поступлении в лабораторию у них были исследованы рефлексы на дыхание со стороны разных анализаторов.

Различные звуковые раздражители; в том числе писк мыши, вызывали ориентировочные реакции, довольно быстро угасавшие. Однако после того как пищавшая мышь была пущена в клетку и лиса ее съела, мышиный писк приобрел значение постоянно действовавшего раздражителя, не угасавшего и неизменно вызывавшего дыхательный условный рефлекс (Н. Г. Голева, 1954).

Эти и подобные факты привели нас к необходимости провести сравнительно-физиологическое исследование так называемых натуральных условных пищевых рефлексов. Известные опыты И. С. Цитовича были повторены на щенятах и воспроизведены впервые на крольчатах (В. И. Климова, 1958).

Не останавливаясь подробно на интересных результатах этих исследований, следует подчеркнуть, что их общий итог укрепляет наш взгляд на природу описанных выше промежуточных между условными и безусловными рефлексов. В отличие от принятого мнения эти опыты показали, что в натуральном условном рефлексе есть и врожденные и приобретаемые компоненты.

Таким образом, не все в натуральном рефлексе только воспитывается, как думали об этом И. С. Цитович, В. Я. Кряжев

и др. По-видимому, часть из воспитанного постепенно наследственно закрепляется и приобретает безусловный характер. Представляемые нами данные имеют несомненное значение, даже если оспаривать наше положение о том, что рефлекс на плеск воды, манок, шелест тоже относятся к таким же индивидуально возникшим, но закрепленным до прочности безусловного рефлекса.

Ясно, что выдвижение проблемы перехода условных рефлексов в безусловные в плане единения и разработки общей проблематики павловской физиологии и мичуринской биологии весьма существенно.

Вопрос о переходных формах рефлексов от условного к безусловному в литературе уже поднимался (А. А. Машковцев, 1949, П. К. Анохин, 1949а), однако дело ограничивалось лишь предположительными рассуждениями. Близость натуральных условных раздражителей к безусловным неоднократно подчеркивал А. Д. Слоним. Несомненно, заслуживает внимания наш экспериментальный материал, полученный к тому же путем применения точных методик наблюдения. Так или иначе он может служить иллюстрацией к вопросу о переходных формах на пути превращения условного рефлекса в безусловный.

Мы привели факты, показывающие, что экологические представления, вытекающие из учений И. П. Павлова и И. В. Мичурина, плодотворно стимулируют исследования по эволюции высшей нервной деятельности.

Эколого-физиологические исследования свидетельствуют, что функции высшей нервной деятельности, как и все функции организма, формируются средой — условиями жизни.

Лишь теоретически высказанное положение о единстве организма и среды, прозвучавшее впервые в физиологии еще в XIX столетии из уст И. М. Сеченова, получает все возможности быть раскрытым в эксперименте на основе мичуринского и павловского учений.

Глава III

ОБ ЭВОЛЮЦИИ ТОРМОЗНОГО И ВОЗБУДИТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССОВ

На объединенной сессии АН СССР и АМН СССР, происходившей в 1950 г., были выдвинуты перед медицинской и биологической общественностью основные вопросы физиологического учения И. П. Павлова. Сессия ознаменовала начало нового этапа в развитии физиологической и медицинской науки, в основу которых отныне должны были лечь главнейшие методологические принципы павловского учения. Следуя установкам, провозглашенным на сессии, должны были получить развитие широкие теоретические и экспериментальные исследования по разработке научного наследия И. П. Павлова.

Как показывают истекшие годы, это, к сожалению, не осуществилось в должной степени. Если же говорить о широких массах врачей, приходится признать, что результаты влияния павловского учения на медицину оказались против ожидания недостаточными.

Вместо того, чтобы творчески развивать учение Павлова, из него стали делать некую всеобъясняющую догму. Физиологи, не всегда удовлетворяя выдвигаемые жизнью разнообразнейшие запросы врача и не выполнив обязательств, декларированных на объединенной сессии (изучение типов высшей нервной деятельности, второй сигнальной системы, приемов изучения в. н. д. человека и др.), порождали у врачей законное разочарование.

Происходившие среди самих физиологов подчас схоластические споры нередко приводили к противоречиям и путанице понятий.

За последнее время заметно, что этим пользуются те, кем решения объединенной сессии воспринимались как вообще навязанные. Трезвую самокритичную оценку положения, которая была сделана в последнее время, касающуюся в основном организационных вопросов, исходящую из стремлений улучшить и углубить дальнейшую перестройку медицинской науки на основе

павловского учения, они готовы принять как сигнал к реваншистским выступлениям.

Учение И. П. Павлова о возбуждении и торможении, установленные его школой, закономерности взаимоотношения и динамики этих процессов являются подлинным ключом к пониманию основ физиологии и патологии высшей нервной деятельности.

Отсюда ведет начало учение о типах, неврозах, снe и терапии сном. Проблема торможения действительно является центральной во всем павловском учении. Неслучайно критические выпады его противников, например среди американских психологов и физиологов, касались главным образом вопросов торможения.

Знание эволюции торможения в сравнительно-физиологическом разрезе важно не только для медицины, но и для педагогики и психологии. В руках врача, педагога, психолога понимание путей и сроков онтогенетического совершенствования торможения обеспечивает возможность тренировки его, воспитания склада высшей нервной деятельности, профилактики и лечения неврозов.

Для изучения торможения в целом возможны разные аспекты. Один из них связан с вопросом об интимной природе торможения, другой касается проявления его различных форм. Последнее и составляет в основном собственно физиологию торможения, в то время как первая группа вопросов тяготеет к физико-химии и биохимии тормозного процесса. Это особенно важно различать в связи с сравнительно-физиологическими исследованиями.

На разных эволюционных уровнях субстрат, в котором разыгрывается торможение, морфологически, физиологически, физико-химически и биохимически бесспорно различается, однако биологическое содержание отдельных форм торможения (угасание, дифференцирование) может быть однозначно.

Пчела и обезьяна, например, образуют дифференцировки, но это не значит, что такие процессы имеют тождественные механизмы. Это лишь указывает на необходимость установления особенностей и специфики эволюции тормозных функций. Таким образом, оба из названных аспектов не исключают, а, наоборот, взаимно дополняют друг друга.

Необходимость обсуждения вопросов торможения насущна уже потому, что противоречия и путаница, возникшие среди широких врачебных масс после объединенной сессии (см. выше), прежде всего относятся к проблеме торможения.

Как известно, И. П. Павлов и его ученики главным образом изучали именно физиологические проявления торможения.

Проблема эволюции торможения также была намечена И. П. Павловым. Говоря о торможении, безусловном и условном (вместо внешнего и внутреннего), И. П. Павлов подчеркивал

врожденность и относительное постоянство в проявлениях первого вида торможения общего в филогенетическом ряду. Наоборот, торможение условное следует отнести к различным формам торможения, приобретаемым в онтогенезе, вырабатываемым и изменчивым.

Безусловное торможение свойственно, по-видимому, всем отделам центральной нервной системы. Условное — является функцией только коры больших полушарий у высших животных и, вероятно, высших отделов центральной нервной системы у более низкоорганизованных.

Основные положения учения о торможении Н. Е. Введенского также подтверждают правильность эволюционного представления о торможении.

Многие факты, полученные нами в результате сравнительно-физиологического изучения высшей нервной деятельности, свидетельствуют о постепенности развития тормозящей функции высших отделов головного мозга.

Труднейшую проблему торможения И. П. Павлов не зря называл проклятым вопросом. Может быть одной из причин этого являлась та противоречивость, а иногда и путаница понятий, которыми изобилует проблема.

Когда перед нами возникла необходимость изучать эволюцию торможения, сразу стало ясно, что прежде чем приступить к этому, необходимо установить: что же именно подлежит изучению? Может быть вопрос кажется странным, однако дело обстоит именно так. У нас нет, как оказывается, не только какого-либо единства в понимании дела, но даже и определившейся терминологии. Можно утверждать, что, касаясь изучения высшей нервной деятельности, мы иногда с легкостью называем словом «торможение» подчас самые различные состояния. Мы забываем иногда, что эта сложнейшая функция центральной нервной системы имеет свои особенности и специфику, что особенно должно быть подчеркнуто относительно торможения для разных уровней развития центральной нервной системы как онто-, так и филогенетически.

Поэтому вместо того, чтобы ставить перед собой задачу (как это делал сам И. П. Павлов) дальнейшей систематизации, классификации различных форм торможения, рассмотрения действительной эволюции его, мы, производя такую универсализацию термина торможения, по существу закрываем путь для углубленного его изучения. Оставляя в стороне ясно поставленный И. П. Павловым вопрос о корковых видах торможения и понятия классической физиологии относительно торможения, попробуйте охватить взглядом хотя бы наиболее часто встречающийся ряд определений, относящихся сюда. Так, мы говорим о торможении травматическом, шоковом, ишемическом, сеченовском, под воздействием рентгеновского облучения, при раздражении интероцепторов, тоническом, относительно ниже-

лежащих центров, торможении парабнотическом, каталептическом, гипнотическом, фармакологическом, сопряженном торможении и т. д. Эта терминология могла бы быть приумножена, но из сказанного ясно, что мы используем термин торможение разнозначно, обозначая им самые различные состояния и процессы. Примером этого может служить так называемое травматическое торможение. В свое время на него обратил внимание И. П. Павлов, изучая состояние собак, перенесших операцию удаления какой-либо части мозга.

Поставив перед собой задачу изучения травматического торможения, мы применили особый прием исследования. Травма производилась по возможности лишь на весьма ограниченном участке на уровне коры головного мозга собак с тем, чтобы изучить эффект именно травмирования, а не удаления части мозга. Ограничивая по возможности самую травму, мы вместе с тем стремились посылно расширить количество показателей, позволяющих проследить возможно длительно острые и хронические последствия травмы. Наблюдение проводилось за условными рефлексам, безусловными рефлексам сердечно-сосудистой системы, моторикой кишечного тракта и ротовыми движениями животного, прослеживалась также электрокардиограмма. Производились также измерения кожной чувствительности.

Были установлены определенные нарушения указанных функций в результате ограниченной механической травмы коры головного мозга. Среди них в первую очередь надо отметить резко выраженную периодичность в протекании функций. Пороги кожной чувствительности, условно- и безусловнорефлекторная возбудимость и динамика кишечной моторики подвергались значительным изменениям. Причем фазы повышенной возбудимости сменялись угнетением, затем этот цикл повторялся снова и т. д.

Особый интерес для нас представил характер судорожных припадков, обычно возникавших при механических повреждениях головного мозга собак. Как известно, при больших травмах (удаление одного полушария целиком или его частей) припадки у животных наблюдаются, однако они возникают не часто, бывают кратковременными, как правило, не представляют угрозы для жизни. Располагая большим экспериментальным материалом в этом отношении, мы не без удивления убедились, что именно в случаях нанесения ничтожной травмы у животных наступают очень частые и очень сильные судорожные припадки, приводящие, как правило, к смерти.

Эти факты существенны для оценки достоверности существующих представлений о механизме судорожного припадка, причиной которого является механическая травма головного мозга.

Описанные явления мы наблюдали при травмировании головного мозга взрослых собак. У щенят (до 3-месячного возраста) такого рода травма не вызывала судорожных припадков.

Научно-практическое значение имеет наблюдавшееся нами несоответствие между степенью нарушения условнорефлекторной деятельности и тяжестью общего состояния животного после травмы. Так, например, после небольших травм коры, не отражающихся заметно на поведении животного, условные рефлексы могут быть нарушены больше, чем при массивной травме подкорковых центров. В этом случае наблюдалось значительное общее угнетение поведения животного, но выработанные ранее искусственные условные рефлексы изменялись мало. Следует отметить, что двигательные условные рефлексы изменялись больше, чем секреторные.

Контрольные дуры- и краниотомия вызывали скоропроходящее (в течение операционного дня) угнетение условнорефлекторных реакций собак.

Перед нами прошли факты, показывающие, несомненно, наличие торможения, возникающего при травме головного мозга. Это совпадает и с клиническими наблюдениями. Трудно сказать, о каком торможении здесь может идти речь: о запредельном или индукционном.

Вероятно, и тот и другой механизм имеют место. Нам важно было бы показать, что все перечисленные выше примеры торможений представляют реальности, однако отождествлять их — значило бы потерять перспективу изучения той особой формы тормозного процесса, которая возникала для уравнивания естественного процесса возбуждения и, прежде всего, должна быть оценена относительно ее значения как функции (а не последствий чего-то), обеспечивающей биологическое приспособление животного к меняющимся условиям внешней среды.

Еще А. А. Ухтомский говорил, что в современной физиологии термин торможение применяется весьма разнообразно, в зависимости от взгляда на его природу.

Поэтому определение понятия торможения, уяснение взгляда на его природу, главным образом относительно единства или различий возбудительного и тормозного процессов, наконец, определение аспекта в изучении явления торможения — вот основные вопросы, которые мы должны были поставить перед собой, прежде чем приступить к изучению самых фактов эволюции торможения.

При установлении понятия торможения, я думаю, следует учитывать те его черты, которые наиболее соответствуют представлениям русской физиологической школы (И. М. Сеченова, И. П. Павлова, Н. Е. Введенского, А. А. Ухтомского).

С этой точки зрения, торможение в наиболее совершенной форме его следует представить, прежде всего, как активное, рабочее состояние центров, возникающее в ответ на раздражение и продуцирующее угнетение функций, несмотря на продолжающееся раздражение.

Любое угнетение и задержка функций, связанные с падением возбудимости, недостаточей раздражения, упадком возбуждающего действия, утомлением или другими изменениями субстрата, не могут быть отнесены к торможению. Наиболее плодотворна здесь мысль И. М. Сеченова о торможении как о деятельном успокаивании, создаваемом центрами в периферических органах.

Сравнительному изучению процесса торможения посвящено очень мало работ.

Одним из первых исследований этого рода следует назвать работу Н. А. Голубева (1926) из лаборатории И. С. Цитовича. Изучая дифференцировочное торможение, автор установил факт наиболее быстрого образования дифференцировок у собак сравнительно с кошками, голубями и кроликами.

Ю. П. Фролов (1925, 1938), изучая временные связи у костистых рыб, пришел к выводу, что дифференцировочное торможение образуется у них с трудом и не бывает устойчивым.

К выводу о том, что у черепах внутреннее торможение развито слабо по сравнению с высшими животными, пришли Э. Асратян и А. Алексанян (1933). Такое же заключение на основании изучения внутреннего торможения у кур сделали Б. М. Завадовский и М. Л. Рохлина (1927). Результаты исследований Г. П. Зеленого (1934) свидетельствовали, что дифференцировочное торможение у мышей слабей, чем у кошек и собак.

Изучая скорость образования дифференцировочного торможения у золотых карасей, черепах, галок, кур, кроликов, собак, павианов, макак и шимпанзе, Л. Г. Воронин (1955) пришел к выводу, что у млекопитающих оно образуется быстрее, чем у других представителей позвоночных животных; автор вместе с тем подчеркнул, что найденные отличия были невелики.

В. Л. Бианки (1959) подтвердил эти результаты и уточнил их, показывая, что эволюционирует в большей мере упрочение дифференцировок, чем скорость их образования.

Так же выглядит дело и в новейших монографических сводках, если иметь в виду монографию Л. Г. Воронина (1957) и руководство Х. С. Коштойнца (1957).

Эти данные еще более настоятельно выдвигают задачу систематического изучения проблемы.

Следует подчеркнуть, что хотя отдельные зарубежные авторы вполне правильно оценивают роль торможения в поведении, указывая, что без этого понятия не может обойтись ни одна теория поведения, однако широкой разработки этих вопросов не ведется.

Больше того, имеется тенденция игнорировать его значение. Напомним о подобной критике, приведенной в книге Ф. П. Майорова (1949) «Ответ американским критикам». Об этом же свидетельствует дискуссия между Мореллом и Россом (Morell and Ross, 1957), и Вейсом (Weiss, 1955). Первые исследователи

подтверждают гипотезу И. П. Павлова о торможении. Вейс же, возражая им, предлагал концепцию «предварительной установки», или готовности к реакции.

Проблема внутреннего торможения обсуждается также в работах Хильгарда и Маркис (Hilgard and Marquis, 1940), Хулла (Hull, 1943). Хулл предложил для условного торможения термин «реактивное торможение». Этим термином пользуются и другие, например, в опытах, проведенных на крысах, Фейхнер и Гольдер (Feichner and Holder, 1952).

Важным шагом в решении вопроса о сущности торможения является применение для исследований микроэлектродной техники, что, судя по исследованиям Экклса (1953), открывает заманчивые перспективы для сравнительно физиологических исследований природы основных центральных процессов.

Наши прежние исследования, проведенные на аксолотлях, и новые — на миногах, позволяют прийти к общему заключению, что на этих уровнях развития мы имеем такую стадию формирования нервной деятельности, когда процесс торможения представлен довольно слабо.

Опыты на миногах показали, что они реагируют двигательной реакцией на свет и на вибрацию воды. Эта реакция обычно возникает в начале опыта и исчезает к концу. При этом ареактивность можно было рассматривать как результат утомления или торможения.

Специальные опыты позволили предполагать наличие торможения в центральной нервной системе миноги в результате угашения двигательной реакции на внешний раздражитель (свет или вибрацию). За это говорят следующие факты:

1) Исчезнувшая реакция на внешний раздражитель вновь возникает после предварительного движения миноги, независимо от того, чем последнее вызвано (электрическим током, механическим раздражением или другими факторами);

2) Если у миноги проявляется двигательная реакция на свет и вибрацию, то длительное применение одного из этих раздражителей до прочного угашения реакции на него приводит к тому, что минога перестает реагировать движением и на другой раздражитель.

Соответственно, если достаточно четко выражены возбуждающие явления в центральной нервной системе, о явлениях торможения можно говорить только предположительно и во всяком случае о торможении типа безусловного. Невыраженная условно-рефлекторная деятельность исключает возможность говорить о вырабатываемом, приобретаемом условном торможении.

Мы располагаем большим материалом наблюдений относительно высшей нервной деятельности рыб.

Исследовалось угашение временных связей, дифференцированное последовательное торможение, следовые условные рефлексы, одновременные и последовательные комплексные услов-

ные рефлексy. Методика исследований применялась и двигательнo-оборонительная и двигательнo-пищевая.

У различных рыб условные рефлексy, как правило, образовывались довольно четко, но угашение условных рефлексов у рыб на свет происходило медленно. Стойкое угашение достигалось через 3—10 опытных дней, но бывали случаи, когда оно практически вообще не осуществлялось. После 600 применений условного раздражителя без подкрепления условный рефлекс сохранялся (Г. А. Вартанян, 1958).

Дифференцировочное торможение у карасей и карпов вырабатывается весьма медленно, очень непостоянно и характеризуется длительным последовательным торможением, что сказывается, как правило, на уровне положительных условных рефлексов. Даже после 30—60 неподкреплений тормозного раздражителя дифференцировка у этих животных почти полностью отсутствует. Подобные результаты были получены не только в нашей лаборатории (Ф. П. Ведяев и В. В. Фанарджян, 1956; Ф. П. Ведяев, 1956а, А. В. Бару, Г. А. Вартанян), но и целым рядом других исследователей (Ю. П. Фролов, 1925, 1955; О. В. Третьякова, 1953; и др.).

Попытка обнаружить проявления наиболее сложных форм условного торможения в виде запаздывания в наших опытах, как и в наблюдениях Г. О. Булла (1951), положительных результатов не дала.

При выработке следовых условных рефлексов условный ответ, как известно, может обнаруживаться как в паузе, так и во время наличного действия условного раздражителя. У собаки такой ответ на наличный раздражитель обнаруживается лишь в первый период выработки следового рефлекса. В дальнейшем он проявляется только в паузе. У карпов получить условный рефлекс в паузе не удастся и они отвечают лишь на наличный раздражитель. При сравнении (одним и тем же экспериментатором) стойкости следовых условных рефлексов у собак, голубей и карпов было выяснено, что наименее стойкие рефлексy обнаруживаются у карпов. Сравнение угасательного торможения у карпов, голубей и кроликов показало, что наиболее слабо оно проявлялось у рыб.

Представляют значительный интерес результаты Г. А. Малюкиной (1954) из лаборатории Х. С. Коштоянца, которая провела наблюдения над анализатором боковой линии золотой рыбки. Изучение этого наиболее специфического анализатора позволит ожидать выявления какой-либо специфики и в тормозной функции. Однако автор был вынужден констатировать, что тормозной процесс у золотой рыбки слаб, дифференцировка вырабатывалась с трудом, отмечались долго сохранявшиеся межсигнальные реакции. Наряду с этим у рыб ярко проявлялся процесс генерализации.

Таким образом, оценивая высшую нервную деятельность даже

наиболее высоко организованных рыб — костистых, мы должны признать, что хотя у высших рыб по сравнению с низшими временные связи становятся более прочными, но тормозные функции у них развиты еще недостаточно. Возбудительная функция в их центральной системе превалирует над тормозной.

Я не буду давать сколько-нибудь систематического изложения результатов наших наблюдений торможения у высших позвоночных.

На этих уровнях мы встречаемся с представителями (морские свинки), которые еще не полностью владеют всеми видами вырабатываемого условного торможения, однако даже у этих животных, не говоря уже о голубях, кроликах и кошках, все же тормозная функция представлена гораздо более четко, чем это встречалось у менее организованных животных.

У голубей хорошо представлено дифференцировочное торможение с выраженной тенденцией к укреплению (чего не наблюдалось у рыб). Последовательное торможение сравнительно коротко — по нашим опытам не превышало 2 минут. Было обнаружено у голубей и торможение запаздывания. Угасательное торможение проявлялось отчетливо. Были образованы также и следовые условные рефлексy (с длительностью паузы до 20 секунд). Следовые условные рефлексy голубей отличались непостоянством. Так, будучи выработанными, они проявлялись не во всех опытах или встречались не во всех сочетаниях опыта. При продолжительной выработке условных следовых рефлексов они становились прочней, что свидетельствует о постепенной выработке этого вида торможения.

Угасательное, дифференцировочное и запаздывающее торможения у кроликов были представлены более четко, чем у рыб и голубей. Так, дифференцировка сохранялась во всех опытах, угашение ориентировочной реакции происходило значительно быстрее. При применении последовательного комплексного раздражителя условнорефлекторный ответ наблюдался четко на 2-й компонент, т. е. выраженным оказалось запаздывательное торможение. При попытке выработать у кроликов условные дыхательные следовые рефлексy условный ответ возникал лишь на наличное действие раздражителя и только изредка удавалось его наблюдать в паузе. У кошек условный следовой дыхательный рефлекс образовывался и на наличное раздражение, и в паузе.

Таким образом, мы видим, что даже столь трудная форма условного торможения, какой являются следовые условные дыхательные рефлексy, слабо проявлялась у кроликов и более отчетливо у кошек.

Торможение в других его видах также испытывалось на дыхательных рефлексax кроликов и зайцев. Дифференцировка образовывалась довольно скоро (8—10 применений), хотя и не была стойкой. Был образован и условный тормоз. На 8-м применении тормозной комбинации было видно образование условного тор-

моза. Более или менее постоянным условный тормоз сделался после 30 применений тормозной комбинации.

В этих опытах была отмечена недостаточность концентрации торможения. Это вытекало из того, что по мере образования условного тормоза наблюдалось то последовательное торможение, то положительная индукция. При образовании условного тормоза у всех животных образовывались условные рефлексy 2-го порядка. Однако условное торможение всегда преобладало.

В отличие от зайцев у кроликов условный рефлекс 2-го порядка проявлялся чаще, а условный тормоз был менее прочным.

Дифференцировочный условный дыхательный рефлекс изучался также на лисах. Результаты варьировали в зависимости от типологических особенностей, что у диких животных особенно сильно сказывается. Все же в наиболее благоприятных условиях (спокойная лиса) дифференцировка наметилась на 4-м применении, а на 7-м — была полной. Угашение обнаружилось уже на 3-м неподкреплении и стало нулевым на 4-й опытный день (23 применения условного раздражителя без подкрепления).

Большой тонкости дифференцирования по дыхательным рефлексам достигали кошки, дифференцируя частоты метронома 208 от 196 (А. А. Маркова, 1955).

Я думаю, что относительно лисиц и кошек требовалось бы специально обсудить сравнительную тонкость тормозных регуляторных воздействий на дыхание, что, вероятно, определяется их экологией. Я имею в виду специализированное задерживание дыхательных движений лисами («притворяется мертвой») при охоте, а также кошками при выжидании добычи.

Хотя весь материал наших наблюдений показывает, как приобретается и совершенствуется по мере развития нервного мозгового субстрата функция торможения, мы все же выполнили и прямые эксперименты, направленные на подтверждение этого.

Опыты были проведены на голубях, которых довольно разносторонне и систематично обследовали в лаборатории. Мы поставили себе задачей выработать у таких голубей временные связи, ибо без наличия их нельзя было оценить и того, в каком состоянии находится у них тормозная функция. У 8 птиц были удалены полушария головного мозга. На 3 из них пробовали образование условных рефлексов обычным способом электрокожного подкрепления, а на 5 — более сложно задуманные эксперименты.

По литературным данным, у бесполушарных голубей двигательные условные рефлексy при электрокожном подкреплении не образуются. Мы объясняли это тем, что именно двигательный анализатор наименее представлен в больших полушариях, и выбрали как индикаторы сердечную и дыхательную деятельность, регуляция которых связана со стволовыми частями мозга. В качестве безусловного раздражителя была взята угольная кислота. Регистрировались электрокардиограмма, пневмограмма и

электроэнцефалограмма. Результаты этих опытов оказались довольно четкими.

Безусловная реакция выражалась в урежении или задержке дыхательных движений с последующим учащением в 3—4 раза с резким увеличением амплитуды, иногда вдвое по сравнению с исходной величиной. После первоначального замедления сокращений также возникало резкое (вдвое против исходного) учащение сердцебиения. Сердечная и дыхательная реакции сопровождались появлением высоких, резких «игольчатых» ритмов на электроэнцефалограмме. Довольно часто появлялась двигательная реакция в виде движений головы или туловища. На электрокардиограмме и электроэнцефалограмме малейшие движения или даже изменения мышечного тонуса хорошо отмечались. В условиях такой точной регистрации мы имели возможность убедиться, что первоначально появилась дыхательная, затем сердечная и, наконец, двигательная временные связи. Дыхательные и сердечные условные связи были весьма устойчивы, двигательные — менее стойки.

Получив эти временные связи, мы приступили к дифференцированию. Длительные опыты показали, однако, что, несмотря на некоторое различие реакций на тоны положительные и дифференцируемые, истинной дифференцировки образовать не удалось.

Таким образом, было подтверждено, что именно наличие больших полушарий обеспечивает возможность тормозной функции. Хотя после удаления их условные связи и образуются, тонкие виды торможения исчезают.

К. Я. Яворская (1958) удаляла у кошек мозжечок. В результате при относительной неизменности возбудительного процесса наблюдались отчетливые факты, свидетельствовавшие о значительном нарушении условного торможения (нарушение дифференцировок, затруднения и невозможность выработки новых тормозных рефлексов). Значительно менее выраженные результаты были получены на голубях.

Близкие к этим результаты получила в своих опытах Т. Н. Соллертинская (1958, 1959). Ее исследования на кроликах показали, что после удаления верхнего шейного симпатического узла наблюдались заметные нарушения в балансе возбудительного и тормозного процессов, выявленные методикой условных рефлексов и электроэнцефалографически.

Для понимания эволюции торможения много может дать применение фармакологических веществ.

Особый интерес в этом отношении представляют результаты опытов Г. А. Вартаняна, изучившего влияние брома на высшую нервную деятельность рыб. В этой работе было установлено, что изменения, возникающие в условнорефлекторной деятельности под влиянием брома, не характеризуются усилением тормозного процесса. Под действием брома вначале ослабляются положи-

тельные условные рефлексы вплоть до выпадения части из них (до применения дифференцировочного раздражителя). На таком фоне положительных условных рефлексов дифференцировки как бы упрочиваются, но это не может рассматриваться как усиление процессов активного условного торможения, а скорее является результатом снижения возбудимости центральной нервной системы под влиянием брома (рис. 13). После прекращения бромирования условнорефлекторная деятельность возвращается

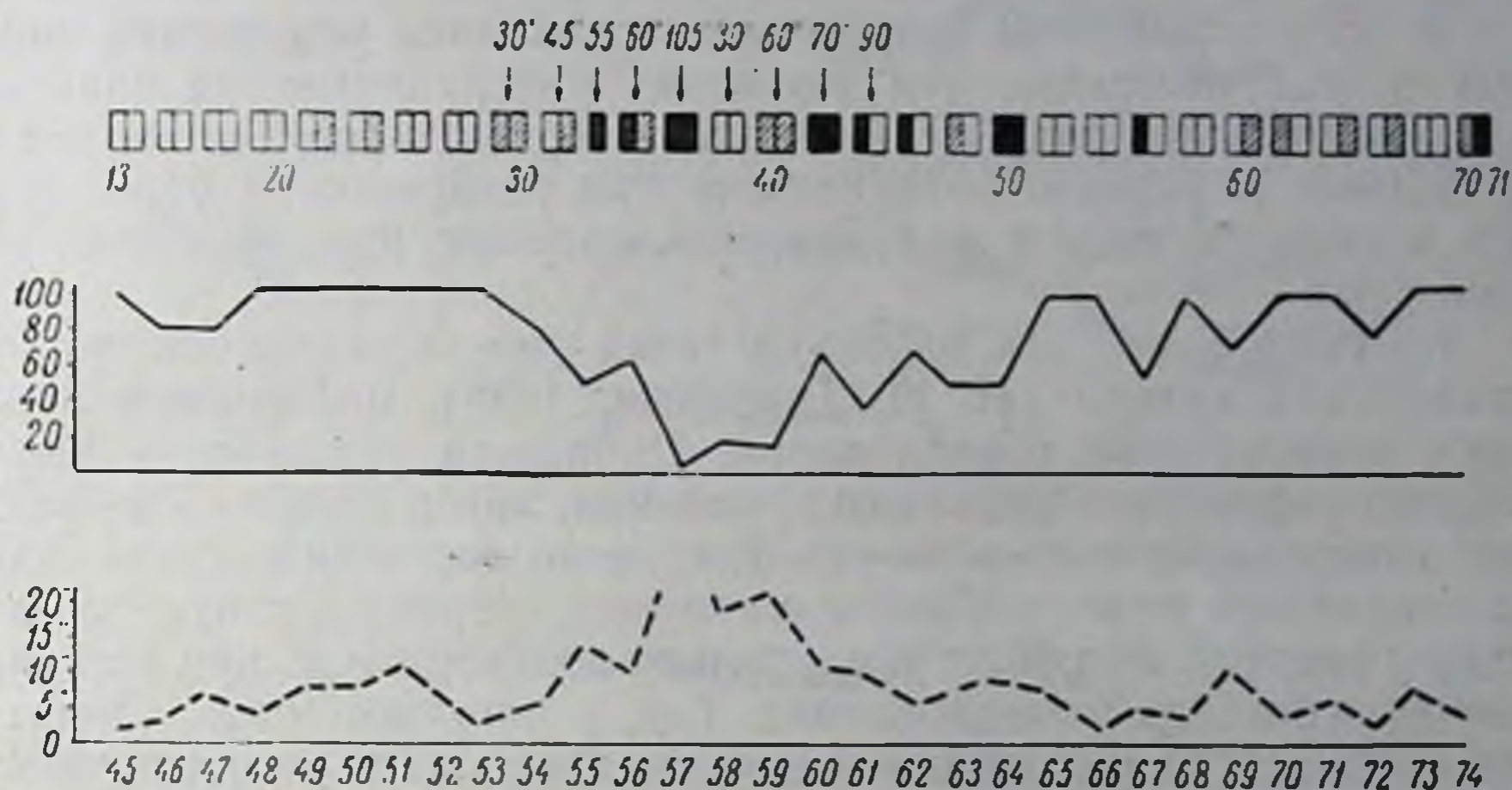


Рис. 13. Влияние бромистого натрия (0,01%) на условнорефлекторную деятельность карпа (из работы Г. А. Вартаняна).

По оси абсцисс — № опытов; по оси ординат: вверху — процент положительных условнорефлекторных ответов, внизу — средняя величина латентного периода условных рефлексов; черные столбики — абсолютная дифференцировка, заштрихованные — относительная, белые — отсутствие дифференцировки; стрелками показано время пребывания животного перед опытом в 0,01%-ном растворе бромистого натрия.

к исходному уровню, а дифференцировочное торможение по-прежнему отсутствует или выражено очень слабо.

У рыб бром не оказывает усиливающего влияния на условно-тормозной процесс.

Если сопоставить эти результаты с литературными и нашими собственными данными о действии брома на процессы условного торможения у других животных, то получается весьма характерная общая закономерность. На представителей млекопитающих (кроликов, собак, обезьян) бром оказывает свое типичное действие, усиливая и концентрируя процессы условного торможения. У голубей (представителей класса птиц) это действие брома проявляется весьма слабо и нечетко и в большинстве случаев он оказывается неспособным усилить медленно вырабатывающееся или непостоянное условное торможение. У карпов (представителей костистых рыб) совершенно не проявляется типичное влияние брома на условнотормозной процесс.

Описанная закономерность указывает на неодинаковую степень функционального совершенства условнотормозного процесса у представителей этих групп животных, подчеркивая тенденцию к нарастанию развития условнорефлекторного торможения в восходящем ряду позвоночных животных.

Мы уже указывали выше, что развитие исследований свидетельствовало о необходимости при сравнительно-физиологическом изучении расширить круг индикаторов тормозного или возбуждательного состояния.

В этом отношении интересными оказались результаты опытов Н. Н. Тимофеева. Им изучались интероцептивные влияния в сравнительном ряду. Наблюдались сердечно-сосудистые и дыхательные рефлексы, возникавшие при раздражении баро-термо- и хеморецепторов желудка рыб, лягушек, кур, кроликов, кошек и лис.

Не останавливаясь на результатах уже опубликованных исследований автора (Н. Н. Тимофеев, 1958), подчеркнем лишь одну сторону этих исследований. Наблюдая условные и безусловные рефлексы в указанных условиях, автор пришел к выводу, что интероцептивная сигнализация, легко достигая высших отделов головного мозга у низших животных, встречает какую-то блокаду у высших. Это было убедительно подтверждено при электрофизиологических исследованиях. Так, у лягушки (рис. 14) интероцептивные раздражения желудка позволяют регистрировать влияние возникающей импульсации практически в любом участке поверхности мозга. Картина резко изменяется при наблюдении над кошками; лишь на ограниченных участках мозга удастся видеть эффект раздражения интероцепторов желудка. Ответы имеют малую амплитуду (30—40 мкв) и возникают с большим латентным периодом (до 100 и более секунд).

Эти опыты позволили нам сформулировать вывод о том, что в эволюции организмов значительно изменяется воздействие интеро- и экстероцептивной импульсации на высшие отделы головного мозга. Все более и более разнообразные экологические условия внешней среды, по мере восхождения в эволюционном ряду, требуют и большего и более срочного участия в реакциях животного высших отделов его нервной системы.

Соответственно интероцептивная импульсация в какой-то мере изолируется от этих отделов головного мозга. Механизмом этого блокирования может являться только торможение. Конечно, эти «оттормаживания» имеют очень сложную природу, о чем судить мы сейчас не можем, не располагая достаточными для этого фактами, однако не оставляет сомнений, что приведенные факты вскрывают еще одну линию эволюции функции торможения.

В докладе на XVIII международном конгрессе физиологов в 1950 г. К. М. Быков подчеркивал, что большинство интероцептивных рефлексов реализуется на низких уровнях центральной

нервной системы вплоть до подкорковой области. «Такие уровни осуществления безусловных интероцептивных реакций,— пишет К. М. Быков,— в норме имеют общебиологическое значение, заключающееся в ограждении от интероцептивных импульсов коры, главная задача которой — воспринимать срочные сигналы извне

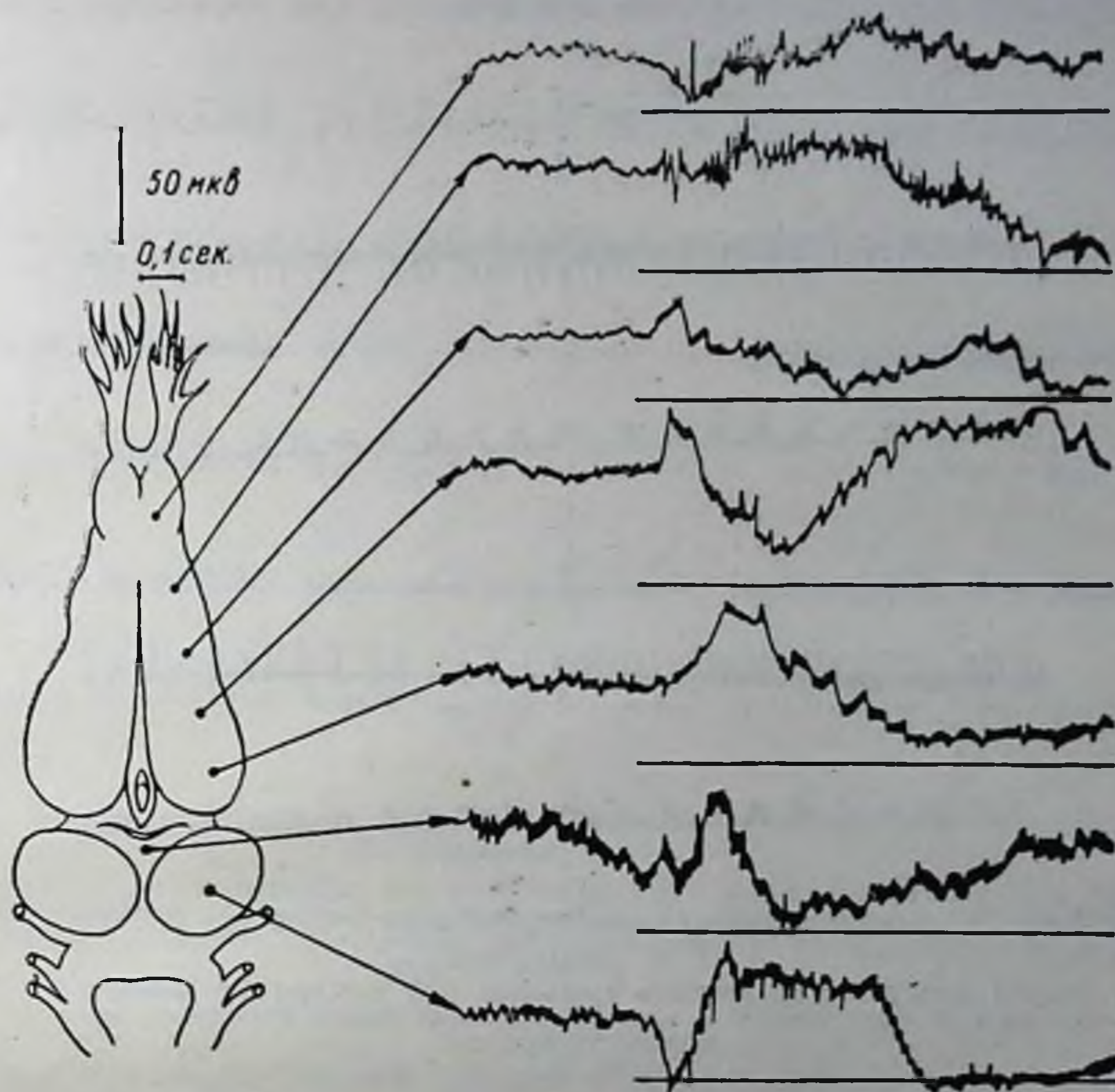


Рис. 14. Биоэлектрические ответы при интероцептивных раздражениях желудка у лягушки (из работы Н. Н. Тимофеева).

При интероцептивных раздражениях желудка лягушек и рыб можно наблюдать биоэлектрические ответы во всех отделах мозга (передний, промежуточный, средний, мозжечок) с преобладанием медленных, синхронизированных потенциалов к каудальному отделу мозга.

для регулирования оптимальных отношений организма с внешней средой» (1950, стр. 13).

На своеобразное блокирование высших отделов центральной нервной системы от импульсаций с внутренних органов указывал также У. Пенфильд (1957).

Следует отметить, что наши факты вполне совпадают с результатами опубликованных в последнее время исследований Е. Н. Черниговского с сотрудниками (1959).

Как бы мы ни объясняли механизм этого торможения interoцептивной импульсации у высших животных, его биологический смысл совершенно ясен: разгрузить высшие отделы мозга для более широких возможностей реагирования на все возрастающую экстероцептивную сигнализацию. Трудно заключить — условное или безусловное торможение лежит в основе этих явлений, но его эволюция несомненна.

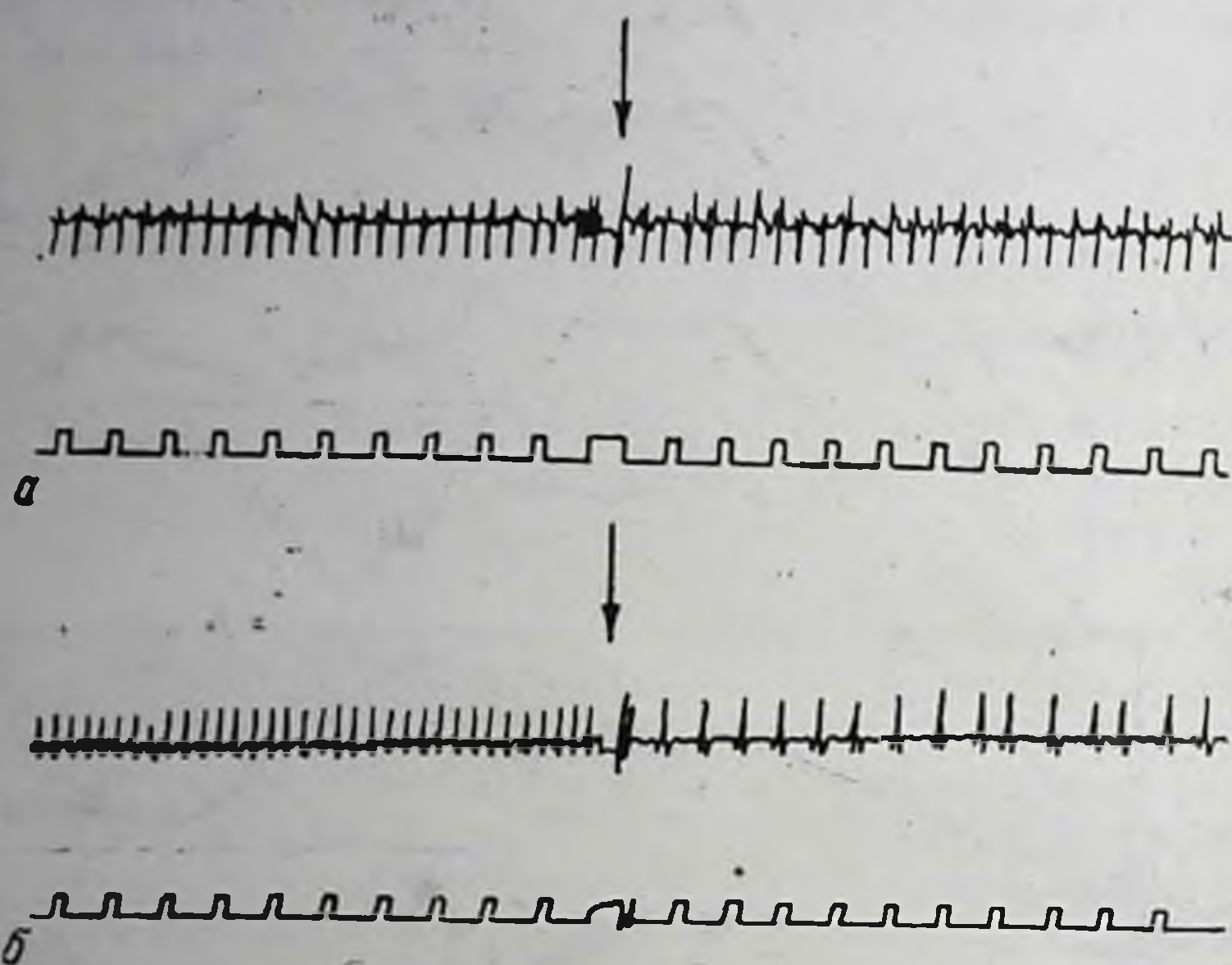


Рис. 15. Электрокардиограмма куриного эмбриона (из работы О. В. Богданова)

а — 8-й день развития, введение ареколина (100) остается без влияния;
б — на 16-й день развития — ареколин вызывает резкое замедление сердечных сокращений.

Стремясь расширить возможности наиболее разностороннего изучения эволюции возбуждательного и тормозного процессов, мы приступили также к изучению становления их в эмбриональном периоде. В отличие от большинства наблюдений этого рода у нас производились наблюдения за сердечной деятельностью куриных эмбрионов (О. В. Богданов, 1959).

Используя электрокардиографический прием наблюдений и применяя разнообразные раздражители, в том числе фармакологические, О. В. Богданов мог установить, что лишь на определенном этапе эмбрионального развития (10-й день) ареколин вызывал на сердце эмбриона присущий ему эффект угнетения частоты сердечных сокращений (рис. 15).

Нужно отметить, что выраженность тормозного эффекта в эмбриональный период имеет свои особенности в зависимости

от экологии объекта. Так, у голубиных эмбрионов тормозная реакция более выражена по сравнению с куриными эмбрионами (рис. 16), несмотря на физиологическую незрелость первых.

Таким образом, известный период в деятельности сердца протекает при условии, когда возбуждательные процессы в сердечной мышце вполне проявляются, а угнетение вызвать не удастся. За счет чего возникает эта способность к задержке сердцебиений,

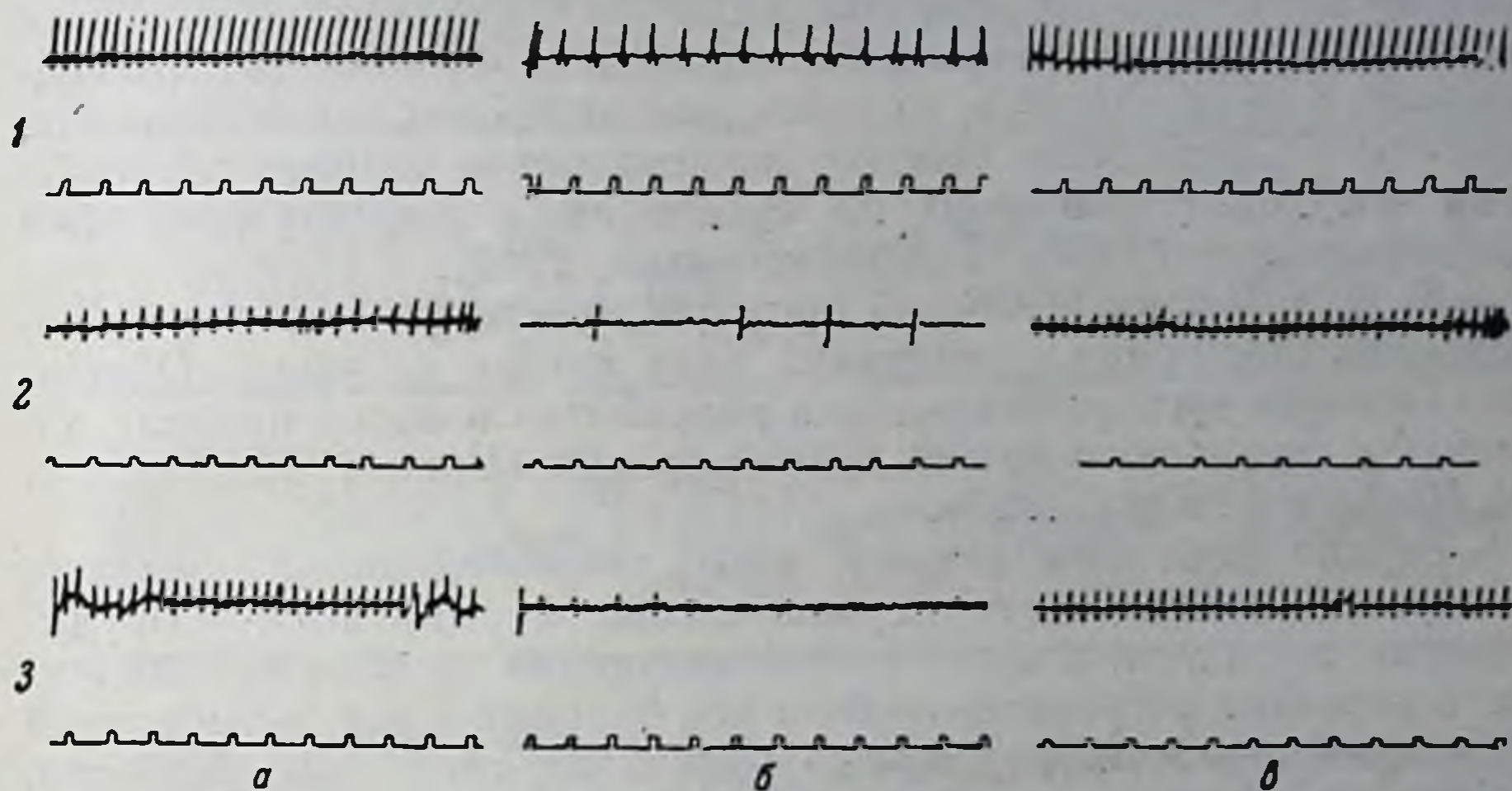


Рис. 16. Влияние ареколина и атропина на частоту сердечных сокращений у эмбрионов.

а — фоновая частота сердцебиений; б — через 1 мин. после введения ареколина; в — через 5 мин. после введения атропина; 1 — куриный эмбрион 19 дней развития; 2 — голубиный эмбрион 14 дней развития; 3 — голубиный эмбрион 16 дней развития; сверху вниз ЭКГ, отметка времени.

сказать в настоящее время трудно. Мы не склонны также к далеко идущим аналогиям между центральным торможением и этим, надо полагать, местно разыгрывающимся угнетением деятельности сердечной мышцы; однако считаем возможным рассматривать это явление как некоторую модель, пусть примитивной формы торможения. Следует указать, что Экклс (1959) изучает вагусное торможение сердца наряду с торможением разнообразных мышц и других возбуждателей тканей. Раньше этого И. А. Аршавский (1956) высказался о сходстве механизмов торможения в мышце, сердце и коре мозга.

Очень интересные выводы сделала из своих многолетних наблюдений Н. А. Итина. Так, она считает, что у всех рыб, где имеется неантагонистическое действие нервов или вегетативных ядов, это действие стимулирующее, но не тормозящее. «Создается впечатление, что тормозный механизм развился у позвоночных позднее и раньше всего для регуляции сердечной деятельности» (1943, стр. 655).

Положение о различии условий образования условных рефлексов стимуляции и задержки функций наглядно было показано нами в свое время на рефлексах угашения и замедления сердечных условных рефлексов (Д. А. Бирюков, 1948). Частично это относится и к рефлексам желудочной моторики (В. С. Ценина, 1948).

Оценивая сравнительную легкость возникновения условных рефлексов учащения и относительную трудность образования рефлексов задержки, мы объяснили это филогенетически позже возникающим и развивающимся процессом торможения. Это совпадало с результатами авторов, наблюдавших на сосудистой системе гораздо более позднее возникновение реакции расширения сосудов (тормозной) по сравнению с сосудосуживающей (возбудительной) (В. Н. Черниговский, 1943).

В. И. Климова (1955) на примере дыхательных условных рефлексов выступила с критикой этих наших взглядов. Однако дальнейшая экспериментальная разработка вопроса привела авторов к согласию с нашей точкой зрения (Цуге, 1957; Х. Цуге, И. Шима и К. Кога, 1957).

Трудно себе представить иные возможности. Несомненно в нервной деятельности первоначально формируются возбудительные процессы, а когда соответствующий уровень эволюционного развития регуляции требует все большей и все более тонкой приспособляемости, неминуемо возникают тормозные функции, обеспечивающие разносторонность и точность рефлекторных реакций.

За последнее время появилась группа работ, касающихся эволюции условного торможения, которые показывают его онтогенетическое совершенствование.

О совершенствовании тормозной функции с возрастом пишут в своих работах А. А. Волохов (1959), Н. М. Вавилова (1957), К. А. Иорданис (1957), Р. С. Мнухина (1957), Г. М. Никитина и И. И. Чинка (1953, 1954), В. Д. Быков (1958). Следует признать, что это подтверждает наше положение об эволюции торможения.

Я не останавливаюсь на многочисленных фактах, полученных в лаборатории А. Г. Иванова-Смоленского и других, показывающих развитие внутреннего торможения у детей разных возрастов.

Широкие возможности для изучения эволюции возбуждения представляют сравнительно-патологические наблюдения эпилептиформных припадков, вызывавшихся электрическим раздражением головного мозга (Цао Сяо-дин, 1958) или при вживлении электродов в различные отделы мозгового ствола (Ф. П. Ведяев 1959б ; 1960). При исследовании на кроликах выяснилось, что не все подкорковые образования у этих животных обладают одинаковой готовностью к развитию в них эпилептогенных фокусов. Наиболее легко и часто они могут быть воспроизведены в *globus pallidus* и в некоторых ядрах таламуса. Необходимым условием

для возникновения эпилептогенных фокусов является не только наличие проекционных сомато-вегетативных связей, но и определенные функциональные свойства раздражаемых структур, т. е. способность развивать и сохранять инертные формы процесса патологического возбуждения (рис. 17, 18).

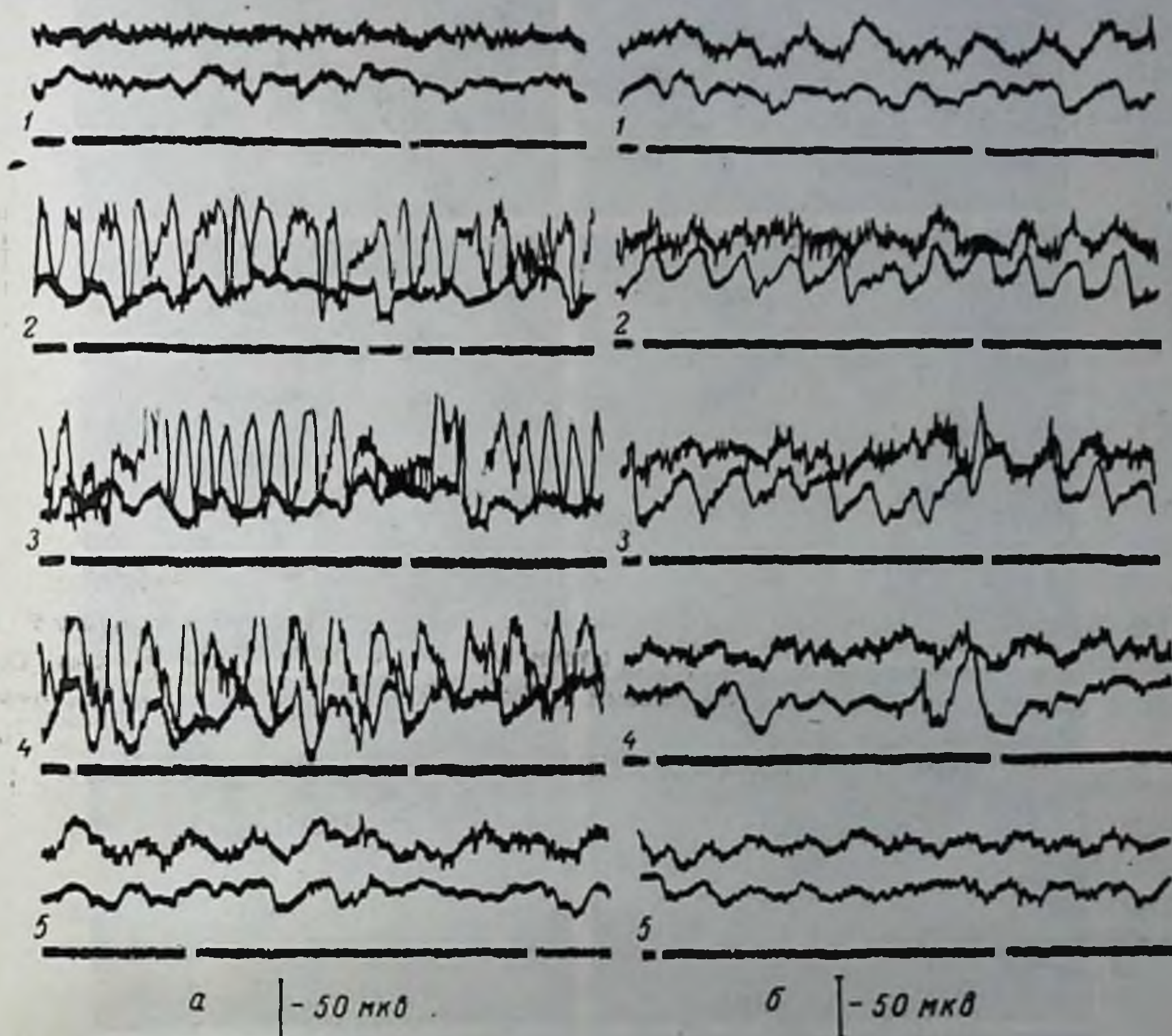


Рис. 17. Относительная локальность проявления моторных разрядов последовательности у кролика № 73 при эпилептической реакции (из работы Ф. П. Ведяева).

а — раздражение слева (верхний луч, 5 в, 100 гц, медиальное ядро таламуса) вызывает эпилептическую реакцию: 1 — исходный фон, 2 — через 40 сек. после раздражения, 3 — 60 сек., 4 — 100 сек., 5 — восстановление электрической активности; б — раздражение справа (нижний луч, 5 в, 60 гц, аммонов рог) — наблюдается затяжная эпилептиформная реакция: 1 — исходный фон, 2 — 40 сек. после раздражения, 3 — 70 сек., 4 — 160 сек., 5 — восстановление электрической активности; отметка времени (перерывы нижней кривой) — 1 сек.

Возникший эпилептогенный фокус на протяжении всей реакции может быть локальным, т. е. не распространяться на аналогичные пункты подкорки симметричного полушария.

Проследив структуру судорожного припадков у лягушек, агам, желтопузиков, голубей и крыс, Цао Сяо-дин установила, что лишь на сравнительно высоких уровнях развития собственно тоническая форма припадков сменяется клонико-тонической. Появ-

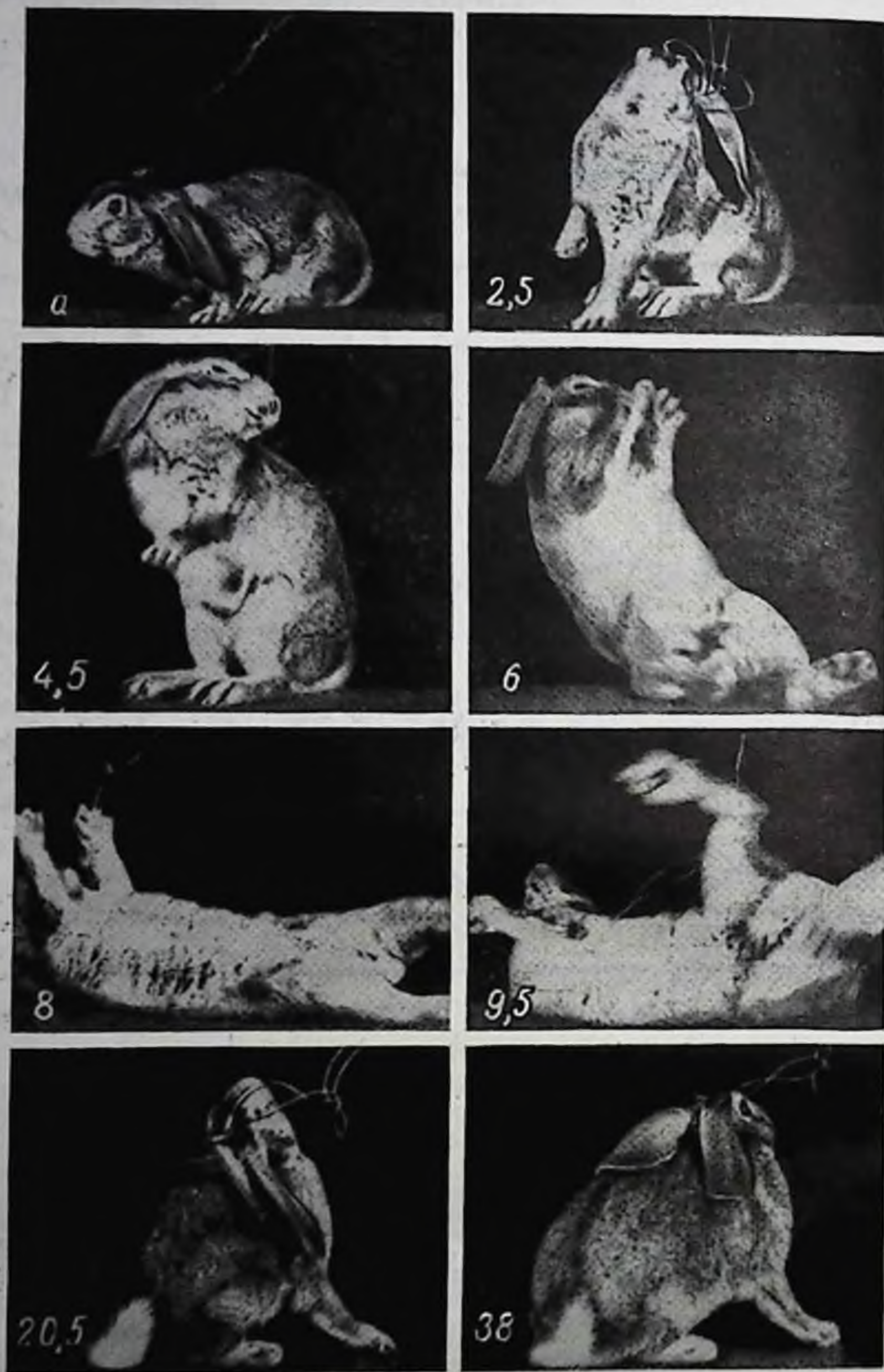


Рис. 18. Эпилептиформная реакция подкоркового происхождения (кинокадры) (из работы Ф. П. Ведяева). Локализация электродов *n. reticularis thalami*.

Цифры — время в секундах после прекращения раздражения (2,5 а, 60 гц);
а — исходная поза кролика.

ление клонических судорог мы рассматриваем как вмешательство в формирование припадка тормозных воздействий. Таким образом, сравнительное изучение эпилептических припадков дает возможность заключить об эволюции не только возбудительной, но и тормозной функции.

Сопоставление результатов опытов Ф. П. Ведяева и Цао Сяодин в сравнительном плане дает повод к заключению о большей инертности подкорковых нервных центров, а также о большом удельном весе подкорковых механизмов в деятельности головного мозга у животных, находящихся на более низких ступенях филогенетического ряда.

Авторы видят основания к такому выводу в большей длительности тонического компонента судорожного припадка, в неодинаковой структуре припадка у крыс и морских свинок. Подтверждают характеристику подкоркового возбуждения и результаты опытов с локальными раздражениями, которые выявляли затяжные реакции подкоркового происхождения (Ф. П. Ведяев, 1959).

А. В. Войно-Ясенецкий (1958), анализируя свои многочисленные и интересные факты по изучению эпилептиформной реакции животных на действие высокого парциального давления кислорода, заключил, что для него неприемлемо и утверждение, что эпилептический симптомокомплекс является следствием разлитого торможения, и утверждение, усматривающее причину судорог в образовании разлитого возбуждения коры. В этом отношении нам с ним трудно согласиться.

Вопрос о торможении, видимо, может относиться лишь к гипотезе высвобождения подкорковых центров. Но это — прерогатива лишь высших животных и, значит, в конце концов, только частный случай. Если же рассматривать вопрос эволюционно, то следует иметь в виду не кору, а высшие отделы центральной нервной системы. Тогда единственным механизмом судорог может оказаться лишь иррадиированное возбуждение.

В литературе существуют различные мнения относительно изменения силы внешнего торможения в онтогенезе. Одни считают, что с возрастом неуклонно развивается сила внешнего торможения (И. И. Чинка, 1954); А. Г. Иванов-Смоленский и его сотрудники, наоборот, говорят об ослаблении внешнего торможения и усилении внутреннего.

Изучая внешнее торможение на примере гаснущего тормоза в онтогенезе у различных представителей филогенетического ряда, мы имеем основание допускать, что существует несколько периодов в развитии внешнего торможения (Т. П. Шляфер, 1958а). Примерно то же самое наблюдала Л. Н. Стельмах (1955), изучая динамику гаснущего тормоза на щенятах.

Интенсивность внешнего торможения не всегда определяется уровнем развития животного организма, скорее всего она зависит от экологии. Например, морская свинка и белая крыса относятся к одному отряду грызунов, однако сила внешнего тормо-

жения выражена у них далеко не одинаково. Внешнее торможение свойственно как коре, так и нижележащим отделам нервной системы.

Исходя из полученных у нас в лаборатории данных, можно предположить, что внешнее торможение у менее организованных животных связано больше с подкорковыми центрами, чем с корой. Так, у морских свинок удавалось наблюдать сильное внешнее и слабое внутреннее торможение, а иногда наоборот. Следует отметить, что гаснущий тормоз и ориентировочная реакция — это не одно и то же. Обычно считают, что с угасанием ориентировочной реакции исчезает внешнетормозной эффект от постороннего раздражителя на условную реакцию. Надо указать, что у морских свинок реакция на посторонний раздражитель исчезла позже, чем ее тормозящее действие на условный дыхательный рефлекс (Т. П. Шляфер, 1958).

Мы далеки от попыток на основе наших данных дать сколько-нибудь полную систематическую картину эволюции торможения.

Во-первых, наш материал все еще мал, во-вторых, рассматривая эволюционный процесс относительно любой функции, мы и здесь должны учитывать, что не всегда эволюция совершается по какой-то последовательной прямой. Отношения в действительности гораздо сложнее, чем это можно допускать теоретически.

Это можно, в частности, показать на большом материале, полученном у нас при сравнительно-физиологическом изучении действия аминазина и серотонина. Эти результаты подробно изложены в вышедшем недавно сборнике «Исследования по эволюции нервной деятельности» (1959).

Однако можно говорить, по-видимому, что на стадии развития живых существ, когда проявляется только раздражимость, относительно условного торможения нам ничего не известно и, вероятно, оно и не выражено; ибо лишь на более поздних стадиях формирования возбудимости возникают и первичные, примитивнейшие формы торможения в виде индукционных отношений.

Возбуждение и торможение представляют собой функции или процессы, проявление которых определяется соответственной специализацией структур. Понятно, что дифференциация этих явлений, в пределах мышечной, железистой и, наконец, нервной ткани сама по себе представляет огромнейшую проблему. Но то, что должно быть отвергнуто сразу — это попытка искать возбуждение и торможение где-либо вне специализированных субстратов, например в соединительной ткани.

У многих мы наблюдали по существу небалансируемые торможением возбудительные процессы. Этот баланс начинает проявляться у рыб, однако и здесь мы, сообразуясь с фактами, должны признать превалирование возбудительного процесса. Дальнейший ход эволюции порождает усложнение временных связей, возникновение собственно условных — корковых — рефлексов и соответственную эволюцию тормозного процесса. Разные

формы условного коркового торможения собак представляют собой результат сложнейшей эволюции от первичных форм в виде индукционных отношений до сложнейших, присущих только коре высших позвоночных.

На основании нашего фактического материала и литературных сведений можно в начальном приближении представить себе следующую первичную схему эволюции торможения: 1) безусловное торможение (индукционное, запредельное), имеющее место, по-видимому, на всех уровнях, где наблюдается нервное возбуждение; 2) торможение безусловно-условное (типа, например, торможения при экспериментальной каталепсии); 3) разные по сложности формы условного торможения.

Мы видим, как по мере эволюционирования торможения оно становится трудной работой для центральной нервной системы (А. А. Ухтомский). Это подчеркивал И. П. Павлов. У морских свинок и кур мы наблюдали значительные повышения температуры при трудных тормозных задачах, значительные вегетативные нарушения, характерна реакция убегания от кормушки при даче дифференцируемого раздражителя у кроликов и голубей в условиях методики свободных движений.

Весьма четко эта же мысль была сформулирована и П. С. Купаловым: «Внутреннее торможение возникает на основе врожденных форм торможения, внешнего и запредельного, являясь таким образом продуктом эволюции корковых процессов».¹

Об эволюции торможения писали также и некоторые зарубежные авторы (Сервит — Servit, 1958; Сворад — Svorad, 1954).

На возможность раздельного проявления корковых процессов указывают многие исследования павловских лабораторий, а также и суждение самого И. П. Павлова, говорившего о возможности паралича тормозного процесса без изменения раздражительного процесса.

Недавно появилась содержательная монография П. К. Анохина (1958), посвященная внутреннему торможению. Автор не склонен признать последовательности в развитии возбудительной и тормозной функций. Однако я думаю, что он допускает ту же ошибку, что и другие, т. е. не подходит к вопросу эволюционно. Вместе с тем, он сам в этой же книге вынужден говорить о торможении как развивающемся процессе. При ознакомлении с недавно опубликованной монографией Экклса (1959) создается впечатление, что он склонен придерживаться гипотезы о раздельности клеточного возбуждения и торможения.

Многие факты привели И. П. Павлова еще в 1934 г. к выводу о необходимости раздельно рассматривать процессы возбуждения и торможения: «...Основных сторон нервной деятельности две,— говорил он,— это два механизма, два прибора, две функции —

¹ П. С. Купалов. В кн.: Достижения советской науки за XXX лет, М., АМН СССР, 1947, стр. 79.

раздражительные и тормозные, как хотите их называйте, но закономерно иметь их в виду отдельно».¹

Л. А. Орбели дал этому представлению очень четкую формулировку, сказав: «Несомненно, что первичным процессом должен считаться процесс возбуждения. Процесс торможения является вторичным процессом, потому что если бы не было возбуждения, то нечего было бы тормозить».²

Далее Л. А. Орбели снова возвращается к этому вопросу, подчеркивая, что сравнительно-физиологические наблюдения над нервной системой показывают, что явление торможения, «несомненно, является вторичным, быть может развивающимся из явления возбуждения, как это предполагал в свое время Н. Е. Введенский».³

Независимость центрального торможения от состояния возбуждения подчеркивал в свое время Шерингтон (1909, 1934).

Если наши оппоненты разделяют эту концепцию Павлова — Орбели о первичности возбуждения и вторичности торможения, как же можно тогда возражать против нашего положения о раздельности развития процессов, тем более, что мы подчеркиваем, что в нашем случае речь идет о торможении условном. Следует напомнить, что об этом же, по существу, говорил и И. П. Павлов, неоднократно подчеркивая, что «тормозная функция развивается у индивидуума гораздо позже».⁴ Понятно, что в данном случае торможение сопоставляется с возбуждением.

Самый факт эволюции безусловного возбуждения, несомненно, подтверждаемый хотя и недостаточными, но все же имеющимися данными по эволюции раздражимости вплоть до раздражимости растений, заставляет говорить о постепенности, раздельности проявления условного торможения и возбуждения. Проблема раздражимости и возбуждения у растений служила предметом многократных исследований, начиная от Дарвина (1897).

В редакционном примечании к статье Лоу Чень-хо, посвященной проблеме передачи раздражения у растений, указывается, что одним из первых занялся изучением явления передачи раздражения у растений известный русский ученый проф. Леваковский (1867).

Классическими исследованиями по проблеме раздражимости растений должны быть признаны работы выдающегося индийского физиолога и биофизика Боса (Bose, 1858—1937). Этой же проблеме были посвящены исследования многих других ботаников и физиологов. Таким образом, наличие явлений раздражимости, возбудимости не вызывает сомнений ни у кого. Это, в свою очередь, подтверждает наш взгляд на возможность существова-

¹ Павловские среды, т. II, М.— Л., 1949, стр. 364.

² Л. А. Орбели. *Ход развития научного наследства И. П. Павлова в развитии в. н. д.*, 1950, стр. 17.

³ Там же.

⁴ Павловские среды, т. I, М.— Л., 1949, стр. 173.

ния возбуждений, не сопряженных с процессами торможения.

Обзоры этих работ приведены Д. А. Бирюковым (1957), А. М. Синюхиным (1958), Лоу Чень-хо (1958).

Совершенно уместно в связи с этим представлять начальные стадии развития, когда возбуждение проявляется отчетливо, не будучи регулируемо и координируемо торможением; лишь постепенно организуются стадии, когда торможение начинает противостоять и в конце концов «руководить» возбуждательными процессами и, в свою очередь, видоизменяется под их влиянием.

И. П. Павлов, классифицируя в последний период своей работы различные формы торможения, разделил его на группы условного и безусловного торможения (вместо внутреннего и внешнего). Этим самым он подчеркнул врожденность и относительное постоянство последней группы и приобретаемость, вырабатываемость другого вида — условного торможения. Так, И. П. Павлов выдвинул по существу проблему эволюции торможения.

Изменчивость во времени, динамичность в развитии состояний торможения в представлении Н. Е. Введенского и А. А. Ухтомского являются как бы другой стороной этой же проблемы — эволюции торможения. Несмотря на важность проблемы, количество исследований в этом направлении, к сожалению, весьма ограничено.

Еще в наших прежних наблюдениях, касающихся этапов формирования высшей нервной деятельности в филогенезе, которые совпали с результатами изучения физиологии рефлекторной деятельности на стадии эмбриогенеза и постнатального периода (А. А. Волохов и Е. П. Стокалич, 1947), мы наблюдали постепенное развитие тормозящей функции высших отделов головного мозга.

Это совпадало с результатами, полученными у нас же относительно двух групп рефлексов — типа стимуляции и задержки функций (сердечного ритма, частоты дыхательных движений). Оказалось, что онтогенетически и филогенетически рефлексы задержки образуются с большим трудом. Мы поставили это в связь с развитием торможения, обеспечивающего лишь в более поздние периоды появление именно рефлексов, связанных с задержкой, угнетением функций.

На основании приведенного выше материала нашей лаборатории мы пришли к определенному выводу о совершенствовании внутреннего торможения по мере развития мозгового субстрата (Д. А. Бирюков, 1955). Это заключение было принято рядом авторов (К. М. Быков, 1944; В. Л. Бианки, 1959; и др.). Данные о совершенствовании в филогенезе внутреннего и, в частности, дифференцировочного торможения приводит также А. И. Карамян (1956). Подтвердил в основном наши данные и Х. Цуге (1957).

Эволюционный подход к явлениям торможения заставил нас специально остановить внимание на химических регуляциях и в первую очередь на гормонально-нервных влияниях. Исследо-

вания по влиянию гормонов на высшую нервную деятельность немногочисленны (А. В. Вальков, С. О. Бадилькес, Э. А. Асратян, М. М. Завадовский, А. А. Данилов, М. К. Петрова, В. Г. Баранов и др.). Особенностью наших исследований является то, что мы стремились, как это у нас принято, наряду с двигательными и слюнными, использовать также сердечные и дыхательные условные рефлексы. Изучение организуется также в сравнительно-физиологическом плане.

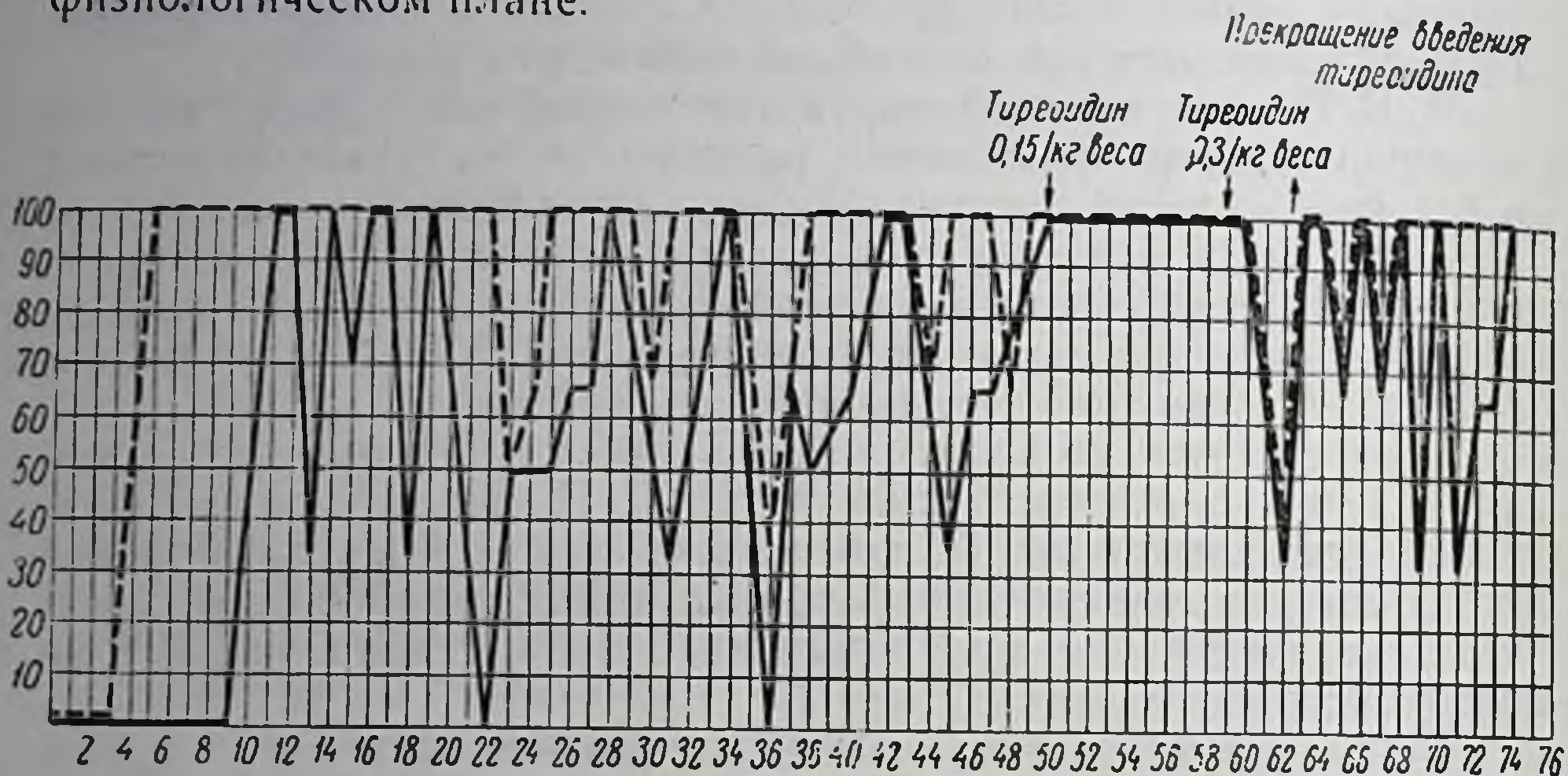


Рис. 19. Влияние тиреоидина на дыхательные и сердечные условные рефлексы (из работы Э. К. Шамовой).

По оси ординат — количество условных рефлексов в процентах; по оси абсцисс — опытные дни; пунктирная линия — дыхательный рефлекс; сплошная линия — сердечный рефлекс.

Не останавливаясь на подробностях, мы можем утверждать, что в зависимости от типа нервной деятельности и дозы гормоны по-разному изменяют высшую нервную деятельность.

Приведем в виде примера результаты опытов Э. К. Шамовой (1958). На рис. 19 представлены данные, показывающие влияние введения тиреоидина на сердечные и дыхательные рефлексы кроликов. Видно, что до введения гормона большой устойчивостью отличаются дыхательные условные рефлексы, сердечные рефлексы непостоянны. Введение тиреоидина приводит к значительному укреплению сердечных условных рефлексов. При перегрузке гормоном возникает общее тормозное состояние коры. Это видно по уменьшению всех видов рефлексов. Есть основание считать, что здесь наблюдается торможение типа запредельного.

Это подтверждают опыты А. В. Турыгиной (1958), которые проводились на собаках по методике слюнных секреторных рефлексов. Введенный адиукрин в зависимости от его дозировки вызывал различные изменения, но на что нужно обратить внимание сейчас — это на неясно выраженные нарушения силовых отношений. Замечателен тот факт, что А. В. Турыгиной удалось воспроизвести эффект действия адиурина условнорефлекторно. Также на собаках по методике секреторных условных рефлексов

проведены опыты Л. А. Конге при введении тиреоидина. В ее наблюдениях весьма отчетливо выступила зависимость влияния гормона от дозировки и типа нервной деятельности. Наиболее резко проявились концентрация последовательного торможения и укрепление дифференцировок. При перегрузке гормоном отмечалось падение величин условных рефлексов.

В опытах на собаках С. П. Пышина (1956) установила, что при нарастающей дозе адренокортикотропного гормона происходит постепенное угнетение слюнных рефлексов на длительное время с очень постепенным возвращением их к исходным величинам после отмены гормона.

Мы не беремся по этим первоначальным данным детализировать выводы и сосредоточим внимание только на заметной связи действия гормонов и торможения в коре. Нам кажется, что специальный интерес приобретают вопросы влияния гормонов на в. н. д. в связи с проблемой роли и места парабактериального торможения в коре. Возможно, что гормональный парабактериоз и является одной из адекватных форм коркового парабактериоза.

Помимо частного значения этих фактов, мы видим в них основание к одному общему заключению. Подробный анализ опытов показывает, что вследствие наличия у животных переходных фазовых состояний мы имеем повод эту форму торможения, возникающую при перегрузке гормонами, отнести к запредельному торможению. Думаю, что это заключение представляет интерес, так как за последнее время о запредельном торможении говорят довольно часто. Имеется стремление сблизить его с парабактериальным процессом. Однако доказательств к такому сближению не приводится. О парабактериальной природе всех видов центрального торможения и, в частности, коркового писал А. Н. Магницкий (1948). А. А. Ухтомский признавал парабактериоз дефектной формой торможения, характерной для патологических состояний. Полагаю, что наши данные как раз восполняют этот пробел. С одной стороны, в наших опытах имеется основное условие для развития парабактериального торможения (длительное раздражающее действие гормона), с другой же — наличие фазовых состояний, точно определяющееся методом слюнных условных рефлексов, подтверждает возможность установить в данном случае наличие парабактериального запредельного торможения.

С этими результатами согласуются данные Н. А. Николова (1956). Следует отметить, что на возможность возникновения запредельного торможения при гипертиреозидизации указывала еще М. К. Петрова.

Мы уже высказывали взгляд, что лишь ограниченный круг тормозных состояний, а среди них запредельное, под влиянием перегрузки гормонами может быть сближен с парабактериозом.

Выше мы затронули вопрос о различии условных рефлексов и временных связей. Последний термин был применен мной для обозначения реакций, выработанных у голубей, у которых пред-

варительно удалялись полушария головного мозга. Я давно и настойчиво подчеркиваю, что слова И. П. Павлова относительно тождества понятия временных связей и условных рефлексов относятся лишь к высшим млекопитающим животным, собаке в частности. Временная связь есть понятие универсальное, относящееся решительно ко всем уровням приспособительных реакций. Условный рефлекс представляет собой реакцию лишь тех животных, которые обладают нервной системой в той или иной форме. Без участия ее в реакции представление о рефлексе лишено смысла. На это указывал М. Р. Могенович и др.

В зависимости от степени эволюционного совершенства животных таким ведущим отделом нервной системы, необходимым для образования условных рефлексов, могут быть кора головного мозга, большие полушария и мозжечок. Последнее убедительно показано в монографии А. И. Карамяна (1956).

Поэтому мы убеждены в том, что реакции бесполушарных голубей, описанные выше, следует считать временной связью, а не условным рефлексом. Имеются сторонники такой безликой точки зрения, которые называют условными рефlekсами реакции организмов от амеб до человека. Однако я считаю, что, последовательно придерживаясь павловского учения, надлежит и в этом вопросе руководствоваться его взглядами на необходимость систематизации и классификации условных рефлексов. Но до систематизации необходимо предварительное изучение разнообразных форм временных связей в животном мире.

Приспособление организмов к внешней среде мы встречаем на всех уровнях жизни. Например, оно наблюдается уже у спонгиллид, а можно утверждать, что оно имеет место и раньше.

Всем хорошо известны реакции, внешне сходные с условными рефlekсами даже у растений (белая акация, вика, стыдливая мимоза) (Б. С. Мошков, 1953).

Однако что дает право называть реакции губок и растений условными рефlekсами? Г. Костюкович, а затем Н. Н. Тимофеев (1958) повторили в нашей лаборатории эксперименты С. И. Метальникова (1915), а также Брамштедта (Bramstedt, 1935), Дабровской (Dabrowska, 1956) и других, относящиеся к выработке условных рефлексов у парameций. Факт приобретения инфузориями некоторых новых реакций под влиянием применявшихся раздражений был установлен. Однако признать его условным рефlekсом не представлялось возможным. Этому противоречили основные положения павловской теории условного рефлекса, связанные с необходимостью субстрата реакции (в виде нервной системы) и ее приспособительной роли. Ни того, ни другого в этих опытах не было.

К. А. Тимирязев первым обрушился с критикой на заключения С. И. Метальникова о существовании условных рефлексов у парameций, подчеркивая несовместимость этой точки зрения с учением И. М. Сеченова и И. П. Павлова.

Мы в свое время напомнили об этих высказываниях К. А. Тимирязева. С той поры их иногда приводят, однако точку зрения на возможность образования условных рефлексов у организмов любого эволюционного уровня не меняют.

Л. А. Орбели выдвигал весьма продуктивную схему эволюции приспособления. Первоначально, как он считал, образовались химические формы приспособления, на смену им развивались нервно-химические и, наконец, высший уровень этих реакций представлен нервными актами.

Я думаю, что логичным будет несколько расширить эту схему, называя этапы эволюции в следующем порядке: физическое приспособление, физико-химическое, химическое (далее, переходя на собственно физиологические понятия), гуморально-нервное, нервно-гуморальное и, наконец, нервная регуляция приспособлений, однако тоже неразрывно связанная с гуморальным.

Развиваемый выше взгляд представляется мне крайне важным и принципиальным. Это связано со следующим. За последние годы мы наблюдаем известное разочарование в надеждах на павловское учение, которые возникли у многих во время объединенной сессии АН СССР и АМН СССР (1950) в связи с прокламированной тогда возможностью объективного объяснения и изучения высшей нервной деятельности человека. Уже указывалось выше на весьма сдержанное и нередко критическое отношение к теории условных рефлексов за рубежом.

Некоторые физиологи искали дополнений и поправок к павловскому учению и в нашей стране. Назовем для примера гипотезу о психонервной деятельности И. С. Бериташвили.

Эта неудовлетворенность павловским учением имеет определенные основания. Дело в том, что после объединенной сессии у многих *возникла неправильная тенденция отождествлять беспредельные возможности принципа и метода условных рефлексов с фактическим и сравнительно ограниченным содержанием полученных в лабораториях И. П. Павлова экспериментальных данных*. Сам И. П. Павлов на склоне жизни мужественно говорил, что им отторгнута от неизвестного щепотка познанного, а гора еще впереди. Однако это было многими игнорировано и *принцип изучения методом условных рефлексов постепенно превратился в прием объяснительный*. Опираясь на данные, полученные в опытах на собаках, стали объяснять, а по существу клеить этикетки из материалов павловской терминологии на явления человеческой психики, неизмеримо более сложные, чем это наблюдается даже у высших животных. Даже непосредственное подчеркивание И. П. Павловым качественных особенностей психики человека, связанное с его представлениями о функциях второй сигнальной системы, нередко предавалось забвению. Это и лежит в основе разочарований, на которые мы указывали. Иначе бы обстояло дело, по моему убеждению, если бы и здесь был применен эволюционный и экологический подход. Он потребовал бы изучения и

нахождения тех новых сложных и сложнейших форм временных связей, сочетания их и взаимодействия, которые отличают человека от животных. Вместе с тем было бы необходимо изучить простые и простейшие временные связи, образуемые животными.

Я приводил соответственно те факты, которые были получены в нашей лаборатории и которые подтверждали эту точку зрения. Результатом этого было одно из специальных выступлений на традиционных «павловских совещаниях». Я имею в виду доклад «О своеобразных временных связях» (1948).

Дальнейшее накопление экспериментального материала наряду с опытами Г. Костюкович и Н. Н. Тимофеева лишь укрепляло высказанные положения. Напомню в связи с этим о результатах исследований В. В. Петелиной (1958), а затем В. И. Багрянского (1958) о временных связях, изученных ими у голубей, подвергшихся удалению полушарий. Н. Ю. Бсленков (1950) наблюдал раньше факты образования своеобразных временных связей у кошек с удаленными полушариями мозга, а затем полностью подтвердил наши данные о возможности получения временных связей у голубей после удаления у них полушарий.

В связи с изложенным представляют выдающийся интерес сообщения о возможности образования временных связей в эмбриональном или личиночном периоде развития (Цуге, 1957; Хунт — Hunt, 1949; Кос — Cos, 1933).

Опыты первых двух авторов мы повторили. У куриных эмбрионов, подвергшихся, согласно их методике, воздействию звуком (звонок), подкрепляемым пропусканием через эмбрионы электрического тока, образовывались временные связи в виде оборонительных двигательных реакций, проявлявшихся после вылупления цыплят (Д. А. Бирюков и Т. П. Блинкова, 1959).

Под опытом находилось несколько сотен эмбрионов. Подопытные группы эмбрионов подвергались воздействию звукового (звонок, зуммер) раздражения, подкрепляемого пропусканием через эмбрионы переменного тока. В контрольных сериях выполнялись все манипуляции, которым подвергались подопытные эмбрионы, но раздражение током не проводилось. Применялись «положительный» и дифференцировочный раздражители.

У куриных эмбрионов образуются временные связи в виде двигательной оборонительного типа реакции. Угашение условной реакции протекает медленнее, чем угасание ориентировочных рефлексов на тот же раздражитель в контрольных опытах. В случае применения звукового раздражителя, не подкреплявшегося электрическим током, цыплята отличали его от звуков, сопровождавшихся подкреплением. Степень проявления временной связи у цыплят зависит от свойств применявшихся звуковых раздражителей. Воздействие электрическим током на эмбрионов задерживает срок их вылупления и отрицательно сказывается на последующем физическом развитии.

Несмотря на довольно определенные результаты, мы удержи-

ваемся от заключений, не имея более подробного анализа этих явлений. Речь идет об установлении механизма этих реакций. Остается открытым вопрос — проявляется ли в этом случае сенсбилизация, доминанта или действительная временная связь? Так или иначе будет выглядеть окончательное заключение, но несомненно, что выдвигаемый нами вопрос о разнообразии в широких пределах временных связей различных форм их получает в приведенных фактах еще одно убедительное подтверждение.

Исследования по систематизации временных связей остаются одиночными. Мы привели примеры экспериментов относительно простых и простейших явлений этого рода. То же можно сказать в отношении сложных и сложнейших форм связей.

Работа физиологов в этом направлении осталась в тени, а отдельные и, к месту сказать, удачные попытки некоторых физиологов (назовем ситуационные рефлексy, рефлексy без естественного начала П. С. Купалова) были подвергнуты на объединенной сессии сокрушительной критике (А. Г. Иванов-Смоленский, 1950).

Когда я многократно выступал, выдвигая задачи систематизации и классификации форм временных связей или торможения, мной руководили эти общие соображения. Мы представили не только их, но и определенные факты, показывающие своеобразие разных форм рефлекторной деятельности.

Физиологи, которым пришлось по ходу их исследований сопоставить условные рефлексy собак и человека, отчетливо представляли те различия, которые имеют место в этом случае.

Не все условные рефлексy одинаковы по своему механизму. Некоторые двигательные акты, вырабатываемые путем «обучения», несомненно, являются условными рефлексами, хотя и более сложными, чем обычные слюнные и оборонительные (см. весьма содержательные работы Ю. М. Конорского. 1936, 1941). Эти условные рефлексy, конечно, невоспроизводимы при морфинном наркозе. Они у человека, конечно, осознаваемы. Но к категории условных рефлексов, основанных на выработке временных связей, относятся и такие более примитивные механизмы корковой деятельности, которые предстают перед нами при изучении условных рефлексов с внутренних органов.

Только при принципиальном отношении к определению рефлексa, исходящему из известных павловских принципов — детерминизма, анализа и синтеза и структурности, — мы получаем возможность убедительно критиковать тех авторов, которые утверждают, что условные рефлексy образуются в спинном мозгу высших животных (Шураджер и Куллер — Shugrager and Culler, 1940; Келлог — Kellog, 1947; и др.) и что возможно выработать временные связи на изолированном сердце лягушки (Сгонина — Sgonina, 1941).

Глава IV

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПАТОЛОГИЯ НЕВРОТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ

Классические модели неврозов на собаках были получены в лабораториях И. П. Павлова (И. П. Павлов, М. К. Петрова, А. Г. Иванов-Смоленский и др.).

Значительно бедней в этом отношении фактический материал, которым располагает сравнительная патофизиология. Здесь сказывается разрозненность в подборе объектов исследования, разноречивой в методическом подходе, наконец, встречающаяся неопределенность в выводах. Это в известной мере связано с тем, что многие авторы, работавшие в этом направлении, просто копировали приемы невротизации, выработанные ранее на собаках, и переносили их на все другие объекты, подвергавшиеся изучению. Хотя известная общность в этих приемах бесспорно может иметь место, однако дело, без сомнения, выиграло бы при конкретизации способов исследования, особенно с учетом экологических факторов. Подтверждением этого являются описанные ниже патологические состояния, полученные при воздействии экологически адекватных раздражителей (оптикогенная каталепсия, аудиогенная эпилепсия, механическая мышечная дистония).

Прежде чем мы перейдем к изложению некоторых результатов экспериментов, полученных в нашей лаборатории, необходимо остановиться на следующем весьма принципиальном вопросе.

Как известно, сам И. П. Павлов в основу возникновения неврозов ставил те или иные обстоятельства перенапряжения возбуждательного и тормозного процессов или острые столкновения их. В американской литературе отмечается тенденция отказаться именно от этой концепции, поскольку вся концепция коркового торможения поставлена там под сомнение. Не останавливаясь здесь на этом подробнее, отправим читателя к очень хорошему литературному обзору вопроса, сделанному Ф. П. Майоровым (1954).

В 1950 г. Лидделл, Джеймс и Андерсен (Liddell, James and Anderson) выступили с критикой павловского учения об экспери-

ментальных неврозах. Они видели причину возникновения экспериментальных неврозов в том, что животное помещено в станке. Как указывают авторы, ограниченное в своих движениях животное не может избежать трудной задачи, оно вынуждено отказаться от инициативы — в этом и есть причина невроза.

Неудивительно, что авторы предпочитают понятие конфликта возбуждение — торможение заменить психологическими конфликтами (инициативы, ситуации и т. д.).

Ненаучность этой критики павловского учения стала очевидной после опытов, выполненных в условиях «свободного» передвижения собаки по методике П. С. Купалова.

В этих исследованиях (В. В. Яковлева, 1951; Н. И. Кудряшова, 1955; и др.) была убедительно доказана возможность возникновения экспериментальных неврозов на той же физиологической основе — конфликта между возбудительным и тормозным процессами.

Представляло принципиальный интерес изучение этого вопроса в сравнительном ряду.

Эти опыты выполнены Ы. М. Томинг на морских свинках. Мы сразу же отказались от предложенных ранее методик, усложнявших анализ поведения и состояния животных вследствие ограничения площади движения, «исходного» и фиксированного местонахождения животного и т. д. (Е. И. Артемьев, 1948; Е. Л. Голубева, 1939; Я. А. Милягин, 1957; Л. И. Котляревский, 1951; и др.). Сущность нашей методики заключалась в предоставлении животному относительной свободы передвижения на столе размером 135 × 85 см, ограниченном с трех сторон стенками высотой 30 см, а с одной, передней, — высотой 15 см для удобства наблюдений (рис. 20).

В крышку стола врезаны 15 бесшумных кормушек. Это позволяет производить безусловное пищевое «подкрепление» при любом местонахождении животного. Специально отпечатанные на бумаге планы расположения кормушек позволяли точно протоколировать опыт, регистрируя во времени передвижение животных; наряду с этим записывалась пневмограмма.

С помощью этой методики Ы. М. Томинг провела разнообразные опыты, варьируя условия перенапряжения тормозного процесса или вызывая столкновение возбудительной и тормозной функции (чередование десяти пар из положительного и дифференцировочного раздражителей). В результате этих исследований она получила выраженный невроз у животных, сопровождавшийся во многих случаях трофическими расстройствами.

Экспериментальные невротические состояния были получены и изучались у нас также на крысах, голубях, курах, рыбах (А. И. Карамян, 1956; Ф. П. Ведяев, 1956б; А. М. Иванова, 1958; И. Г. Карманова, 1955; В. В. Фанарджан, 1955).

Результаты этих исследований были в свое время опублико-

ваны, мы поэтому на них здесь останавливаться не будем, коснувшись лишь некоторых общих вопросов, связанных с этими наблюдениями.

Как и следовало ожидать, общий механизм возникновения невротических состояний в сравнительном ряду оказался принципиально тем же, какой был вскрыт ранее в павловских лабораториях в опытах на собаках. Но, вместе с тем, обращали на

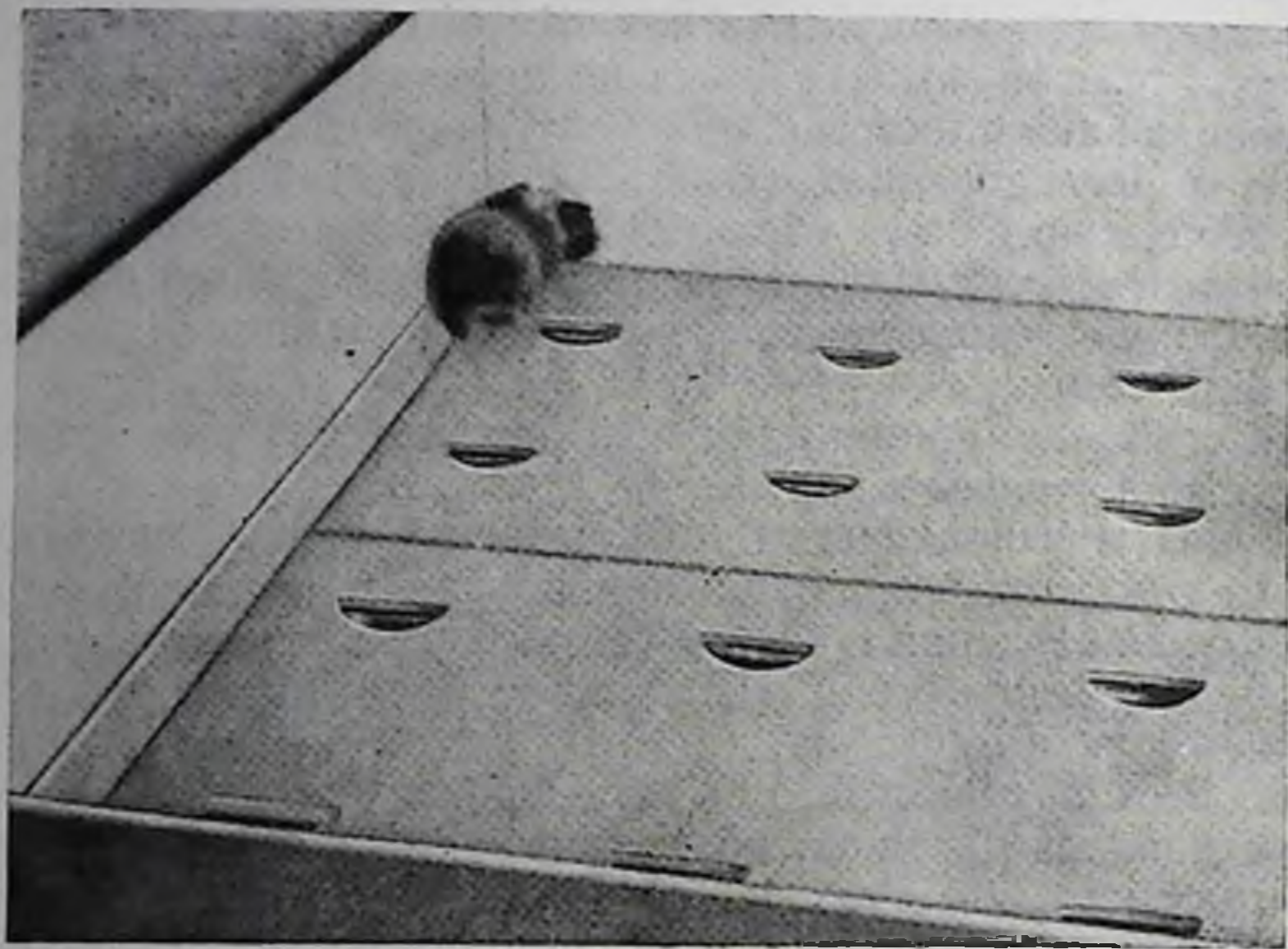


Рис. 20. Общий вид экспериментального стола в опытах Ы. М. Томинг.

себя внимание и некоторые особенности развития патологических отклонений в нервной деятельности.

К числу их в первую очередь следует отнести известную легкость получения патологических состояний у наших животных по сравнению с собаками.

По-видимому, в связи с этой относительной податливостью нервной системы подопытных животных по отношению к различным повреждающим ее влияниям находится и гораздо большая индивидуальность нарушений, чем это наблюдается у собак. Неврозы у последних в большой степени зависят от типов нервной системы. Сказать что-либо о влиянии типов у животных более низкой организации мы затрудняемся ввиду отсутствия данных. Однако зависимость и скорости и качества наступавших отклонений нервной деятельности бросались в глаза.

У голубей А. И. Карамян (1956), Ы. М. Томинг (1955), В. В. Фанарджан (1955) отметили два типа нарушений. Одно из них проявлялось в том, что по мере развития невротического состояния у птиц развивалась общая заторможенность; наобо-

рот, другое выражалось в повышенной возбудимости, проявлявшейся также в резком усилении двигательной активности в течение всего опыта.

У морских свинок (по данным тех же авторов) также наблюдалось в одних случаях наступление заторможенного состояния, проявление гипнотических фаз и в ряде случаев развитие сна во время опытов. Другие особи, наоборот, приходили в состояние двигательного возбуждения. Они много бегали от кормушки к кормушке, в паузах сустились, шелкали зубами, у них отмечалась копрофагия и пр.

Второй особенностью невротических реакций животных в сравнительном ряду является более резко проявляющееся по сравнению с собаками значение экологических факторов.

Одним из примеров этого является тот факт, что состояние разлитого торможения у кур, полученного в ответ на прерывистое световое раздражение (оптикогенная каталепсия), очень легко перевести в глубокий невроз путем повторной смены каталепсии на растормаживание. И. Г. Карманова наблюдала тяжелые невротические реакции, проявлявшиеся не только в полном расстройстве условнорефлекторной деятельности вплоть до исчезновения всех условных рефлексов, но и в появлении значительных трофических нарушений.

Сама по себе каталепсия в известной мере представляет уже патологическое состояние. Поэтому интересны результаты наблюдения Т. П. Блинковой (1957), которая, варьируя экологические условия опытов, показала влияние их на вызывание и протекание каталепсии.

Опыты были проведены в осенне-зимний и весенне-летний сезоны. Как известно, последний связан в условиях Ленинграда с наступлением периода «белых ночей». Как и можно было ожидать, результаты этих двух серий опытов были резко различны.

В летнюю пору вызвать состояние каталепсии у кур было чрезвычайно трудно, а чаще оно, несмотря на все старания экспериментатора, не возникало вообще. Наблюдения за подопытными курами в птичнике показали, что в 10—12 часов ночи они находились в состоянии значительного, по типу дневного, возбуждения (птицы расхаживали в вольере, клевали корм; у них наблюдались голосовые реакции и т. д.). Эта значительная возбужденность в ночное время и была, по-видимому, причиной затруднений с образованием экспериментальной каталепсии. Наши результаты совпадали с наблюдениями других. Особенно это относится к опытам В. Б. Савватеева, который не мог в подобных же условиях получить на утках феномен Швентера—Кирхера (животный гипноз) (М. Е. Лобашев и В. Б. Савватеев, 1959).

Мы провели серию опытов (Д. А. Бирюков и Т. П. Блинкова), которые с совершенной убедительностью подтвердили правильность наших предположений. В постановке их мы исхо-

дили из литературных сведений о том, что при понижении окружающей температуры или непосредственном охлаждении центральной нервной системы ее возбудимость падает.

Была разработана методика охлаждения мозга кур путем распыления на кожной поверхности головы паров хлорэтила. Контрольные опыты показали, что таким путем удастся понижать температуру мозга на 3—4°. Сочетая охлаждение головы с приемами вызывания каталепсии, мы легко стали получать каталептическое торможение и в летний период.

Невротические состояния мы получали довольно разнообразными приемами. Так, на голубях заметные нарушения динамики пищевых условных рефлексов начинали выступать при удлинении изолированного действия условного раздражения, при увеличении количества сочетаний в опыте (от 12 до 65), при угашении условного раздражителя на фоне резкого двигательного возбуждения (А. М. Иванова, 1958). Применяя двигательно-оборонительную методику на голубях, В. В. Фанарджан (1955) получил резкие невротические сдвиги у голубей при переделке наличных условных раздражителей в следовые. Ы. М. Томинг (1955), применяя двигательно-пищевую методику на морских свинках, наблюдала невроты у них в процессе выработки трудных дифференцировок, а также при чередовании положительных и отрицательных раздражителей.

На голубях и морских свинках, применяя оборонительную методику, можно наблюдать угашение действия условного раздражителя, несмотря на продолжающееся подкрепление (так называемое «задалбливание»). Это сопровождается отчетливой картиной невротического состояния (А. И. Карамян, 1953; В. В. Фанарджан, 1955).

Такие же результаты получила А. М. Иванова (1958) в опытах на голубях по двигательной пищевой методике. На крысах это явление выступало гораздо менее отчетливо.

Вырабатывая условные рефлексy на комплексные раздражители у рыб и голубей, Ф. П. Ведяев (1956б) наблюдал отклонения нервной деятельности в сторону инертности раздражительного процесса. Первоначально это проявлялось в виде растормаживания дифференцировок, а затем возникновения бурной двигательной активности как в момент действия раздражителей, так и в интервалах.

Значение других форм перенапряжения нервных процессов было изучено А. М. Ивановой на крысах и голубях и Т. Н. Соллертинской на кроликах. В этих опытах было показано, что тонкая дифференцировка, а также удлинение действия дифференцировочных раздражителей являются также трудными задачами для нервной системы низших млекопитающих. В результате у многих из них с легкостью развивались невротические явления.

Во многих случаях наступление невротических нарушений в условнорефлекторной деятельности сопровождалось, как уже

указывалось, развитием разного рода трофических нарушений. К числу их относятся у голубей нарушения деятельности желудочно-кишечного тракта, исхудание, обильное выделение экскрементов, нарушение роста перьев, парез лапок, встречались даже и случаи смерти. С большой вероятностью случайные причины смерти могут быть исключены (А. И. Карамян, 1956; В. В. Фарнарджан, 1955).

Резкие вегетативные и трофические нарушения наблюдала Ы. М. Томинг на морских свинках. Сюда относятся расширение сосудов ушей и лап, частые повторные дефекации, отсутствие аппетита (даже и в животнике), трофические язвы на лапах, парезы конечностей. На вскрытии погибших свинок были обнаружены застойные явления во всех органах. Кроме гиперемии, в головном мозгу отмечалась отчетливая сглаженность извилин.

Вызывая указанным выше способом невроз у кур, И. Г. Карманова (1955) наблюдала в ряде случаев тяжелые трофические нарушения (выпадение перьев, учащенные дефекации, резкое исхудание, парез лап).

Таким образом, невротические состояния в сравнительном ряду животных возникают по разнообразным поводам и значительно скорее у низших позвоночных, чем у высших. Это, в частности, видно из опытов с невротизацией типа «задалбливания», которое воспроизводится у голубей и морских свинок гораздо легче, чем у собак. Наряду с этим обращает на себя внимание богатый ассортимент вегетативных и трофических нарушений, сопровождающих невротические расстройства.

Столь ответственные выводы, к которым мы пришли, понятно, требовали от нас возможно более тщательных контрольных опытов. Они заключались в параллельном наблюдении за животными, находившимися в тех же условиях, что и подопытные, но опытам не подвергавшимися.

Как и обычно, весьма оправдали себя перерывы в опытах на разные сроки, приводившие к нормализации нервной деятельности. Это подтвердило, что изменения ее носили функциональный характер и обуславливались самим экспериментом. В частности, в серии опытов с «задалбливанием» убедительным контролем являлась возможность образовать и сохранить условные рефлексы с анализаторов, не находившихся под опытом, в то время как с анализатора «задолбленного» все рефлексы исчезали.

Заметим попутно, что эти результаты представляют исключительный интерес, так как демонстрируют возможность образования, как на это указывал И. П. Павлов, изолированного, больного пункта в коре. Они имеют существенный интерес и для психиатрической клиники.

Наконец, различные приемы экспериментальной терапии также убеждали нас в правильности наших утверждений, что

мы имеем дело с невротическими состояниями, вызванными условиями опыта.

В этом отношении представляют большой интерес результаты опытов А. М. Ивановой (1958), применившей методику условных рефлексов и электроэнцефалографию. Вызвав на группе тормозных голубей невротические состояния (исчезание условных рефлексов), А. М. Иванова получила их определенную электроэнцефалографическую характеристику. У этих голубей в отличие от контрольных животных появлялось большое количество медленных волн (длительностью 0,5—1 секунда и напряжением около 200 мкв). Эти волны не угнетались при действии различных внешних воздействий (звук, свет).

После исчезновения рефлексов голубям на протяжении 20 дней десять раз подкожно или рег ос вводили кофеин (0,01—0,15 г на 1 кг веса животного). Введение кофеина сопровождалось нормализацией ЭЭГ — снижением амплитуды медленных волн, уменьшением их числа, а также близкой к норме реакции на световые раздражения (рис. 21). Условнорефлекторная деятельность протекала как обычно. Таким образом, введение кофеина устранило вызванные невротизацией нарушения нервной деятельности.

Все изложенное позволяет сделать некоторые принципиальные выводы. Один из них касается роли нервной системы в возникновении и протекании невротических явлений.

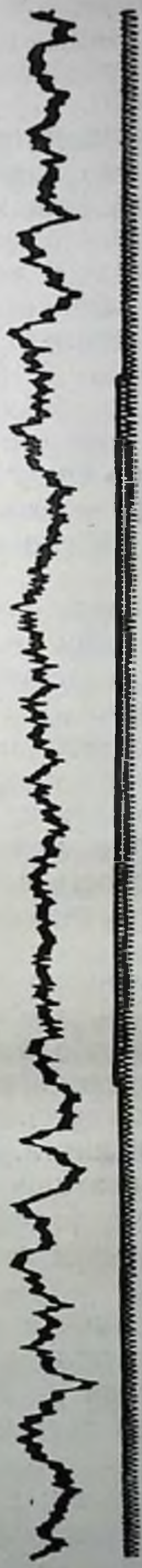
Как известно, А. Д. Сперанский в свое время выдвинул несколько парадоксально сформулированный вывод об организующей роли нервной системы в развитии патологического процесса. Вероятно, эта парадоксальность и явилась причиной обостренной критики, которой подвергся этот тезис уже со времени объединенной сессии 1950 г.

В последнее время под влиянием критики сам А. Д. Сперанский в значительной степени охладел к этой формулировке. Можно было бы не останавливаться на этом вопросе, если бы неудачная формулировка А. Д. Сперанского не появилась в новейшее время в ее прежней форме.

Я имею в виду выступление И. В. Давыдовского (1954), писавшего, что Сперанский рано отказался от своего тезиса. Нервная система, по утверждению И. В. Давыдовского, действительно организует патологический процесс.

По этому поводу следует заметить, что, кроме упомянутой фразы, А. Д. Сперанский нигде больше не выражал столь ортодоксально мысли о роли нервной системы в патологии.

Нет этого в его основной работе «Элементы построения теории медицины», не касался он этого и в дискуссии, обстоятельно развернувшейся по указанной книге. «Нам указывали, — писал он, — что сводя «всё» (?) к нервной системе, мы упускаем такие достоверно активные моменты, как конституция, эндокринные, невро-гуморальные факторы и т. д. Это неверно, мы их при-



a



б



в

Рис. 21. Характер биоэлектрической активности головного мозга голубей (из работы А. М. Ивановой).
a — в норме; *б* — при патологической инертности тормозного процесса; *в* — после введения на фоне патологической инертности тормозного процесса кофеина.

знаем, мало того, пользуемся и будем пользоваться в работе ничуть не меньше, чем другие. Но ведь вопрос идет о поисках принципов объединения материала, о создании угла зрения, под которым производится его оценка» (1935, стр. 329).

Вероятно, в наше время никто не станет возражать по существу против этих взглядов, так как они выражают сущность современных исканий, связанных с идеей нервизма. Однако надо различать нервизм как руководящую общепатологическую проблему, что подчеркивал еще Энгельс, и совсем другой аспект — как этиологический фактор в патологии. Здесь и заложен корень ошибки А. Д. Сперанского. На дискуссии между ним и И. В. Давыдовским возник спор, несколько формальный. А. Д. Сперанский утверждал, что медицина оторвалась от физиологии. И. В. Давыдовский парировал это тем соображением, что физиология оторвалась от медицины. Я думаю, что есть еще одно более правильное и всепримиряющее решение спора — оно заключается в признании того, что оторвались от биологии обе науки — и физиология и медицина.

Выдающаяся сторона учения И. П. Павлова, свидетельствующая о единстве его теории с дарвинизмом и вообще с биологией, осталась вне поля зрения некоторых его последователей. Характерно, что в упомянутой дискуссии по книге А. Д. Сперанского ни в одном выступлении, даже видных представителей сравнительной физиологии, материалы совершенно не рассматривались в эволюционном аспекте. Обойден по сути дела этот вопрос и в самих «Элементах построения теории медицины». Вместе с тем, именно эта позиция внесла бы ясность в дискуссию по вопросу: организует или не организует нервная система патологический процесс.

Для иллюстрации этого положения приведем некоторые высказывания современных патологов.

Так, С. С. Вайль (1954) считает, что какая-либо формулировка относительно организации или дезорганизации нервной деятельности как условия возникновения патологического процесса является схематизацией и не может быть принята. Нужно, как рекомендует С. С. Вайль, с павловских позиций, помня о необходимости сочетания анализа с синтезом, разобраться в различных вариантах взаимоотношений общего и местного в патологии.

А. Д. Адо склоняется к отрицательной оценке тезиса А. Д. Сперанского об организующей патологии роли нервной системы. Однако и противоположную точку зрения на то, что патология представляет результат дезорганизации деятельности нервной системы, он считает крайней позицией.

«Совершенно очевидно, — пишет Адо, — что обе эти крайние позиции в понимании роли нервной системы в патологии представляют дело в слишком общей форме и поэтому не раскрывают как существа, так и механизмов участия нервной системы

в возникновении, течении и исходах болезни. Сложный вопрос о формах участия нервной системы в патологии не может быть разрешен с помощью какой-нибудь общей формулы» (1957, стр. 21).

В общем с высказыванием А. Д. Адо следует согласиться. Убедительно выглядит его критика таких теорий, авторы которых стремились (как бы с нервистских позиций) разделить болезни на ваготонические и симпатикотонические (Эппингер и Гесс — Eppinger u. Hess, 1909).

Сюда же относятся уже упоминавшаяся попытка Селье видеть основной механизм нарушения регуляций функций при болезни в нарушении деятельности гипофизарно-адреналовой системы, попытки Вайля, Штурма и других рассматривать болезни как результат нарушения деятельности диэнцефальной регуляции или нарушения функций ретикулярной формации стволовой части мозга. Новейшие данные экспериментальной физиологии вынуждают некоторых авторов вносить те или иные дополнения или исправления в свои теории. Так, например, Селье добавил в качестве фактора регуляции, наряду с гипофизарно-адреналовой системой, еще гипоталамус и ретикулярную формацию стволовой части мозга.

Однако с нашей точки зрения, такого рода добавления принципиально положение вещей не меняют.

Дело в том, что и А. Д. Сперанский, и С. С. Вайль, и А. Д. Адо, и все названные выше авторы рассматривают вопрос односторонне. Внимание А. Д. Сперанского после всех блестящих талантливых экспериментальных исканий в конце концов сосредоточилось на частном вопросе о роли нервной системы в этиологии заболеваний. Неудивительно, что это привело к кризису, что и можно было предсказать на основании его собственных критических замечаний о «сведении всего к нервной системе».

Подобный кризис можно предвидеть относительно направления идейно родственного, а может быть, и возникшего не без влияния ярких высказываний А. Д. Сперанского. Я имею в виду попытку универсализации теории кортико-висцеральной патологии.

Оставаясь навсегда выдающимся этапом в поисках объединяющего начала для построения основ современной патологии, эта теория может обречь себя на значительное ограничение как только она стала стараниями своих увлеченных адептов претендовать на роль универсальной медицинской панацеи. Судьба, впрочем, пережитая исторически и многими другими интересными гипотезами.

Ряд критических замечаний А. Д. Адо касается другой стороны проблемы роли нервной системы в патогенезе. Его смущает, в частности, то обстоятельство, что некоторые нервные рефлекторные функции могут нанести явный урон организму.

В качестве примера он приводит случай, когда в результате рефлекторного спазма желчных протоков рефлекторно же возникает спазм коронарных сосудов сердца. Подобные примеры могли бы быть приумножены. Конечно, надо признать, что нервно-рефлекторные процессы могут в известных обстоятельствах играть заведомо вредоносную для организма роль. Однако это все частные случаи, иногда важные с точки зрения патогенеза, иногда представляющие физиологическую или патологическую казуистику.

А. Д. Сперанский, и С. С. Вайль, и И. В. Давыдовский, и А. Д. Адо, рассматривая роль нервной системы в «организации» или «дезорганизации» здоровья, оставляют в стороне необходимость подхода к решению этого вопроса эволюционно-биологически. Между тем, никакой другой аспект рассмотрения ее роли в патологии (этиологический, патогенетический и др.) не допустим.

Самый факт первичного зарождения живого и жизни исключает предположение о возникновении сразу же и болезни. С этой точки зрения противопоставление здоровья и болезни как чего-то извечно сосуществующего и противоборствующего остается опять-таки частным случаем.

Можно представить, что основным в эволюции являлось устойчивое, уравновешенное состояние организма, именуемое нами у высших животных здоровьем. Его организацией, пользуясь термином А. Д. Сперанского, и занималась нервная система.

Характерно, что впервые ошибочность формулы «нервная система образует болезнь» заметил биолог. По свидетельству А. Д. Сперанского, это был Т. Д. Лысенко, который указал, что такая укороченная формулировка лишает историю развития ее перспектив. Чем выше организация нервной системы, тем больше для нее шансов в борьбе со средой, в том числе и с внешней вредностью.¹

Организмы развивались под влиянием внешней среды и в условиях приспособления к ней. Здесь могли встречаться и вредоносные влияния. В качестве приспособительных по отношению к ним возникали защитные реакции организма. И. И. Мечников блестяще показал это на примере эволюционного анализа воспаления и иммунитета.

Задачей эволюции, если так можно выразиться, была выработка мер защиты организма от вредящих факторов внешней среды. И. И. Мечниковым же была определена и роль нервной системы в организации этих защитных мер организма.

«Рассматривая внутриклеточное и выделительное пищеварение в их общих чертах,— писал он,— мы видим, что химические

¹ Стенографический отчет научной сессии, посвященной проблемам физиологического учения И. П. Павлова. М., АН СССР, 1950, стр. 124.

процессы обоих подчинены влиянию живых частей организма. У низших животных — химическая сторона пищеварения управляется протоплазмой амёбондных клеток. У высших — эта роль принадлежит очень сложному аппарату, в котором преобладающее значение имеет нервная система» (1953, стр. 65).

Таким образом, ясно, что, оценивая роль нервной системы в организации реакций воспаления и иммунитета как первоначальных и основных реакций организма, возникших на заре эволюции, И. И. Мечников подходил с эволюционных позиций.

Он подчеркивал, что у низших животных, еще не обладавших развитой нервной системой, субстратом для реализации этих защитных реакций была плазматическая клеточная масса с присущей ей раздражимостью. По мере эволюционного развития и формирования нервных образований, перенявших на себя основную часть функции раздражения, нервная система переняла на себя организацию воспалительных и иммунологических процессов.

В эволюционно-биологическом плане функции нервной системы при действии на организм вредоносных факторов должны быть оценены как деятельность приспособительная, защитная.

И. П. Павлов не раз подчеркивал, что основная цель жизни — охрана самой жизни. Нервная система и ее рефлекторная деятельность, протекающая всегда в интимнейшей связи с действием гуморальных факторов организма, является, таким образом, необходимым условием для организации здоровья и противодействия разным, в том числе и болезнетворным причинам. И. П. Павлов был чрезвычайно последователен в проведении этих принципов своей теории. Весь предмет физиологии он назвал «наукой ликующей жизни». Это несколько поэтизированное определение он раскрывал затем в ряде экспериментально обоснованных принципов. К главным из них относятся принципы саморегуляции, компенсации, «механического иммунитета».

Остановимся в заключение еще на одном факте общего значения, отчетливо проявившемся в наших экспериментах.

Речь идет о подчеркнутой выше сравнительной легкости получения невротических нарушений у низкоорганизованных животных с сопутствующим возникновением в этих случаях и обширных вегетативных расстройств. М. К. Петрова наблюдала дерматиты и папилломы у мышей лишь через три-четыре месяца после невротизации, а у собак подобные нарушения наступали только через два года.

Эти факты, по существу, подтверждают положение, которое мы отстаивали выше об организующей здоровье роли нервной системы в эволюции.

В пользу этого же положения могут быть приведены и некоторые другие доводы. Например, М. К. Петрова (1955) воспользовалась блокадным обстрелом Ленинграда, чтобы наблюдать на собаках возникавшие в этих условиях невроты. Однако

известно, что подобные и более тяжелые ситуации, в которых находились в минувшую Великую Отечественную войну непосредственные участники военных действий и гражданское население страны, не явились специально невротизирующим фактором.

Перенапряжение нервной системы человека в годы войны было огромным, однако, увеличения количества неврозов отмечено не было (Эдельштейн, 1948).

Это очень интересная, но выходящая за рамки непосредственно рассматриваемых нами вопросов тема все же должна быть упомянута, так как она лишний раз подчеркивает, насколько вооружается высшее животное, в данном случае человек, в способности противодействия вредоносным для него влияниям.

Это хорошо, чисто литературно выразил один из французских летчиков, перенесший ужасы фашистского концентрационного лагеря. Он сказал: «Я перетерпел такое, чего ни одно животное вынести бы не могло». «Человек способен выдержать больше, чем животное» — заключают И. Ганзелка и М. Зикмунд (1959)¹.

Оставляя вопрос о человеке, поскольку осуществление таких широких возможностей устойчивости его организма связано не только с собственно биологическими особенностями его организма, но в большой степени обязано специфической, социально обусловленной деятельности его второй сигнальной системы, и возвращаясь к основному вопросу, необходимо сделать следующее заключение:

представленные нами факты показывают, что по мере повышения эволюционного уровня развития животных устойчивость против действия невротизирующих влияний у них повышается. Это не вызывает затруднений в понимании физиологических механизмов явления. Они заключаются в эволюции возбуждательного и особенно тормозного процессов, из которых последний в большой мере и является основой защитной функции центральной нервной системы. Основные черты этой эволюции были показаны в предыдущем изложении.

¹ И. Ганзелка, М. Зикмунд. «Там, за рекой, — Аргентина». Изд. «Молодая гвардия», 1959, стр. 96.

Глава V

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД В СРАВНИТЕЛЬНОЙ ПАТОЛОГИИ

Ниже мы ставим себе задачу на основе ряда методологических предпосылок попытаться наметить ближайшие перспективы развития сравнительной, а далее и эволюционной патологии.

Необычайно талантливый русский самородок в области теоретической медицины А. И. Полунин (1820—1888) уже в 1849—1850 гг. читал курс физиологии больного человека. Даже в наименовании курса лекций выражена принципиальная постановка вопроса. В нем видно стремление не разорвать, не противопоставить друг другу физиологию и патологию, а, наоборот, найти их единство.

Эта идея встречается у многих передовых представителей медицинской науки того времени, особенно у Кл. Бернара. Обращает на себя внимание и необычное для того, а может быть в какой-то степени и нашего времени, подчеркивание, что речь идет именно о человеке.

Типична для А. И. Полунина также настойчивая пропаганда широкой связи медицины, патологии с естественными науками вообще и биологией в особенности. «Медицина есть применение всех естественных наук к известной цели — к сохранению здоровья живых существ и в особенности человека, и врач тем скорей достигает своей цели, чем знакомее будет с естественными науками», — писал он в Московском врачебном журнале (1851, кн. 3—4, стр. 17). Более того, пропагандируя выдающееся значение для мышления врача биологических закономерностей, А. И. Полунин привлекал к этому (вероятно под влиянием другого профессора Московского университета К. Ф. Рулье) факторы экологические.

Так, например, он ставил вопрос о том, как могут быть достоверны суждения врача о действии окружающей природы на человека (атмосферы, почвы, растений, животных), если он не будет знаком с метеорологией, геологией, ботаникой, зоологией.

«Не зная общих законов природы, он будет считать за таинственные явления, подходящие под законы общие».

Эти же мысли Полунин развивал многократно. «Вся природа есть стройное целое, человек есть одно звено в этой цепи... Человека мы не поймем, если не будем рассматривать в связи с окружающей природой».¹

Оригинальность и прогрессивность этих мыслей для того и даже для позднейшего времени несомненна, так как А. И. Полунин выдвигал в этом случае конкретные факты для обсуждения кардинальной медицинской проблемы — организм и среда, — решение которой пришло позже, вместе с работами И. М. Сеченова и И. П. Павлова.

Все сказанное выше свидетельствует, что А. И. Полунин не мог обойтись без эволюционного подхода к учению о болезни. И действительно, мы встречаем в текстах его лекций и докладов совершенно определенные высказывания в этом направлении.

Так, в лекциях он говорил: «Вы знаете, сколько физиология человека двинута вперед сравнительной анатомией и сравнительной физиологией. И патология человека ожидает такого же толчка от сравнительной патологии. Я обращаю ваше внимание на следующие выгоды изучения сравнительной патологии: занимаясь сравнительной патологией, мы следим болезненный процесс на ряде существ, начиная с существа сложения простейшего: на нем болезнь проще и яснее».²

Именно этот эволюционный подход в патологии позволил А. И. Полунину выдвинуть интересную задачу построения «патологической истории», имея в виду эволюционное изменение различных форм патологических реакций.

Как выдающийся отечественный патофизиолог В. В. Пашутин (1845—1901) удивительно цельно сочетал в себе одновременно черты большого ученого-мыслителя, экспериментатора, администратора и организатора на поприще строительства русской теоретической медицины. В. В. Пашутин — ближайший ученик И. М. Сеченова, воспринявший его идеи, последователь отечественных философов-материалистов и в первую очередь А. И. Герцена, построил свой курс лекций, увязав патологию с биологией. Предмет патологии возникает в его изложении из самых основ биологии.

Типичным для Пашутина как одного из основоположников русской патофизиологии является стремление методологически осмыслить изучаемые им факты.

«Отвечать на общие, широко поставленные вопросы, не выходя из границ научной строгости, много труднее, чем анализи-

¹ Цит. по Пионтковскому. А. И. Полунин, М., 1949, стр. 104, 109.

² Там же, стр. 123—124.

ровать различные явления в деталях, — писал он. — Ответ на подобные вопросы не только предполагает наличие достаточного количества знаний самых различных сторон, но и требует особого умения отыскать ту точку зрения, которая дает возможность сделать обзор всей гряде фактов, отыскав существенную связующую их нить, чтобы связать весь существующий фактический материал в одно гармоническое целое. Недостаточное развитие этого обобщающего философского направления (разрядка моя. — Дм. Б.) представляет самую слабую сторону современной медицинской науки».¹

Эти мысли В. В. Пашутина должны быть оценены в полной мере, если иметь в виду, что они высказывались во время, которое А. И. Герцен называл порой «мыслебоязни». Следует вспомнить, что незадолго до этого такой бесспорный для того времени авторитет, каким являлся Мажанди, заявлял, что когда он экспериментирует, у него есть глаза и уши, а ум он оставляет вне лаборатории.

Пропаганде, и подчас очень авторитетной, голого эмпиризма В. В. Пашутин твердо противопоставлял необходимость глубокого методологического анализа явлений. Именно поэтому В. В. Пашутин выступил как горячий поборник сравнительно-патологического метода изучения.

В «Лекциях общей патологии» В. В. Пашутин, заявив себя последователем дарвинизма, высказывает ряд очень ценных положений о значении процесса эволюции, о его роли в патологии, о решающем значении для патологии влияния внешней среды.

П. Н. Веселкин — научный биограф В. В. Пашутина — не без основания считает, что Пашутин стоял на позициях эволюционной теории. «Ему принадлежат замечательные мысли о значении эволюционного метода для изучения патологических явлений» (1950, стр. 122).

Для некоторых ученых характерна, с одной стороны, недооценка того большого вклада, который был сделан нашими предшественниками в развитии отечественной науки, а с другой стороны, чрезмерная критика сделанного современниками.

Именно поэтому, выступая с сообщением о путях развития и о значении сравнительной патологии, Н. Н. Аничков (1947) подчеркивал, что приходится говорить о науке, в настоящее время еще далеко не оформившейся. Он добавил далее, что не будет преувеличением сказать, что и в наши дни в значительной степени остаются в силе слова И. И. Мечникова, сказанные им около полувека назад в его знаменитых лекциях о сравнительной патологии воспаления. «Одна только патология до сих пор игнорирует сравнительный метод, несмотря на то, что она имеет дело с очень сложными во многих отношениях явлениями.

¹ Цит. по П. Н. Веселкину. В. В. Пашутин, 1950, стр. 69.

Именно она должна бы всего более черпать в этом методе для расширения поля своих исследований».¹

Слова И. И. Мечникова звучат в наши дни несколько излишне сурово. Изложенный выше и далеко не полный исторический обзор показывает, что прочный фундамент исследований в области сравнительной патологии был основательно заложен в трудах А. И. Полунина, В. В. Пашутина, позже Фохта и многих других исследователей, на работах и идейных поисках которых мы не имели возможности остановиться.

Еще И. И. Мечников задумывался над особенностями патологического процесса в условиях искусственного и естественного заражения. Сравнивая их, он заключал: «... При естественном ходе явлений дело происходит иначе. Микробы и их токсины проникают в ткани и кровь не посредством шприца или другого инструмента. Они должны сами проложить себе путь сквозь кожу и слизистые оболочки, представляющие более или менее серьезное сопротивление».² Выступая как последователь И. И. Мечникова, Н. Н. Аничков развил и углубил в своих исследованиях это положение.

Несомненно, искусственное внесение заразного материала не то же самое, что «естественное» заражение (самозаражение животного из окружающей его и проникающей среды), — говорит Н. Н. Аничков. Действительно, при искусственном заражении обычно сразу вносится в организм относительно огромное количество инфекционного материала, большей частью в виде чистой культуры того или иного микроорганизма. Конечно, условия такого инфицирования имеют мало общего с условиями естественного заражения, когда количество инфекционного материала сравнительно ничтожно и последний не «привносится», а «проникает» через ряд так называемых барьерных приспособлений, вступая с ними в определенные соотношения.

Мысль о принципиальных различиях между инфекционным процессом, возникшим в условиях естественного заражения, и патологическим состоянием, являющимся результатом искусственного инфицирования, вслед за И. И. Мечниковым и Н. Н. Аничковым высказывалась и другими. Например, в недавнее время об этом писал известный французский иммунолог Борде, даже использовавший выражение «естественное заражение».

Однако можно утверждать, что ни у И. И. Мечникова, ни у всех других исследователей, позже обращавшихся к этому вопросу, сопоставление естественных и искусственных условий заражения не было развито в систематические исследования и не приобрело поэтому значения определенного принципа экспе-

¹ И. И. Мечников. Лекции о сравнительной патологии воспаления. Академич. собр. соч., т. V, М., 1954, стр. 103.

² И. И. Мечников. Невосприимчивость в инфекционных болезнях. Академич. собр. соч., т. VIII, М., 1953, стр. 349.

риментальной медицины. Школа же Н. Н. Аничкова, не остановившись только на сопоставлении, использовала вытекающие отсюда выводы для построения нового метода исследования.

Не вызывает сомнений, что изложенная концепция о естественном заражении представляет большой и принципиальный шаг вперед по пути развития экспериментальной медицины. Переоценить его значение трудно, касается ли это теоретического анализа патологического процесса или организации и конструкции эксперимента.

Именно отсюда возникла попытка «настолько снизить влияние естественных защитных приспособлений, чтобы животное без какого-либо искусственного инфицирования «естественным» образом неизбежно заражалось из окружающей его и заключенной в нем среды» (Н. Н. Аничков, 1947, стр. 13).

Я думаю, что здесь в значительной мере сближаются выдвинутое нами положение об экологической адекватности раздражения и «естественности» раздражения Мечникова—Аничкова.

Сошлемся здесь на заявление самого Н. Н. Аничкова.

Так, он подчеркивал, что «обычно инфекционные процессы воспроизводятся таким образом, что берется чистая культура какого-либо микроба и вводится животным чаще всего в кровь или под кожу, т. е. непосредственно во внутреннюю среду организма. Такая постановка опыта стоит в полном противоречии с тем, что происходит на самом деле в жизни при естественном микробном заражении человека или животных из окружающей среды. Эти противоречия сводятся к следующему:

1) При естественном заражении никогда не попадает в организм чистая культура микроба, да еще в столь огромных количествах, какие обычно применяются в эксперименте.

2) При естественном заражении болезнетворные микробы чаще всего не попадают непосредственно во внутреннюю среду организма, а накапливаются сначала на одной из его поверхностей, сообщаясь так или иначе с внешней средой. Дальнейшее проникание микробов внутрь тканей происходит путем преодоления ими различных защитных, или барьерных, приспособлений организма, обуславливающих его естественную невосприимчивость ко многим инфекциям.

Из сказанного ясно, что и в эксперименте можно вызвать заражение организма, не вводя в него искусственно никаких микробных культур, а просто устраняя или ослабляя те или иные «защитные» приспособления. Такой способ заражения, конечно, гораздо ближе воспроизводит то, что происходит на самом деле при возникновении того или иного микробного заболевания. В этом случае не экспериментатор искусственно заражает организм введением культуры микробов, а сам организм заражается от микробной флоры окружающей его среды; возникает тот процесс, который можно назвать аутоинфекцией» (Н. Н. Аничков, 1948, стр. 700).

Исследования «аутоинфекций» раскрывают чрезвычайно широкие перспективы для экспериментальной сравнительной патологии. Однако, если встал вопрос о сравнительной патологии, мы не можем миновать принципа экологической адекватности раздражения. Я совершенно убежден, что экспериментальное получение аутоинфекций, представляя собой в высокой степени плодотворный прием изучения патологических явлений, в огромной степени выиграло бы, если бы оно воспроизводилось с учетом экологических условий обитания конкретного подопытного животного. Если бы это касалось какого-либо органа или системы их, с этой же точки зрения необходимо было бы учесть эколого-физиологические особенности этих функций.

В самом деле принцип «естественности заражения» сам по себе очень прогрессивен, однако он требует конкретизации, без которой может оказаться ограниченным.

В пояснение своих мыслей сошлюсь на пример единственной пока попытки систематического сравнительно-патологического изучения гистологическим методом явлений атрофии, вызванных голоданием (Т. В. Чайка, 1956). Работа эта, выполненная в лаборатории Н. Н. Аничкова, посвящена сравнению изменений, происходящих в печени при голодании у некоторых млекопитающих (кролики, свинки, крысы, мыши), с одной стороны, и у амфибий (лягушки, аксолотли) — с другой. На этих же объектах были прослежены процессы восстановления нарушенных структур в период откармливания по окончании голодания. Изучались изменения протоплазматических структур и внутриклеточных изменений.

В результате исследований были получены весьма интересные данные. О них можно получить подробные сведения в работе самого исследователя, а также в сокращенном виде в статье Н. Н. Аничкова.

Большое значение этих результатов несомненно. Однако можно утверждать, что, поскольку эти факты рассматривались почти вне учета естественных экологических условий обмена веществ, вне конкретной оценки роли печени в этом обмене, — заключения, к которым пришел автор, остались в некоторой степени ограниченными. Они бы много выиграли в смысле глубины и широты, если бы были сделаны в связи с особыми экологическими условиями обмена у грызунов и амфибий.

Вывод, который делает Н. Н. Аничков относительно этих наблюдений и результатов исследования сравнительной патологии опухолей, не вызывает сомнений.

Он говорит, что эти данные «достаточны, чтобы показать, насколько продуктивны могут быть сравнительно-экспериментальные исследования на разнообразных биологических объектах в области общих патологических процессов» (1947, стр 417).

Я думаю, что привнесение в сравнительную патологию экологического анализа позволило бы многое понять, по крайней

мере в тех видах патологии, об этиологии которых мы как будто знаем, а распространение их в животном мире понять не можем. Я имею в виду естественный и экспериментальный атеросклероз. Например, почему у попугая встречается атеросклероз, сходный с атеросклерозом человека? Почему он экспериментально легче воспроизводится у кур и голубей? Почему в условиях выполняемых экспериментов атеросклероз относительно легко воспроизводится у кроликов и гораздо трудней у собак?

Принцип экологической адекватности раздражений есть вопрос для экспериментальной и медицинской патологии гораздо более глубокий, чем это можно показать в настоящее время. Во всяком случае, мы убеждены в том, что введение этого принципа не только способствовало бы углублению и расширению выводов из наблюдений, но и решительно помогло бы конструированию такого эксперимента, который обеспечил бы наиболее правильные и надежные выводы.

В виде примера того, как нередко ведут рассуждения о роли «внешних», «природных» факторов в патологии без какой-либо конкретизации этого, тем более без определения экологической значимости раздражителей, можно назвать специальную методологическую работу Г. П. Сахарова (1935).

Н. Н. Аничков должен быть признан наиболее продуктивным патологом-экспериментатором, стремящимся определить ведущие принципы развития экспериментальной медицины и патологии. В настоящем изложении мы коснемся одного из этих принципов. Н. Н. Аничков о нем писал: «Чтобы изучить в эксперименте сложные патогенетические взаимоотношения, характерные для того или иного заболевания, надо прежде всего воспроизвести какое-то подобие этого заболевания в эксперименте. Другими словами, надо создать подходящую экспериментальную модель изучаемого заболевания с тем, чтобы на такой модели проследить все последовательные стадии развития заболевания во всех, по возможности, системах организма и во всех взаимосвязях» (1948, стр. 697).

Не останавливаясь на эффективных в этом отношении результатах Н. Н. Аничкова, мы в дальнейшем изложим результаты наших исследований и некоторых литературных данных, имея в виду показать и здесь роль экологически адекватных раздражений.

Исходя из того экологического факта, что куры относятся к резко выраженным дневным птицам, у которых при сумеречном освещении, из-за отсутствия в сетчатке глаза палочек, развивается защитная естественная оцепенелость, каталептоидность, мы решили воспроизвести этот феномен каталепсии экспериментально. Ожидания вполне оправдали себя. И. Г. Кармановой (1955а, 1958) удалось с помощью прерывистого светового воздействия воспроизвести развитие у кур экспериментальной каталепсии.

В случае оптикогенной каталепсии торможение в двигательном анализаторе развивается постепенно, всегда через стадию повышения двигательной активности. Оно поддается тренировке. Так, в 4—5-м опытах торможение возникало через 20—25 минут, а в 15—20-м опытах оно возникало через 1—2 минуты после включения ритмического света.

В результате столкновения каталептического торможения с условнорефлекторным возбуждением у кур развивался невроз. При изучении каталептического торможения параллельно с изучением дифференцировочного и угасательного торможений у кур выявился ряд особенностей этих форм торможения. Каталептическое торможение у этих животных в отличие от торможений дифференцировочного и угасательного быстро образуется, обладает прочностью, подвижностью, хорошей концентрированностью и не оставляет после себя последовательного торможения. Удаление больших полушарий приводит к невозможности проявления феномена оптикогенной каталепсии.

Все вышеизложенное в значительной степени отличает каталептическое торможение от внешнего и позволяет сопоставлять его с внутренним (условным) торможением. Возможно, что правильнее всего рассматривать каталептическое торможение как одну из форм центрального торможения, которая может проявляться как по механизму отрицательной индукции, так и по механизму внутреннего торможения.

Важным для понимания эволюции процесса торможения является факт постепенного развития каталептического торможения. Этот факт дает представление о наличии в центральной нервной системе более примитивных форм внутреннего торможения по сравнению с позже приобретенными (дифференцировочным угасательным и другими формами внутреннего торможения). Опыты, связанные с удалением больших полушарий, показали, что каталептическое торможение отличается от сонного. Последнее у кур с удаленными полушариями имело место, в то время как феномен оптикогенной каталепсии не наблюдался. У бесполушарных кур каталептическое торможение имело место только в случае переворачивания на спину (животное продолжает лежать на спине и после того, как ему ничто не препятствует принять естественную позу). В данном случае речь может идти о проявлении пассивного безусловного каталептического торможения, которое никак нельзя отождествлять с торможением в случае оптикогенной каталепсии. Главным компонентом, вызывающим оптикогенную каталепсию, является ритмический свет. В этом плане оптикогенную каталепсию неверно отождествлять с механической (фиксация). В основе последней лежит отрицательная индукция. Однако механическая каталепсия усиливает оптикогенную.

Стремясь уточнить физическую характеристику раздражений, вызывающих каталепсию, мы провели опыты, варьируя частоту

мельканий светового раздражителя, яркость его, а также применяя хроматические раздражители (длина волны от 477 мик до 732 мик). В опытах применялся фотостимулятор ФД-1. Результаты исследований показали, что оптимальной частотой для скорейшего вызывания каталепсии является 3 мелькания в секунду.

Применение более редких мельканий (0,6 мельканий в секунду) замедляло развитие каталепсии, частота 15 мельканий в секунду не вызывала каталепсии вообще (рис. 22). Испытание различных яркостей раздражителя (электрические лампочки накаливания 10, 15, 25, 96 вт) показало, что наиболее адекватной является яркость, близкая к сумеречному освещению (лампа 10 вт) (рис. 23). Применение хроматических раздражителей позволило выяснить, что синий свет по сравнению с контрольным ахроматическим задерживает развитие каталепсии, в то время как красный способствует наступлению каталептического торможения (рис. 24). Приведенные факты подтверждают положение о том, что экспериментальная каталепсия у кур связана с экологическими особенностями их поведения, когда при наступлении сумерек животное, размещаясь на насесте, впадает в состояние естественной оцепенелости. Это, в частности, получило подтверждение в опытах с цыплятами, у которых в первые месяцы жизни не удавалось вызвать каталептического торможения.

Приводя некоторые характеристики описанной формы торможения и сопоставляя их с торможением, описанным в монографии Сворада, мы стремимся не только показать их различие, но и лишний раз подчеркнуть правильность утверждения необходимости систематизации и классификации различных форм торможения в эволюции условного торможения.

Приводя некоторые характеристики описанной формы торможения и сопоставляя их с торможением, описанным в монографии Сворада, мы стремимся не только показать их различие, но и лишний раз подчеркнуть правильность утверждения необходимости систематизации и классификации различных форм торможения в эволюции условного торможения.

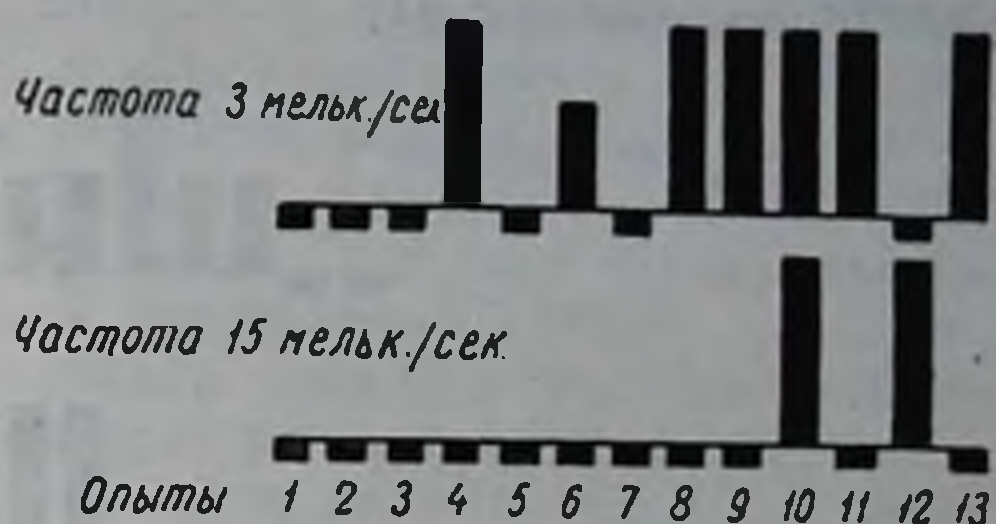


Рис. 22. Каталептическое торможение у кур, выработанное на различные частоты ритмического светового раздражителя (из работы Т. П. Блинковой).

Высокий столбик — каталепсия; средний — элементы каталептического торможения, низкий — отсутствие каталептического торможения.

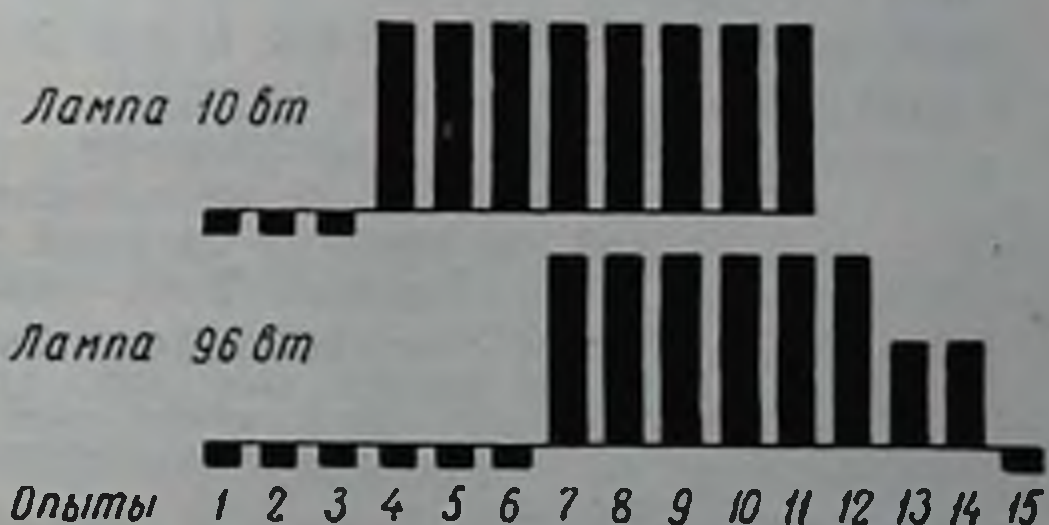


Рис. 23. Каталептическое торможение у кур, выработанное на ритмический световой раздражитель различной яркости (из работы Т. П. Блинковой).

Условные обозначения те же, что и на рис. 22.

Сворад наблюдал торможение, названное им пароксизмальным, возникавшее после вращения животного. Он считает, что изученный им феномен торможения, лежащий в основе возникшей каталепсии, является переходной стадией торможения от низших его форм к высшим, когда реализация его захватывает и высшие и низшие отделы головного мозга (условно-безусловное торможение).

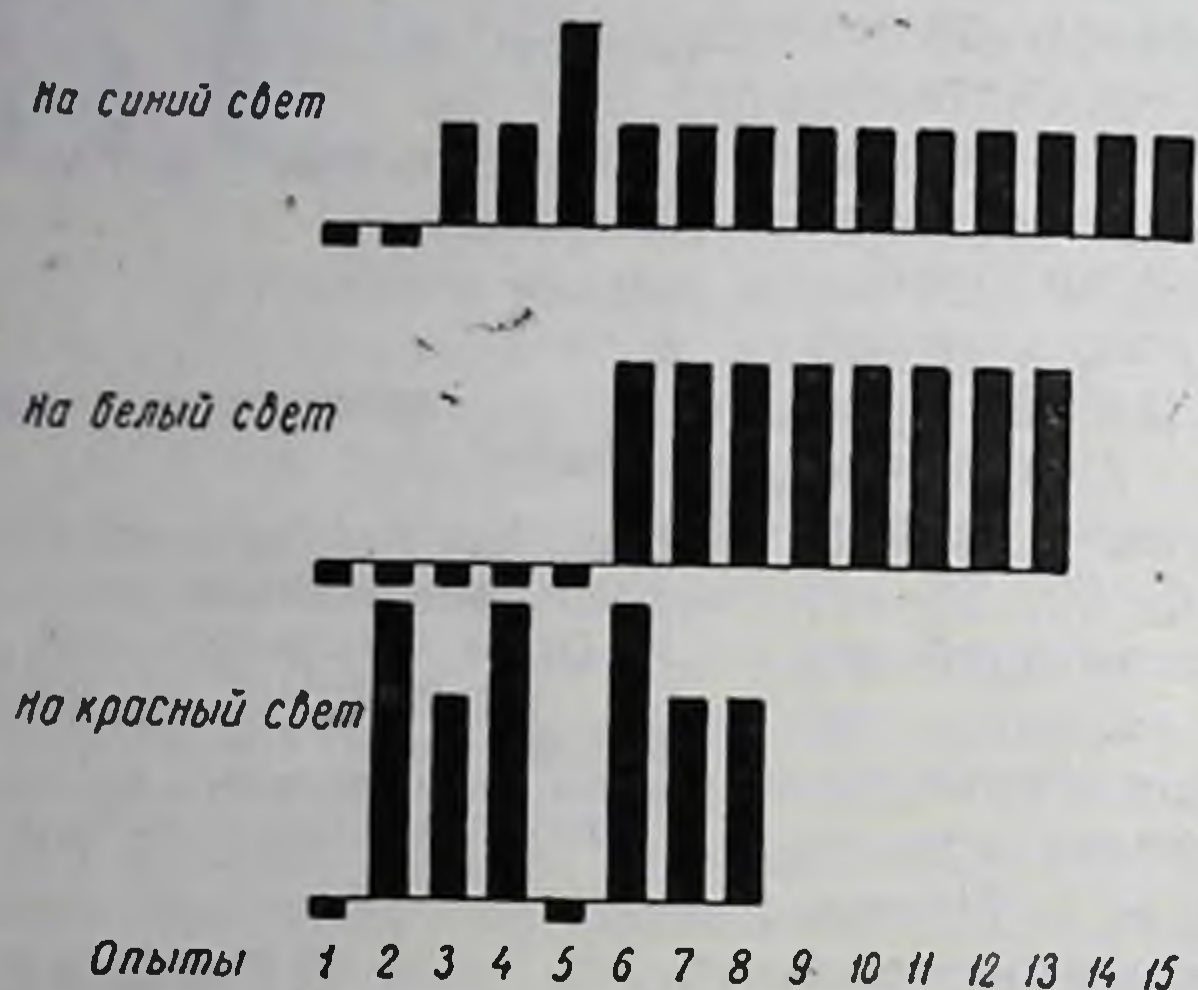


Рис. 24. Каталептическое торможение у кур, выработанное на хроматические и ахроматический ритмический световой раздражитель (из работы Т. П. Блинковой).

Высокий столбик — глубокая каталепсия; более низкий — каталепсия; еще ниже — элементы каталептического торможения; низкий — отсутствие каталептического торможения.

Понятно, что только широкий план изучения эволюции возбуждения и торможения поможет уточнить и углубить намеченные выше вопросы.

Подробное изучение каталепсии и возникающих в связи с ней невротических состояний, а также электрофизиологический анализ механизма каталепсии (И. Г. Карманова, 1959) открыли возможность исследования некоторых вопросов патологии нервной системы человека. Это и было осуществлено в клинике С. Н. Давиденкова на группе больных нарколепсией. Важно подчеркнуть, что мы имеем в этом случае убедительный пример пользы экологического подхода в сравнительной патологии. Как показали наши исследования на разных других птицах, каталепсия, вызываемая прерывистым световым раздражением, типична именно для кур, у которых этот раздражитель вызывает экологически адекватную реакцию оцепенелости.

Как указывалось, это привело экспериментатора в клинику, к возможности высказать свой взгляд на патогенез нарколепсии,

а в дальнейшем рекомендовать некоторые лечебные приемы относительно этого заболевания. Положительные результаты, полученные Кармановой в содружестве с врачами клиники, опубликованы (Л. М. Голубовский, И. Г. Карманова и Р. М. Шагурина, 1959).

Подобные же факты могут быть приведены в связи с так называемой аудиогенной эпилепсией у мышей и крыс. Речь идет о судорожном состоянии, которое возникает у этих животных при достаточно сильном звуковом раздражении. Впервые такой судорожный припадок получил в лаборатории И. П. Павлова в экспериментах с мышами А. Н. Студенцов (1922), позже этот феномен был описан Ю. А. Васильевым (1924).

Вокруг этой проблемы возникла довольно большая советская и особенно зарубежная литература.

Основной автор исследований в этом направлении Л. Г. Крушинский (1949) и ряд иностранных исследователей (Гриффис — Griffis, 1947; Феррис и Якель — Ferris and Yeakel, 1942) показывают, хотя и не называя этого, эколого-физиологическую природу аудиогенной эпилепсии. Феррис и Якель приводят факты, свидетельствующие о том, что судорожная «готовность» диких крыс несравненно меньше, чем у крыс лабораторных, что одомашнивание диких крыс путем длительного содержания их в условиях лаборатории приводит к значительному понижению порога судорожной готовности. Авторы видят главную причину повышения судорожной готовности в изменившихся условиях питания.

Таким образом, роль экологических факторов здесь несомненна. Сам Л. Г. Крушинский исходит в объяснении причин, вызывающих аудиогенную эпилепсию, из предположений об особенностях значения звукового анализатора у крыс. Действительно, результаты исследований в нашей лаборатории методом условных рефлексов и путем электроэнцефалографического анализа убедительно показали, что у грызунов ведущим анализатором является звуковой, в отличие от птиц, у которых роль ведущего принадлежит анализатору зрительному (Ф. П. Ведяев, 1956; В. И. Багрянский, 1958; Т. М. Загорулько, 1955а; и др.).

Таким образом, и здесь подтверждается высказанная выше мысль. Важно не само по себе применение сравнительно-патологического исследования. Ценность получаемых результатов определяется экологическим подходом к изучению.

Аудиогенная эпилепсия может быть получена в силу экологических условий на крысах и мышах, но не птицах, амфибиях или рыбах. Возможность ее получения и на этих животных не исключена. Однако условия для провоцирования этих или иных патологических состояний могут быть найдены среди факторов, специфичных и адекватных естественной среде обитания именно этих животных.

Мы уже сообщали об опытах И. Г. Кармановой по оптикогенной каталепсии у кур, результаты которых привели ее в клинику и позволили сделать определенные предложения по терапии нарколепсии. Точно так же именно экологический подход в исследованиях Л. Г. Крушинского (1949) по аудиогенной эпилепсии обеспечил ему возможность высказать ряд соображений относительно клинического патогенеза эпилепсии.

У нас в лаборатории была разработана модель экспериментальной мышечной дистонии.

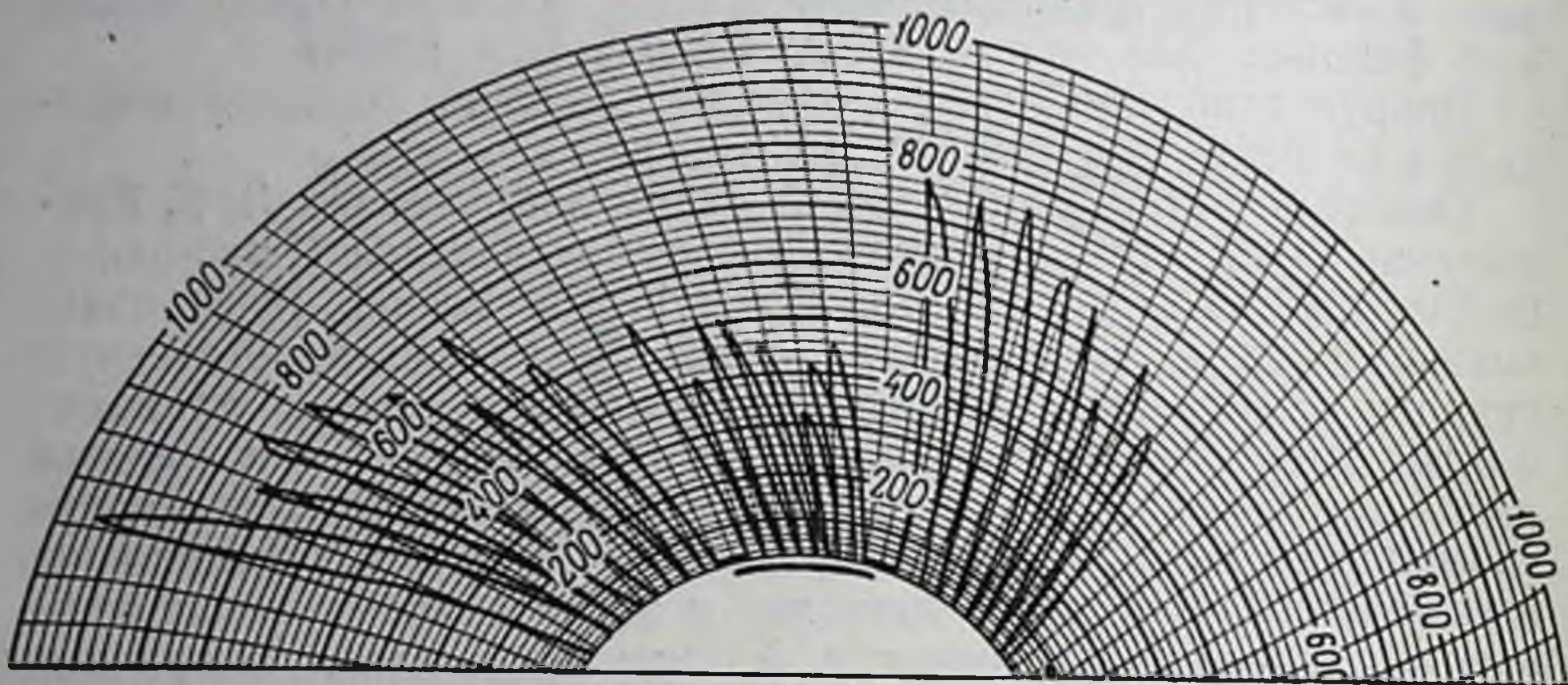


Рис. 25. Влияние механического раздражения головного мозга собаки на тонус мышц конечностей (из работы Г. А. Антропова). Собака Рыжий. Опыт № 88, 3/IX, 1958.

Справа налево: тонус сгибателя и разгибателя левой передней конечности, сгибателя и разгибателя левой задней конечности, сгибателя и разгибателя правой задней конечности; черта под миотонограммой — отметка раздражения.

При механическом раздражении мозговой поверхности через подготовленное предварительно трепанационное отверстие у собаки мгновенно развивалось весьма своеобразное состояние. Животное полностью теряло обычный тонус, присущий его скелетным мышцам. Оно обвисало в лямках и, если бы не было их, безжизненно упало бы на пол станка (рис. 25).

Сам феномен, сопутствующие ему явления, влияние его на другие функции организма, условнорефлекторное воспроизведение его были описаны (З. И. Бирюкова, 1948; Л. В. Надежкин, 1956, 1958; Г. А. Антропов, 1958, 1959), поэтому я не буду останавливаться на них.

Я привожу эти данные лишь для того, чтобы еще раз подчеркнуть значение экологического фактора в сравнительной патологии.

Имеется много оснований видеть в описанном явлении модель каталепсии, которую, как известно, еще не удавалось воспроизвести экспериментально.

При сравнительном исследовании выяснилось, что если у собак феномен дистонии проявляется чрезвычайно отчетливо, то у кроликов он выражен весьма незначительно, а у кур, которые подвергались такому же воздействию — механическому давлению на мозг, развивалось общее сонное торможение.

Механическое раздражение мозга может возникнуть в естественных условиях при воздействиях ускорений. Наиболее про-

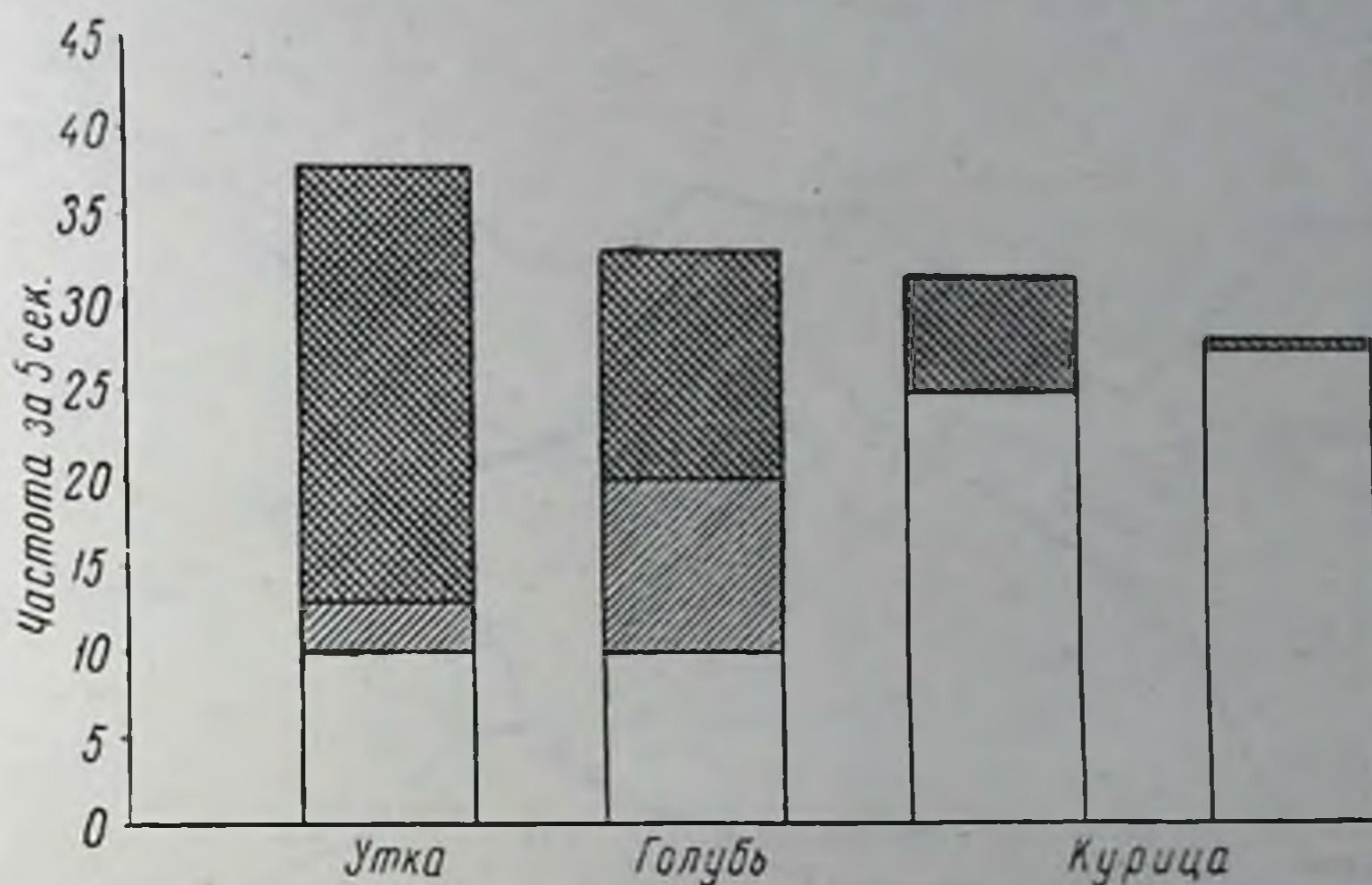


Рис. 26. Результаты ваготомии по данным отдельных опытов (из работы В. И. Климовой-Черкасовой).

Незаштрихованная часть столбиков — исходная часть ритма сердцебиений за единицу времени у каждой птицы; заштрихованная кривой линией часть — прирост ударов за единицу времени после односторонней ваготомии; заштрихованная в клетку часть — прирост ударов за единицу времени после перерезки второго нерва; два последних столбика демонстрируют роль функционального состояния регулирующего аппарата сердца в эффекте ваготомии.

Объяснение: при исходной частоте сердцебиений ниже 300 в 1 мин. у кур после ваготомии пульс учащается на 24—36 ударов в 1 мин.; при частоте выше 300 пульс, как правило, не изменяется.

стой случай для проявления этих влияний создается при прыжке животного.

С этой точки зрения неудивительно, что, наблюдая этот феномен в отчетливой форме у собак, мы видели лишь слабые последствия от давления на поверхность мозга кроликов. Можно считать, что здесь снова проявляется значение экологического фактора.

Остановлюсь еще на одной группе фактов, полученных при сравнительном изучении тонического напряжения центров блуждающих нервов. В качестве показателя использовали частоту сердечных сокращений до и после блокады, а также оперативное выключение блуждающих нервов (рис. 26). Другие серии опытов производили на фоне введения различных вегетотропных веществ (ареколин, атропин, адреналин) (рис. 27, 28).

Эти опыты, выполненные В. И. Климовой-Черкасовой, убедительно показали, что тонус центров блуждающих нервов определен экологическими условиями. Куры — птицы, лишь ходящие, — оказались симпатикотониками; голубей, к сердцу которых внешняя среда предъявляет более серьезные и срочные требования, по сравнению с курами, можно отнести к «вагото-

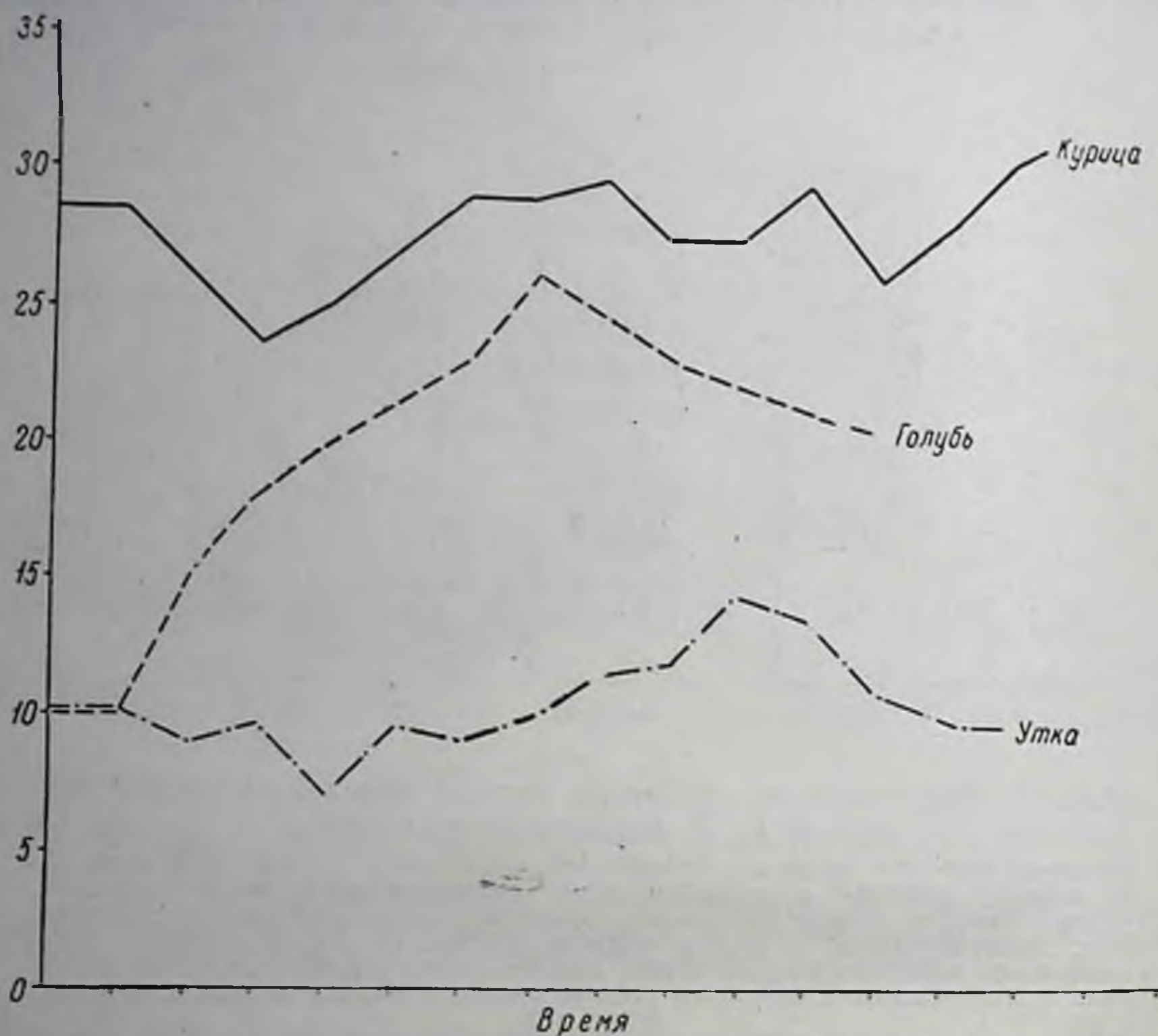


Рис. 27. Влияние введения атропина на частоту сердечных сокращений у разных птиц. Наличие двуфазных изменений в частоте сердцебиений у кур и уток (из работы В. И. Климовой-Черкасовой).

никам». Мы не являемся сторонниками старой (хотя и имевшей попытки обновления в недавнее время) доктрины Эппингера и Гесса о симпатикотонии и ваготонии, но считаем, что усложнение экологических и биологических условий существования всегда требует более совершенных форм регуляции сердечной деятельности. Роль блуждающего нерва при этом возрастает. Несомненно значение этих фактов и для сердечно-сосудистой патологии.

В известной связи с изложенным находятся результаты О. В. Богданова (1959, 1960), изучавшего становление регуляции сердечной деятельности в раннем онтогенезе.

Опыты были поставлены на представителях птиц, близких по своей морфологической организации, но резко отличающихся по экологии (куры и голуби). Изучались рефлекторные сердечные реакции на действие экстероцептивных раздражителей, начиная с эмбрионального периода. Оказалось, что рефлекторная сердечная реакция у кур возможна в конце эмбрионального периода, но она весьма нечетка и незначительна по величине.

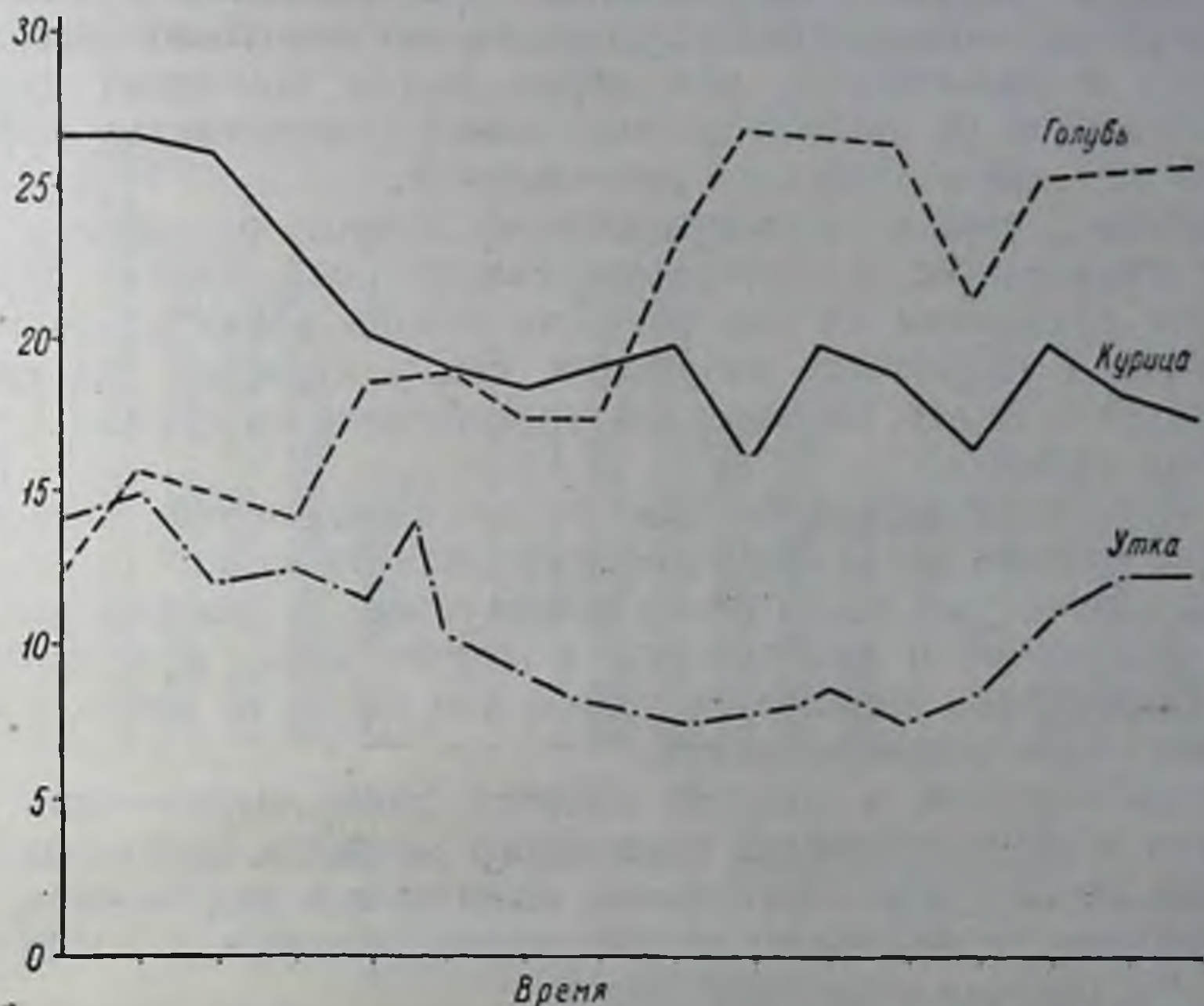


Рис. 28. Влияние введения адреналина на частоту сердечных сокращений у разных птиц. Брадикардия у уток и кур (из работы В. И. Климовой-Черкасовой).

В постэмбриональной жизни характер реакции существенно не изменялся и только у взрослых кур можно было видеть постоянные рефлекторные изменения частоты сердцебиений.

Совершенно другой характер имеют рассматриваемые реакции в онтогенезе у голубей. У эмбрионов голубей нельзя было отметить сдвигов в темпе сердцебиений до конца эмбрионального периода. Но в постэмбриональной жизни рефлекторные изменения сердечной деятельности четко проявляются уже на 6—8-й дни существования. В последующие дни величина и четкость рефлекторных изменений нарастает и к 20—25-му дню они подобны реакциям взрослых голубей, в то время как у цыплят этого возраста сердечная рефлекторная реакция носит весьма примитивный характер (нечеткость, непостоянство и незначительность величины реакции).

Совершенно очевидно, что условия существования голубей (полет, наличие экстренного включения значительной мышечной активности) определили и способность к значительно более совершенной сердечной регуляции, формирование которой происходит в весьма сжатые сроки, несмотря на растянутость периода созревания голубей (незрелорождаемые по сравнению с курами — зрелорождаемыми). У кур в отличие от голубей способность к рефлекторным сердечным реакциям появляется уже в конце эмбрионального периода, но она мало совершенствуется в дальнейшем, ибо образ жизни домашней курицы однообразен и не требует значительного совершенства рефлекторной регуляции сердечной деятельности.

Весьма близки к рассматриваемому вопросу результаты опытов с ареколином, вызывающим ваготропный эффект сердца. Влияние ареколина на деятельность сердца значительно более выражено у голубиных эмбрионов, чем у куриных, что свидетельствует о более выраженной способности их сердца к тормозному эффекту.

У кур, следовательно, при менее выраженной тормозной реакции раньше появляется рефлекторная регуляция сердца, но в дальнейшем она мало совершенствуется. У голубей же при более выраженной способности к торможению рефлекторная регуляция сердца появляется позже, чем у кур, но очень быстро достигает своего совершенства.

Таким образом, у голубей имеется более выраженная способность к осуществлению тормозного эффекта еще в эмбриональный период, что обусловлено наличием в дальнейшем тонкой рефлекторной сердечной регуляции, которая, в свою очередь, обусловлена экологией голубя.

Касаясь вопроса о становлении регуляции сердца нервной системой, уместно привести некоторые факты, полученные у нас в связи с изучением регуляторной роли некоторых гормонов.

Наши исследования показали, что степень влияния того или иного гормона (а, по данным Г. А. Вартаняна, также кофеина) зависит от дозы вводимого вещества и типа нервной деятельности. Если отвлечься от последнего, то отношения могут быть выражены следующим образом. Гормоны или «нервные» яды стимулируют нервную деятельность в известных оптимальных дозах, в случае же превышения этих доз те же гормоны и вещества приводят к угнетению нервной деятельности.

По существу мы здесь встречаемся с общеизвестной закономерностью, введенной в патологию Арндтом и Шульцем. Наши факты в этом направлении весьма существенны, так как показывают, что и закон Арндт—Шульца необходимо интерпретировать в сравнительно-патологическом разрезе. З. К. Шамова получила весьма убедительные подтверждения этому. Она показала, что у высших животных (собак) порог гормонального действия на центральную нервную систему понижается, а гра-

ницы от порога раздражения до его предела, на котором действие гормона становится угнетающим, раздвигаются. У голубей и кроликов она наблюдала иные отношения. Порог для возбуждения был сравнительно выше, а переход к торможению наступал сравнительно быстрее (рис. 29). Несомненно, что эти факты отражают более совершенную у высших животных приспособительную функцию центральной нервной системы.

Выше были приведены отдельные примеры, показывающие плодотворность биологического подхода к сравнительно-патоло-

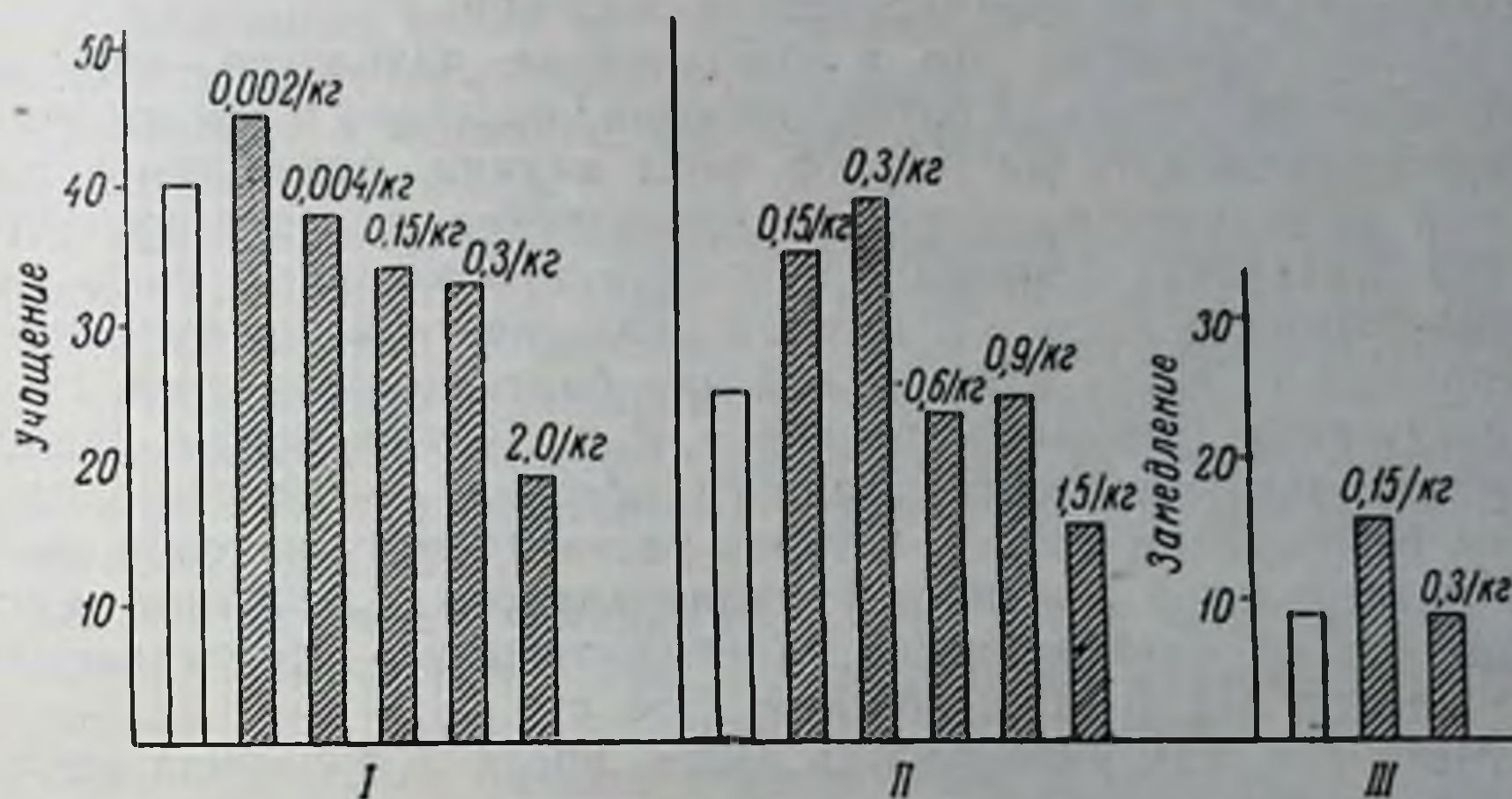


Рис. 29. Влияние тиреоидина на сердечные условные рефлексы у собаки (I), голубя (II) и кролика (III) до введения тиреоидина (светлые столбики) и во время применения препарата в различных дозах (заштрихованные столбики).

По вертикальной оси — учащение или замедление сердечных сокращений на условный раздражитель в ударах за 1 минуту; цифры над столбиками — суточные дозы тиреоидина в граммах на килограмм веса животного.

гическому эксперименту. В одних случаях такой подход давал возможность удачной организации самого эксперимента, как это было, например, при изучении оптикогенной каталепсии, в других — намного расширялись возможности понимания и анализа результатов исследования.

Такие исследования обоюдно полезны и для патологии и для физиологии. Еще И. И. Мечников, подчеркивая это обстоятельство, говорил, что «общая биология, в свою очередь, может получить большую выгоду, присоединяя к предметам своего исследования болезненные явления, изучаемые патологией».¹ Создавая свое классическое произведение о сравнительной патологии воспаления, И. И. Мечников главной задачей труда считал установление прочной связи между патологией и биологией. Не однажды высказывался по этому поводу и И. П. Пав-

¹ Академич. собр. соч., т. V, 1954, стр. 213.

лов, обращая внимание на те большие, а иногда и единственные возможности, которые открывает перед физиологией изучение «мира патологических явлений». Не вызывает сомнения, что именно на этих путях лежит будущее в развитии патологии.

За последнее время все чаще появляются высказывания о необходимости широкого биологического подхода к проблемам патологии.

Согласно этим взглядам необходимо понимать, что нозологические формы исторически обусловлены, они эволюционно видоизменяются во взаимодействии со средой.

«Нужно признать, что и современная патология еще не вполне освободилась от онтологических¹ взглядов и эти взгляды будут существовать до тех пор, пока медики, физиологи и патологи не встанут на позицию, единственно допустимую, что самая постановка вопроса о сущности наблюдаемых нами явлений возможна лишь в плоскости биологической и естественно-исторической, но не клинической или бактериологической, морфологической, иммунологической и т. д. Только знание биологических закономерностей данного явления (воспаления, опухоли, регенерации и т. п.), истории развития этого явления, всей его материальной основы и функционального содержания освобождает нас от метафизических (онтологических) представлений о сущности» (И. В. Давыдовский, 1956, стр. 34).

Мечников, как указывалось выше, впервые применил метод сравнительной патологии для изучения эволюции воспаления и тем самым наметил, по существу, контуры эволюционной патологии. Современное ему состояние физиологии лишало его возможности выразить это терминологически. Как известно, термин эволюционная физиология, предложенный А. Н. Северцовым, лишь в позднейшее время стал применяться в науке в меру того, как начинало формироваться в 40-х годах этого столетия содержание этой новой дисциплины.

Как указывалось Л. А. Орбели, вопрос об эволюционной физиологии как самостоятельной дисциплине выдвинут только в нашей стране. Еще со времени работы И. М. Сеченова, К. А. Тимирязева, А. Н. Северцова, Н. Е. Введенского и других в основу нашей биологической науки прочно легли эволюционные традиции. Правильно отмечалось (С. Я. Арбузов, 1958), что если эволюционный метод нашел широкое развитие в нашей отечественной физиологии, то при решении фармакологических проблем пока имеются лишь попытки применения его. В этом отношении следует назвать Н. П. Кравкова, являющегося основоположником эволюционной и сравнительной фармакологии не только у нас, но и в мировой фармакологической науке.

¹ Онтология — распространенное в XVII—XVIII вв. понятие о возможности суждений о явлениях природы, бытия умозрительно, вне зависимости от объективной реальности.

Нечего и говорить, как способствовало закреплению этих традиций учение И. П. Павлова — эволюционное по своей сути. Наряду с эволюционной физиологией возникла и развивалась в нашей стране эволюционная морфология и, в частности, эволюционная гистология (А. А. Заварзин, Н. Г. Хлопин).¹ В настоящее время, наряду с экологической физиологией, мы имеем основания говорить и об экологической гистологии (Н. Л. Гербильский). В последнее время под влиянием советских и венгерских работ выдвигается вопрос об экологической цитологии (А. Я. Александров).

В настоящее время все настоятельней становится необходимость глубокого принципиального пересмотра наших теоретических позиций в медицине. На некоторых предпосылках к этому мы остановились выше.

Н. Н. Аничков, рассматривая современное положение исследований общепатологических процессов в органическом мире, заключил: «Судя по достигнутым уже в настоящее время результатам, именно это направление исследований сулит наибольший успех в деле развития сравнительной патологии и утверждения ее как самостоятельной отрасли биологических дисциплин» (1947, стр. 414).

Далее он пишет: «Общая патология в том виде, как она существует в настоящее время, рассматривает, в сущности, только основные патологические процессы, свойственные человеку и отчасти некоторым высшим позвоночным. Дальнейшее развитие этой отрасли патологии по линии сравнительно-патологических изысканий должно будет превратить ее в патобиологию и приобщить к циклу биологических дисциплин» (1947, стр. 415).

Об этом же, по существу, позже писал В. В. Алпатов: «Патологию неправильно относят к медико-ветеринарным наукам. Патология должна считаться естественно-исторической, биологической дисциплиной, тесно связанной с различными разделами современной биологии. Необходимо развивать патобиологию, сравнительную патологию» (1954, стр. 36).

Эти с разных сторон идущие рекомендации о создании сравнительной патобиологии подчеркивают два принципа, которые были положены нами в основу исследований и получили отражение в изложенном выше. Речь идет о сравнительно-физиологическом исследовании и об экологическом подходе к эксперименту.

Сравнительная патология сообразно с судьбой сравнительной физиологии должна развиваться в патологию эволюционную, где учет факторов экологии займет одно из видных мест.

Эволюционный подход к основным проблемам физиологии и морфологии — бесспорная заслуга и приоритет отечественной науки.

¹ Краткое систематическое изложение теорий Заварзина и Хлопина читатель найдет в работе В. П. Михайлова (1957).

Глава VI

ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА

В 20—30-е годы этого столетия некоторые физиологи и биологи механистически трактовали те или другие проблемы жизнедеятельности человека. Происхождение религии они, например, пытались объяснить, следуя в этом Фрейд (Freid), половым инстинктом, возникновение войн присущей якобы человеку биологической агрессивностью и т. д. И. П. Павлов резко осуждал эти ненаучные попытки построения «социальной физиологии», хотя и исходившие от его учеников (В. В. Савич, Г. П. Зеленый и др.).

Философы-марксисты подвергли суровой критике эти механистические попытки «биологизации» социальной сущности жизнедеятельности человека.

Борьба с «биологизацией» социально-детерминированных явлений жизнедеятельности человека (в физиологии и патологии) не потеряла значения и в настоящее время.

Вместе с тем, современная теоретическая медицина настойчиво выдвигает вопрос о необходимости тесной взаимосвязи биологии и медицины. Это прежде всего определяется тем, что современная прогрессивная физиология стала в своей основе эволюционной. Отсюда совершенно закономерно возникли тенденции к сближению физиологии и медицины с биологией. Неслучайно перспективы развития медицины на основе биологии, опирающейся на успехи физики и химии, были подчеркнуты на XXI съезде КПСС.

К сожалению, у отдельных лиц, путающих обстоятельства и время, это вызывает известную тревогу, которую они выражают устрашающим термином «биологизация медицины». Вместе с тем, совершенно очевидно, что развитие физиологии на биологической основе (что, кстати сказать, не совсем удачно называют иногда биологической физиологией) имеет за собой и давнюю плодотворную традицию.

История науки свидетельствует, что попытки ограничить ту

или иную медицинскую дисциплину только рамками сегодняшних практических интересов лечебной медицины и оторвать ее от общепатологических задач приводили к профессиональной замкнутости и узости. Жизнь заставляла отказаться от таких попыток.

Так случилось, например, с медицинской химией, превратившейся за последнюю четверть века в современную биологическую химию.

И. И. Мечников, И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Н. Е. Введенский были прежде всего биологами-эволюционистами, но вряд ли нужно подчеркивать, что именно их исследования принесли огромную пользу медицине.

Таким образом, поиски контактов между биологией и теоретической медициной должны вызывать не тревогу, а всемерную поддержку.

Следует лишь помнить и раз навсегда договориться об учете ведущей роли социальных факторов в жизнедеятельности человека, отнюдь, однако, не отменяющих биологической основы его существования.

Если можно согласиться с тем, что каждая из эпох имеет свою специфику патогенных и непатогенных воздействий на человеческий организм (Гильзанц — Gilsanz, 1953; И. В. Давыдовский; и др.), то это в особой степени должно быть отнесено к нашим дням. Я имею в виду возникновение новых патогенных факторов в связи с грандиозными успехами современной физики, особенно в области радиобиологии, ультразвуков, инфракрасной радиации, сильных электрических и магнитных полей и др.

Выдвигая эти проблемы, мы далеки от мысли, что они представляются совершенно новыми. Однако в современных условиях эти проблемы имеют особенности, которые должны быть подчеркнуты. Некоторые виды воздействий на организм из числа упомянутых выше служили предметом изучения гигиены и, в частности, профессиональной патологии и гигиены. Но в настоящих условиях роль этих факторов далеко выходит за рамки профессиональных влияний и они приобретают все более и более универсальное значение. Поэтому и способы и объем их изучения далеко выходят за рамки профессиональной гигиены и патологии. Существенным является также то обстоятельство, что изучение подобных влияний если и производилось, то главным образом в плоскости оценки их патогенного и абиотического значения. Однако в современных условиях не меньшее значение приобретают проблемы стимулирующей, биотической роли этих факторов. Особенно важно учитывать их вероятное значение в эволюции формирования функций и организмов. Это заставляет именно физиолога выдвигать задачи исследований в этих новых областях, границы и содержание которых значительно шире, чем это могло бы быть представлено в гигиене (Д. А. Бирюков, 1958; Л. А. Орбели, 1958).

Значение выдвигаемых вопросов тем более существенно, что весьма важная группа исследований должна быть отнесена в этом плане специально к эмбриофизиологии и физиологии раннего постнатального периода, поскольку в эти периоды указанные факторы (ионизирующая радиация, ультразвуки, инфракрасная радиация и т. п.) оказывают особенно сильное влияние.

Гильзанц (1953) приводит подробные сведения о разных патогенных воздействиях, порожденных современной эпохой. Сюда относятся колоссальное развитие автотранспорта, воздушных способов передвижения, особенно скоростных; промышленное и стратегическое использование атомной энергии и др. В число патогенных факторов входят и некоторые новейшие средства терапии, например электрошок и антибиотики.

Новые факторы ставят перед нами задачу исследования влияний, которые нередко не ощущаются, остаются незамеченными человеком, хотя и сильно действуют на него.

Начиная с 1935 г. в зарубежной литературе появляются попытки обоснования в виде самостоятельной дисциплины экологии человека (Бьюнс — Bews, 1935; Адамс — Adams; антропэкология по Бэнксу — Banks, 1955; и др.). В 1957 г. были опубликованы материалы специального симпозиума по экологии человека и животных организованного ЮНЕСКО.¹

Довольно обширная к настоящему времени зарубежная литература по экологии человека вряд ли имеет какую-либо определенную направленность. Наоборот, соответственно отсутствию единства методологического подхода и имеющему место значительному разброду идей вокруг проблем экологии вообще довольно противоречиво решается вопрос и об экологии человека.

Для нас существенной в данный момент является правомерность рассмотрения проблем экологии человека как особых самостоятельных вопросов.

Не входя в подробности анализа довольно обширной, главным образом зарубежной литературы, касающейся соотношения физиологии и экологии вообще, имея в виду немалое количество неприемлемых в методологическом плане высказываний отдельных зарубежных авторов, мы хотели бы все же подчеркнуть значение экологического подхода к трактовке многих важнейших сторон жизнедеятельности человека.

Мы полностью и сразу отрицаем рассуждения об экологии человеческого общества и даже индивидуума, если это делается вне учета определяющих социальных условий.

Однако приходится иметь в виду, что попытки трактовки экологии человека без учета его социальной природы в зарубежной литературе неодинокы. Клау (1959), например, выдвигает понятие о «биосоциологии», которая в его понимании является синонимом синэкологии. Предмет ее изучения — комплексы

¹ Human and animal Ecology. Unesco, Paris, 1957.

индивидов в отличие от аутоэкологии, изучающей особь. О такой порочной в своей основе социальной экологии писали многие. В виде примера сошлемся на статьи Каммари (1957).

Следует отметить, что среди зарубежных ученых имеются представители, более правильно оценивающие соотношение социального и биологического моментов. Они выступают с критикой тех, кто пытается проводить параллели между явлениями социальными и биологическими (Картман — Kartman, 1956).

Бейтс (Bates, 1958) считает, что экология человека может представить мост между биологическими и социальными науками.

Еще в период исследований изученных нами особенностей функций слюнных желез человека я, останавливаясь на причинах этих особенностей, писал: «Из них главные: сложная кулинарная (механическая и технологическая) обработка пищи, большое и постоянное содержание в ней воды, кислот, солей и пр. Совокупность всех этих обстоятельств представляет собой влияние социальной среды, в учете этих факторов наряду с биологическими — надежность конкретного исследования функций у человека» (1935). Там же, останавливаясь на значении эволюционного подхода к исследованию, я подчеркивал важность экологического плана в изучении функций человека.

Поэтому приложение понятия экологии к человеческому индивидууму нам представляется вполне уместным и правильным, наряду с уже закрепившимся в научной литературе термином биологии человека.

В чем существо вопроса? Если можно считать общепризнанным значимость проблем биологии человека (например, наследственности, роста, размножения и др.), проблемы экологии имеют ту особенность, что они конкретизируют влияние на организм разнообразных природных, естественных факторов. Физиология касается в основном жизнедеятельности органов и их взаимосвязи. Это соответствует распространенному в зарубежной литературе понятию экологии (Такер — Tuckey, 1953). Однако следует отметить значительную методологическую недостаточность этого направления.

Конечно, намечаемые экологией задачи биологического подхода к изучению внутренних отношений организма представляются важными. Однако известное противопоставление этих тенденций экологии нельзя признать правильным. Такое заключение приходится сделать, исходя из наших основных представлений об организме как явлении, неотрывно и постоянно взаимодействующем с окружающей его средой. Экология и сосредоточивает все свое внимание на роли конкретных биологических факторов среды. Это обстоятельство является весьма важным.

В физиологическом плане проблема единства организма и среды обитания выдвинута и четко сформулирована И. М. Сече-

новым около ста лет назад (1863), но экспериментальная разработка ее начата лишь в последнее время.

Это в большой степени зависело от того, что все же доминирующими среди физиологов оставались представления, навеянные механистической методологией Мюллера — Ферворна о независимости от среды жизнедеятельности организма. Больше того, и физиологи и патологи, развивая свое учение на механистических путях, постепенно заходили в тупик.

Одним из важнейших моментов, вносимых в физиологию экологическим подходом, является утверждение категории качества раздражителей. Этот вопрос был уже подробно разобран выше.

В настоящей главе мы ставим задачу показать приложимость этих данных к физиологии нервной деятельности человека, что сделать вполне возможно и даже необходимо. В наблюдениях над олигофренами мы имели возможность убедиться, что даже непонятные для испытуемого, но произносимые экспериментатором слова, само звучание человеческого голоса оказывалось раздражителем достаточно сильным для образования условного рефлекса, в то время как звуки метронома, звонок для этого были слишком слабы (Н. М. Трофимов, 1952).

У одной психически больной условные рефлексы образовать не удалось. Но однажды при подготовке к опыту больная, обычно совершенно безучастная ко всему окружающему (лабораторному), включилась в разговор лаборанта и врача (одна из них была беременна). Беседа касалась вопроса, кого следует ожидать — мальчика или девочку. Неожиданно для всех больная высказала свое мнение. Стало ясным, что в этом случае слова, как-то затронувшие больную, явились для нее адекватным раздражителем.

На основании этого были отменены раздражители, употреблявшиеся для образования условного рефлекса (метроном, звонок и др.) и сообразно с некоторыми индивидуальными чертами больной, о которых можно было судить по анамнезу, в качестве условного раздражителя был использован запах духов — раздражитель столь существенный для подавляющего большинства женщин. Расчет оказался правильным, условный рефлекс образовался довольно быстро.

У другого больного условный рефлекс на красный цвет возник необычно быстро. Это оказалось неудивительным, так как из анамнеза больного выяснилось, что он шофер. Оставаясь безучастным ко многим другим раздражителям, искусственным для него, он точно и быстро реагировал на натуральный для него, адекватный, *имеющий жизненное значение* раздражитель.

Конечно, мы понимаем, что в приведенных примерах раздражители не могут быть отнесены к собственно биологическим. Они, как и многое другое из воздействий внешней среды, социально опосредствованы. Однако нам важно подчеркнуть в данном случае особенно действенную роль тех внешних раздражи-

телей, которые наиболее тесно и постоянно связаны с жизненным обиходом человека.

Это положение принципиально распространимо, конечно, и на собственно биологические факторы внешней среды.

Установленные нами первоначально в экологических опытах на животных закономерности оказались вполне применимы и к человеку. Больше того, они привели нас к некоторым весьма принципиальным выводам. Они созревали в спорах с некоторыми психиатрами.

Очень часто можно встретить в историях болезни замечания, претендующие на характеристику поведения больного — «больной безучастно сидит на койке». Я спрашивал коллег-психиатров: «А вы поставили швейную машину перед больной швеей? Дали ли скрипку больному скрипачу? Допустили ли к биллиарду больного, в прошлом биллиардиста?». Случись так, я убежден, от безучастности больного не осталось бы и следа.

Именно поэтому уже довольно давно мы выступили принципиальными противниками применения в исследованиях человека камер, изолирующих от звуковых, световых и других раздражителей, созданных И. П. Павловым в опытах на собаках, да и то для изучения специальных вопросов.

Для нас стало ясным, что решающим условием для правильной постановки наблюдений за нервной деятельностью человека является создание условий, адекватных его обычным жизненным обстоятельствам. Мы заявили, что помещение человека в абсолютно искусственные для него условия изоляции не будет способствовать проявлению его рефлекторной деятельности. Только *обычная, жизненная, адекватная* обстановка является главнейшим условием для возможности наблюдения результатов неизвращенных рефлекторных реакций человека.

Все сказанное с особой силой относится к условиям изучения высшей нервной деятельности ребенка. У детей особенно отрицательное отношение вызывает изоляция их из обычной для них среды.

Принципиальное отрицание условий изоляции тем самым выдвигает вопрос о положительном значении окружающего коллектива для выявления индивидуальных особенностей рефлекторных функций человека.

Академик Ф. В. Овсянников утверждал в свое время, что особой физиологии человека не существует; по его мнению, имеются лишь общая и для человека и для животных физиология.

Иначе смотрел на вопрос И. П. Павлов. Он настойчиво указывал «не третируйте человека как собаку», подчеркивая этим свое отрицательное отношение к полному аналогизированию высшей нервной деятельности человека и собаки.

Возмущался он также тривиальным приемом психиатров,

задающим решительно всем больным вопрос о том, какой сегодня день, месяц, год. Если в одних случаях это уместно и полезно, во многих других бессмысленно. И. П. Павлов говорил: «Человек окончил академию, а вы его спрашиваете о таких пустяках».

Экологическая физиология, изучающая конкретное взаимодействие организма и среды, выдвигает много самостоятельных, не предусмотренных общей физиологией вопросов. К числу таких относятся, например, влияние климата на жизнедеятельность организма и особенно акклиматизации, сезонности, суточных ритмов, различных других космических периодов и явлений. Особенно следует подчеркнуть роль светового режима, физиологии питания, пищевого рациона и водно-солевого обмена применительно к климатическим, географическим и национальным особенностям, физиологии дыхательного газообмена в зависимости от барометрического давления воздуха, температуры, влажности его, режима перемещения воздушных масс и др.

Ханстман (Hunstman, 1954) правильно указывал, что в биологические исследования следует включить изучение динамики физико-химических условий среды, в которой организмы живут и к изменениям которой они приспособляются. «...Необходимы данные по метеорологии, гидрологии и геологии, определяющие соответствующие условия сред обитания».

Мы нередко склонны принимать суточную солнечную периодику, месячные, годовые ритмы (как нечто данное и неизменное). Однако мы забываем, что в свое время население нашей планеты восприняло как великую катастрофу прорыв солнечных лучей через непроницаемую в течение длительных сроков до этого земную атмосферу. То, что мы наблюдаем сейчас в сильно пасмурные дни, было в свое время длительным и постоянным режимом жизни Земли.

В современной литературе обсуждается вопрос о великом вымирании в конце мезозойской эры многих видов животных, не смогших быстро приспособиться к новому могучему фактору внешней среды, ультрафиолетовой и тепловой части солнечной радиации (Штехов — Stechow, 1954). Таким образом, именно эти космические ритмы явились и остаются могучими факторами приспособления и эволюционной перестройки жизнедеятельности организмов.

Литература о проявлении в жизнедеятельности организмов суточных, сезонных, космических ритмов и циклов огромна. Не имея возможности останавливаться на ней, сошлемся лишь на некоторые работы последнего времени.

Так, представляют интерес наблюдения Боденхеймера (Bodenheimer, 1953), подтверждающего характерные изменения эндокринных функций, связанных с сезонными изменениями внешних условий. Деятельность эндокринной системы — суще-

ственное звено приспособительных к окружающей среде реакций, поэтому ее изучение представляет одну из важных задач экологического анализа.

Весьма обоснованно выдвижение проблемы влияния климатических факторов для общей и сравнительной биологии и патологии человека. Насколько привлекает к себе внимание эта тема, видно из того, что Плачиди (Placidi, 1953), автор одной из статей по этому вопросу, приводит библиографию, охватывающую свыше ста названий статей и книг только лишь на французском языке.

Весьма существенными являются также выступления многих авторов, подчеркивающих значение метеоробиологии для жизнедеятельности. С этой точки зрения вполне закономерно выдвижение проблем «метеорологической патологии» Ульриха (Ullrich, 1956) и др.

Задача «метеорологической патологии» — выяснение взаимосвязи между климатическими факторами и поражаемостью организмов болезнями. Хотя Ульрих рассматривает эту проблему применительно к фитопатологии, но, несомненно, она ближайшим образом касается и патологии человека. Нейвирт (Neuwirth, 1956) предлагает ряд соображений к анализу этого общего положения. Так, он считает, что метеорологические сдвиги, определяющие колебания погоды, влияют через вегетативную нервную систему на клеточный обмен веществ. Последний может изменяться вследствие нарушений ферментативных реакций, проницаемости клеточных оболочек и коллоидального состояния протоплазмы. Среди метеорологических факторов он выделяет процессы, происходящие в нижних слоях атмосферы, солнечную радиацию, коротковолновые и ионизирующие излучения, земной магнетизм.

Эти очень важные начинания «метеорологической патологии» приобретают иногда у некоторых ученых искаженную форму, что неизменно случается в результате непонимания различий между социальными и биологическими явлениями. Так, основываясь на изложении Ренша (Rensch, 1957), следует оценить попытку американских ученых из Института по изучению влияния климата объяснить ритм жизни влиянием местоположения солнца.

Они пытались найти связь между местоположением солнца и статистическими данными смертности, рождаемости и количества самоубийств в течение года в разных странах. Рейтер (Reiter, 1954) также ставит вопрос о смертности в зависимости только от биологических факторов: погоды, холода и хромосферических возмущений на солнце.

Такие попытки делались и в еще больших масштабах, вплоть до сопоставления солнечных пятен и возникновения социальных событий (Чижевский и др.). Весна — время самоубийц — утверждение, встречающееся в психиатрической литературе.

Хасегава (Hasegava, 1956) в Японии занялся изучением рождаемости в дни новолуния, полнолуния, первой и последней четверти луны. Хотя материал сопоставлений (13 690 новорожденных) был довольно велик, однако никаких попыток учесть при этом роль социальных условий автор не делает.

То же следует заметить и относительно исследований Шпанна (Sraпп, 1957), изучавшего статистику смертных случаев за четыре года (1950—1953) в зависимости от погоды, времени суток, дней недели, месяцев.

Все это представляет пример биологизации явлений человеческой жизни в дурном смысле. Литература по этим вопросам велика, мы назвали лишь некоторые новейшие высказывания с целью напомнить о них и привлечь к ним внимание.

В основу этого очерка положено не отрицание, а подчеркивание роли биологических факторов в жизнедеятельности человека. Однако это будет правильным лишь при условии признания неотрывного взаимодействия факторов среды биологической со средой социальной, а нередко ведущей роли последней.

Нужно ли в связи с этим доказывать, что сами факты самоубийств и количество их прежде всего относятся к категории явлений социальных, хотя подлежащих анализу и в биологической плоскости.

В качестве другого примера можно привести проблему рождаемости и смертности. Конечно, она является проблемой социальной, в первую очередь. Однако разве можно при рассмотрении ее исключить аспекты биологические, такие, например, как условия питания, физиологии и гигиены труда, психической и физиологической конституции и др.

Возвращаясь к проблемам экологии человека, следует указать на большую перспективность «химической экологии», рассматривающей роль избытка или недостатка химических элементов, особенно микроэлементов в почве и в воде, а значит и в питании человека (В. И. Вернадский, Садиков, А. О. Войнар, В. А. Леонов, Серосек — Sargosick, 1955).

Еще К. Ф. Рулье, замечательный естествоиспытатель и зачинатель отечественной экологии, говоря о суточной и месячной периодике в жизнедеятельности, подчеркивал, что она заметна в жизни растений, в болезнях — «особенно нервных» — человека.

Современность выдвигает особые и новые проблемы, связанные с урбанизацией современного человека (строительство больших городов, шум, городской транспорт, загрязненность воздуха и др.).

Как уже указывалось, вопросы влияния на организм новых, открытых в последнее время видов энергии (ядерных излучений, ультразвуков и др.) выдвигаются жизнью на передний план. Важно подчеркнуть, что при анализе экологических влия-

ний понятие, столь распространенное в современной физиологии о функции вообще, рассматриваемой вне места, времени и обстоятельств, исключается.

Вполне своевременно поднят в недавнее время А. А. Передельским (1957) вопрос о радиоэкологии как науке о взаимоотношениях в природе радиоактивной среды и организма. А. А. Передельский подчеркнул, что «радиоэкология — наука о взаимоотношениях в природе радиоактивной среды и организмов и их сообществ» (стр. 379).

А. В. Лебединский (1957) обращал внимание на то, что в советской радиобиологии должно быть учтено, что бытовая, так сказать, радиоактивность неуклонно возрастает, вследствие главным образом испытательных взрывов атомных бомб, отчасти из-за все более широкого внедрения в промышленность тех или иных способов, построенных на мирном использовании атомной энергии.

На Первой женевской конференции по мирному использованию атомной энергии также сообщались сведения о степени облучения частных квартир. В США отмечено значительное увеличение радиоактивности в теле животных вследствие питания «загрязненными» (в «атомном» смысле) травами.

Экологическое направление в физиологии, выдвигая наиболее конкретные проблемы исследования, касается многих и часто не изученных теоретических вопросов большой важности. Физиология в этих случаях достигает наиболее прямым путем существенных практических результатов. Интересный материал содержится в вышедших за последнее время монографиях (Физиология человека в пустыне, под ред. Адольфа, 1952; Человек в условиях холода, Бартона и Эдхолма, 1957; и др.). Зарождающаяся на наших глазах космическая физиология, как и вообще физиология человека в экстремальных условиях, представляет в будущем важные разделы экологии человека.

Необходимо подчеркнуть еще одну специфическую черту экологических исследований. Будучи по природе своей всегда конкретными, они тем самым являются основой для построения действительной физиологии человека наряду с изучением важнейших сторон его жизнедеятельности, труда и речи.

Некритичная аналогизация функций человека и животных, которая и для общей физиологии не может служить универсальным научным методом, принципиально недопустима в случае рассмотрения проблем экологии человека.

В одной из предыдущих глав мы весьма положительно оценили идею моделирования патологических процессов на животных и ее значение для изучения патологии человека. Были описаны также некоторые модели, изучаемые в нашей лаборатории.

Оцениваемая в интересах медицины и патологии современная кибернетика одной из своих положительных сторон имеет

именно эту возможность моделировать некоторые физиологические процессы. Однако речь идет именно лишь о некоторых сторонах жизнедеятельности. Что же касается всей совокупности состояний здоровья и болезни человека, то претензии такого моделирования на раскрытие их сущности напрасны. Здесь перекрещиваются не только биологическая сложность, бо́льшая чем это может охватить кибернетика, основанная на математике и физике, но и изменчивость реакций, в целом обусловленная социальной сущностью человека и опосредованными ею биологическими факторами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы подходим к концу изложения. О чем свидетельствовали факты, полученные нами и другими авторами, приведенные в книге? Я думаю, что на основе их красной нитью через все изложение проходит одно из основных положений материалистической диалектики о том, что в биологии и медицине необходимо рассматривать явления *не вообще*, не абстрактно, а прежде всего беря их в *конкретных* условиях внешней среды и внутреннего состояния.

По нашему глубокому убеждению именно в этом заключаются пути к разгадке основных проблем медицины, а тем самым и ликвидации ее главных промахов.

В самом деле, можно ли ожидать значительных успехов медицины, если медики продолжают вести наблюдения «вообще». Перед ними, пусть вопреки даже их намерениям, предстают не больные люди (Иванов, Петров, Степанов), а профессионализированные нозологические единицы. Решает вопрос не состояние больного, а диагноз. За диагнозом следует автоматизированная выписка рецепта и соответствующее лечение.

Забываются, хотя мы и цитируем их с глубоким уважением, слова древних медиков: «Лечите не болезнь, а больного». Эту же мысль не раз повторяли и наши выдающиеся клиницисты (Захарьин, Боткин).

Мне могут возразить: «А как же с наукой, научными абстракциями, которые лежат в ее основе?». Я думаю, это не возражение, а подтверждение нашей точки зрения. Еще В. И. Ленин указывал пути развития мышления, а значит и познания.

«От живого созерцания к абстрактному мышлению и от него к *практике* — таков диалектический путь познания истины — познания объективной реальности».¹

Некоторые медики почему-то игнорируют этот первый и обязательный этап познания процессов в больном организме, живое созерцание его и размышления над конкретными условиями

¹ В. И. Ленин. Философские тетради. Собр. соч., т. 38, стр. 161.

его опосредования биологическими и социальными факторами. Прохождение этого этапа только бы и позволяло возникновение абстракции, т. е. теории медицины.

Исторически же и до наших дней дело обстоит так, что часто строятся выдуманные теории, а затем этому пытаются подчинять непосредственную медицинскую практику. Так было в эпоху средневековья, мало изменилось дело в пору увлечения онтологией в XIX в.

В новейшее время приверженность к идеям, не выведенным из фактов, а построенным над ними, а подчас и вне зависимости от них, характеризуют в какой-то степени фрейдизм и некоторые другие теории.

Вероятно, именно поэтому до наших дней, несмотря на тысячелетние искания, медицина не имеет своей теории. Свидетельством тому является факт, показывающий, что любой не специалист позволяет себе (и этому нет авторитетных возражений) обсуждать, осуждать или пытаться направить действия медика. Разве это позволится ему относительно действий строителя, архитектора, металлурга? Поиски панацеи — путь, которым до сих пор шла медицина исторически, осужден.

Вместе с тем, это имеет определенные основания в тех житейских, конкретных наблюдениях, которые всякий видел, достоверно слышал и убеждался, что очередная панацея медиков спутывалась или просто отвергалась реальными, частными обстоятельствами заболевания, протекавшего у кого-нибудь из близких родственников или друзей.

Мне пришлось участвовать в одном научном медицинском заседании в дни, когда все население нашей страны было охвачено восторгом и преклонением перед научным гением, позволившим совершить запуск нашей космической ракеты — первого искусственного спутника Земли. Один из выступавших в прениях ученый-медик говорил, что, конечно, трудно сравнивать те грандиозные успехи, которые имеют место в физике и математике, с современным состоянием медицины.

Я тогда ему возразил, подчеркивая, что сложность человеческого организма со всеми его пока еще не раскрытыми тайнами, к примеру сказать наследственностью, неизмеримо превышает сложность любого физического феномена. То было несколько лет тому назад, но и ныне, когда еще более потрясают успехи в развитии физики и математики, я остаюсь сторонником этого же мнения. Самое сложное явление в мире — это организм и его жизнедеятельность.

Одним из существенных завоеваний в историческом развитии медицины была возможность обосновать ее диагностику на объективно оцениваемых патологоанатомических результатах секции. Для механика разборка механизма вносит полную ясность в поиски причин его поломки. Однако для больного человека и эти результаты оказались весьма относительными.

«Для нас,— говорил виднейший отечественный терапевт А. А. Остроумов в 1893 г.,— объективное исследование не оканчивается с определением анатомических изменений в органах, а еще должны быть *объективные признаки функциональной деятельности органов*», а также: «Мы знаем, что при аналогичных патологоанатомических изменениях органа функция его изменяется различно по индивидуальным свойствам, а не соответственно степени анатомических расстройств. При одинаковой степени изменения клапанов или мышцы сердца функция его будет весьма различна: в одном случае сердце функционирует достаточно при весьма сильных изменениях, в других и небольшие изменения сопровождаются полной недостаточностью сердца».¹

«...Ясно выступает несостоятельность голого морфологизма, стремящегося провести полный параллелизм между функциональными и структурными изменениями»,— писал И. В. Давыдовский.²

Выше мною упоминались изученные сейчас принципы жизнедеятельности организма: приспособляемость, пластичность, компенсация, саморегуляция, резервная обеспеченность — парность органов, замещаемость функций и др. (И. П. Павлов, Баркрофт).

Последний из названных принципов, совпадающий с принципами кибернетики, идущей в своих начинаниях в основном по пути моделирования функций организма, наименован теорией надежности управляющих систем. Широчайшие возможности организма, не во всем познанные и не всегда учитываемые, в значительной мере затрудняют расчеты тех, кто берется предсказать причины или исход заболевания, руководствуясь лишь общими, универсальными для всех случаев соображениями. Конечно, мы не забываем вместе с тем о несомненных успехах медицины в борьбе с такими заболеваниями, как малярия, оспа, бешенство, полиомиелит и др.

Очевидно, указанные трудности служили поводом к тому, что у исследователей, не очень устойчивых в методологическом отношении, возникала склонность к идеалистическим (витализм) или мистическим (фрейдизм) построениям.

В последние годы на основе успехов, достигнутых в изучении физиологии человека, в клинике получило заметное развитие движение, направленное в сторону разработки нового способа оценки патологических нарушений функций, так называемая функциональная диагностика. Ее успехи представляют результат оценки качественных особенностей функций человека.

¹ А. А. Остроумов. Клинические лекции. Избр. тр., Медгиз, 1950, стр. 50.

² И. В. Давыдовский. Вопросы локализации и органопатологии в свете учения Сеченова — Павлова — Введенского. М., Медгиз, 1954, стр. 24.

Порожденная успехами в разработке физиологии человека функциональная диагностика постепенно сама становится источником ее достижений. Возникла инициатива постановки новых проблем, способствующих развитию этой области физиологии.

Мы не ставим себе цель — охватить все проблемы, возникающие, таким образом, перед физиологией человека. Нашей задачей является только фиксация внимания на взаимоотношениях между физиологией человека, разрабатываемой преимущественно физиологами, и функциональной диагностикой, разрабатываемой преимущественно клиницистами. Успехи в развитии этого направления должны явиться одной из основ еще очень несовершенной клинической физиологии.

Потребность в изучении физиологических отправлениях человеческого организма родилась раньше возникновения самой физиологии. Однако возможности изучения физиологии человека долгое время были весьма скудными. Объектом эксперимента, положившего начало научному изучению физиологии, стало животное. Сведения же о функциях организма человека получались или путем наблюдения, или путем переноса полученных данных с животных на человека. Только во второй половине XIX столетия физиология получила первые методы, позволившие ей приступить к непосредственному изучению физиологических закономерностей, свойственных человеческому организму.

Разработка методов исследования физиологических процессов у человека имела исключительное значение. С одной стороны, это сыграло большую роль в развитии самой физиологии как науки, а с другой — успехи в развитии физиологических методов исследования организма имели большой практический интерес. Это обусловило стремления клиницистов к внедрению этих методов в их практическую работу.

Следует, однако, отдать себе отчет в том, что ни развитие новых представлений в области физиологии человека, ни разработка методов исследования его физиологических отправлениях еще не явились достаточным основанием для возникновения подлинного контакта между физиологией человека и клинической медициной. Для того, чтобы в медицине стали использоваться физиологические представления о человеке и физиологические методы его исследования, было необходимо, чтобы сама медицина стала иной. Необходимо было, чтобы она отказалась от создавшихся в течение столетий патологоанатомических морфологических представлений о происхождении болезней и обратилась к функциональным физиологическим критериям в исследовании болезненных состояний. Нужно было, чтобы медицина прошлого стала медициной функциональной.

Честь введения функционального направления в медицину и теоретического обоснования принципов использования функциональных методов в значительной мере принадлежит нашей отечественной терапевтической школе, находившейся под влия-

нием общебиологических представлений, развивавшихся нашей отечественной физиологией.

Это касалось таких проблем, как взаимоотношение организма и среды, формы и функции, нормы и патологии для человеческого организма и основы для всех этих вопросов — рефлекторного принципа.

Вынужденный ежедневно решать эти вопросы исследователь, работающий в области функциональной диагностики, встречается с реальным их значением.

Многие исследователи, столкнувшись с отсутствием нормативов некоторых процессов для людей пожилого возраста, вынуждены были сами выяснять вопросы нормы и патологии, которые в каждом отдельном случае очень сложны. Выработанные критерии и накопленный ими опыт по оценке состояния нормы и патологии заслуживают самого пристального внимания.

Что касается патологии, то здесь исключительный интерес представляет материал, собранный функционально-диагностическими лабораториями по проблеме субъективного и объективного в патологическом процессе. Разумеется, патологический процесс представляет собой качественно иное состояние, чем здоровье. Однако полученные в этом направлении данные представляют собой известную ценность и для проблемы здоровья.

Мы привели только несколько примеров, свидетельствующих о том, что при изучении физиологии человека назрела пора обратить самое серьезное внимание на функционально-диагностические исследования, проводимые клиникой; необходимо систематизировать и обобщить собираемый ею материал, чтобы создать полное представление о нормальных физиологических отправлениях здорового человека, что составит определенный интерес и для развития физиологии как науки в самом широком смысле.

Несмотря на обилие применяемых в качестве раздражителей нагрузок, в функциональной диагностике остро ощущается отсутствие руководящей идеи, пользуясь которой врач мог бы производить выбор нагрузки в соответствии с поставленной в исследовании задачей. С другой стороны, необходимость сопоставления патологической и нормальной реакции со всей остротой ставит вопрос о дальнейшем накоплении знаний в области нормальных реакций на функциональные воздействия.

Все это показывает, что даже на современном уровне развития функциональной диагностики она остро нуждается в повседневной и квалифицированной помощи физиолога.

Еще более значительны задачи физиологии в разрешении общих проблем, стоящих перед функциональным направлением в медицине и функциональной диагностикой. Эти задачи неразрывно связаны с разрешением наиболее общей и наиболее острой проблемы этого направления — проблемы определения качественных особенностей человеческого организма.

Качественные особенности человеческого организма отчетливо выступают перед каждым исследователем, работающим в этой области, и прежде всего становятся очевидными при оценке влияния условий исследования на его результаты. Так, общеизвестны неудачи ряда исследователей, пытавшихся изучать функциональные системы у человека в условиях полной изоляции его в звуконепроницаемых камерах, устроенных по типу камер, созданных для изучения условных рефлексов у собак. Развивающееся в этих условиях глубокое торможение является частой причиной невозможности добиться нормального уровня деятельности функциональных систем и неудач при попытках образования условных рефлексов в этой обстановке. На основании этих наблюдений и методологических предпосылок нашей работы мной еще в 1951 г. указывалось, что при изучении высшей нервной деятельности человека нужно отказаться от «камер для условных рефлексов».

Общеизвестны также широко распространенные среди практических работников наблюдения, показывающие, что результаты функционально-диагностического исследования, произведенного в лабораторной обстановке, часто совершенно не совпадают с результатами наблюдения состояния той же системы в привычных производственных условиях. Идя навстречу этим наблюдениям врачей-практиков, исследователи, работающие в этой области, стали широко применять изучение состояния функциональных систем в обычной производственной обстановке испытуемого. Однако целый ряд исследований не может быть выполнен в таких условиях. Поэтому до настоящего времени вопрос об изучении состояния функциональных систем человека остается не разработанным.

Другой причиной неудач в применении функционально-диагностических исследований является недооценка проблемы качественных особенностей человеческого организма. Общеизвестны неудачи попыток создания биологических моделей ряда патологических состояний, свойственных человеку (гипертоническая, язвенная болезнь, нефрит). Эти неудачи, несомненно, связаны с глубокими различиями в структуре функциональных систем человека и животных и с исключительно высоким удельным весом нейрогуморальных механизмов в осуществлении деятельности функциональных систем человека. Физиологи еще недостаточно занимаются этим, результатом чего является необоснованное аналогизирование и перенесение в клинику ряда полученных на животных наблюдений.

Наконец, наиболее серьезным вопросом для развития функциональной диагностики в будущем является вопрос об адекватности тех раздражителей или функциональных нагрузок, которые до сих пор использовались в клинике для оценки состояния функциональных систем. При изучении безусловных слюнных рефлексов у человека мной было найдено много фактов,

убедительно свидетельствовавших о специфичности реакции человека по сравнению с животными. Так, подразделение возбудителей на пищевые и отвергаемые, столь типичное у собак, не оправдало себя для людей. Ни количество, ни качество слюны (вязкость, плотные остатки, реакция) нельзя было связать с пищевым или непищевым характером раздражителей. В отличие от классических фактов, установленных на собаках, подчас наиболее обильное слюноотделение у человека вызывала вода, причем слюна в этих случаях имела наибольшую вязкость при сравнении с любым собственно пищевым раздражителем. Мунцины слюны человека, в отличие от слюны собак, оказались крайне неустойчивыми, разрушаясь, например, при механическом воздействии (встряхивание пробирки со слюной) (Д. А. Бирюков, 1935).

Позднее исследования по высшей нервной деятельности человека настоятельно выдвинули, как указывалось выше, вопрос о значении качества и натуральности раздражителей и условий опытов, применяющихся в таких исследованиях. Все это подчеркивает, что со стороны физиолога требуется особое внимание при решении вопроса об адекватности обычно применяемых в клинике раздражителей или функциональных нагрузок.

Специального рассмотрения заслуживает вопрос о роли труда как формы функциональной нагрузки. Общественно полезный труд — есть, несомненно, наиболее адекватная форма функциональной нагрузки для человека, ибо мы уже сейчас хорошо знаем, что социальные и биологические факторы, определяющие влияние труда на организм, представляют собой мощный резерв компенсации в случаях нарушения его функций. Однако установлением влияния общественно полезного труда на функциональные системы физиологи занимаются мало.

Изучение влияния трудовой нагрузки на организм в производственных условиях представляет собой, как нам кажется, наиболее плодотворное направление на пути поисков правильных способов оценки функциональных систем у здорового и больного человека, а это, в свою очередь, является конечной задачей функциональной диагностики, развивавшейся на основе многовекового опыта медицины и получившей свое теоретическое обоснование в наиболее важных обобщениях современной физиологии и биологии.

Экология, привлекая специальное внимание к биологическим факторам жизнедеятельности человека, исключает с марксистской точки зрения всякие попытки решения этим путем социальных проблем.

Представление об экологии человека связывается с биологией, медициной, географией, науками, относящимися к градостроительству. Ее задача — выяснение форм взаимоотношений людей и их групп с окружающей средой — природной и социальной. Из многосторонних отношений человека к окружающей

среде, по мнению Бьювса, наибольшее внимание привлекают разные стороны социальной гигиены, в частности школьной, а с другой — антропогеографические моменты, касающиеся населения отдельных областей или целых континентов.

Мы неоднократно по ходу изложения приводили утверждение о социальной сущности человека. Одна из ярких формулировок этого положения дана в словах Маркса и Энгельса: «Животное непосредственно представляет собой единство со своей жизнедеятельностью. Оно не отличается от последней. Животное и жизнедеятельность — одно и то же. Человек делает свою жизнедеятельность объектом своей воли и своего сознания. Он обладает осознанной жизнедеятельностью».¹

Приводя в заключение эти слова, мы считаем все же нужным выдвинуть вопрос: только ли социальным наукам надлежит найти путь к экологии человека? Отдавая должное решающей роли социальных мотивов, нужно всемерно подчеркивать и изучать роль конкретных биологических условий развития и протекания жизнедеятельности человека, что и составит новую область знаний, называемую некоторыми антропоэкологией.

¹ Маркс и Энгельс. Об искусстве, 1937, стр. 56.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдуллин Г. З. Докл. АН СССР, 1958, т. 123, № 1.
Абдуллин Г. З. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, Л., 1958а.
Абдуллин Г. З. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии и патологии нервной деятельности. Л., ИЭМ, 1958б.
Адо А. Д. В кн.: Достижение советской медицинской науки за XXX лет. Изд. АМН СССР, 1947.
Айрапетьянц Э. Ш. Вестн. Ленингр. ун-та, 1946, т. 4—5.
Айрапетьянц Э. Ш. Журн. общ. биол., 1949, т. 10, 5.
Александров В. Я. Тез. докл. на координационном совещании по проблеме «Узловые вопросы цитологии», Л., 1959.
Алпатов В. В. Вестн. Моск. ун-та, 1954, № 8.
Алпатов В. В. Вопросы филос., 1957, № 6.
Аничков Н. Н. Арх. биол. наук, 1937, т. 45, вып. 2.
Аничков Н. Н. В сб.: Юбилейная сессия АН СССР 15 июня — 3 июля 1945 г., т. 2, М.—Л., 1947.
Аничков Н. Н. Труды 3-й сессии АМН СССР, М., 1947а.
Аничков Н. Н. Об изучении болезней путем создания их экспериментальных моделей. В сб.: Общее собрание Академии наук, посвященное 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции, М.—Л., 1948.
Анохин П. К. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1948, вып. 3.
Анохин П. К. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1948а, т. XXVI, вып. 2.
Анохин П. К. Проблемы высшей нервной деятельности, М., изд. АМН СССР, 1949.
Анохин П. К. Успехи совр. биол., 1949а, т. XXVIII, вып. 1/4.
Анохин П. К. Журн. высш. нервн. деят. 1956, т. VI, 32.
Анохин П. К. Внутреннее торможение как проблема физиологии. М., Медгиз, 1958.
Антонова А. А. В сб.: Исследования по эволюции нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1959.
Антропов Г. А. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, Л., 1958.
Антропов Г. А. В сб.: Исследования по эволюции нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1959.
Арбузов С. Я. В сб.: Эволюция функций нервной системы, Л., 1958.
Аринчин Н. И. В сб.: Условные рефлексы. Тр. Воронежского мед. ин-та, т. 14, 1948.
Аринчин Н. И. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, Л., 1955.
Артемов Е. И. В сб.: Объединенная сессия, посвященная 10-летию со дня смерти И. П. Павлова (АН СССР, АМН СССР и Всесоюзн. и Моск. об-во физиологов, биохимиков, фармакологов), М., 1948.
Аршавский И. А. Успехи совр. биол., 1951, вып. 1.
Аршавский И. А. Успехи совр. биол., 1956, т. 41, № 2.
Аршавский И. А. В сб.: Структура и функция ретикулярной формации. М., 1959.

- Аршавский И. А., Аршавская Э. И., Патушинская Р. А. Проблемы реактивности в патологии. Медгиз, 1954.
- Асратян Э. А. *Арх. биол. наук*, 1935, № 1.
- Асратян Э. А. и Алексанян А. М. *Физиол. журн. СССР*, 1938, т. 16, вып. 3.
- Багрянский В. И. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, Л., 1936.
- Багрянский В. И. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ АМН СССР, 1958.
- Багрянский В. И. В сб.: Исследования по эволюции нервной деятельности, Л., 1959.
- Бадилькес С. О. *Медико-биол. журн.*, 1928, в. V, изд. 4.
- Баранов В. Г. Тез. докл. совещ. по проблеме кортикальной регуляции желез внутренней секреции, Л., 1953.
- Баранов В. Г. Болезни эндокринной системы и обмена веществ. Медгиз, 1955.
- Баркрофт Д. Ж. Основные черты архитектуры физиологических функций. Огиз, Биомедгиз, 1937.
- Бартон А. и Эдхолм О. Человек в условиях холода. М., Изд. иностр. лит., 1957.
- Бару А. В. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности. Л., Медгиз, 1955.
- Беленков Н. Ю. *Бюлл. exper. биол. и мед.*, 1950, № 2, стр. 100—103; 1950, № 3, стр. 182—185.
- Бехтерев В. М. Общие основы рефлексологии человека. Изд. 3, 1926.
- Бианки В. Л. *Вестн. Ленингр. ун-та*, 1959, № 15, серия биол., вып. 3.
- Бирюков Д. А. Безусловные слюнные рефлексy человека. Ростов-на-Дону, 1935.
- Бирюков Д. А. Материалы к вопросу о рефлекторной регуляции сердечно-сосудистой системы. Воронеж, 1947.
- Бирюков Д. А. Условные рефлексy. Тр. Воронежского мед. ин-та, т. 14, 1948.
- Бирюков Д. А. *Новости медицины*, 1949, № 14.
- Бирюков Д. А. В сб.: Юбилейная научная сессия, посвященная 100-летию со дня рождения И. П. Павлова. Тез. докл., 1949а.
- Бирюков Д. А. В кн.: Вопросы патогенеза и патологической анатомии инфекционных болезней. Медгиз, 1950.
- Бирюков Д. А. В тезисах объединенной научной сессии, посвященной памяти С. С. Корсакова в связи с 50-летием со дня его смерти (24—28 июля 1950 г.), Медгиз, 1950а.
- Бирюков Д. А. *Физиол. журн. СССР*, 1951, т. XXXVII, № 1.
- Бирюков Д. А. Тез. докл. на X конференции физиологов, биохимиков, фармакологов Юга РСФСР в г. Сочи 28 января 1951 г., вып. I, Симферополь, 1951а.
- Бирюков Д. А. Уч. зап. 2-го Московского мед. ин-та, 1951б, т. I.
- Бирюков Д. А. *Журн. высш. нервн. деят.*, 1952, т. II, вып. 4.
- Бирюков Д. А. *Физиол. журн. СССР*, 1954, т. XL, № 1.
- Бирюков Д. А. Уч. зап. ЛГУ, 1954а, серия биол. наук, вып. 37.
- Бирюков Д. А. Совещание по вопросам эволюционной физиол. нервной системы. Тез. докл., Л., 1956.
- Бирюков Д. А. Докл. на XX Международном конгрессе физиологов в Брюсселе. Изд. АН СССР, 1956а.
- Бирюков Д. А. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, Л., 1957.
- Бирюков Д. А. *Физиол. журн. СССР*, 1957а, т. XLIII, № 3.
- Бирюков Д. А. О некоторых основных принципах экспериментальной медицины (к 70-летию со дня рождения акад. Н. Н. Аничкова). В сб.: Вопросы патогенеза и патологической анатомии инфекционных болезней. Л., Медгиз, 1957б.
- Бирюков Д. А. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.

- Бирюков Д. А. Публикация докладов на симпозиуме IX съезда физиологов в г. Минске. Изд. АМН СССР, 1959.
- Бирюков Д. А. Предисловие к кн. Я. Дембовского «Психология животных». М., Изд. иностр. лит., 1959а.
- Бирюков Д. А. В кн.: Достижения и перспективы развития проблемы физиологии и патологии высшей нервной деятельности.
- Бирюков Д. А. и Аринчин Н. И. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности. Л., Медгиз, 1955.
- Бирюков Д. А. и Михайлов В. П. Эволюционно-морфологические и физиологические основы развития медицины за советский период. Л., Медгиз, 1957.
- Бирюков Д. А. и Блинова Т. П. В тезисах докладов на научной конференции, посвященной 110-й годовщине со дня рождения И. П. Павлова (24—27 ноября 1959). Рязань, 1959.
- Бирюков З. И. В сб.: Условные рефлексы. Тр. Воронежского мед. ин-та, т. 14, 1948.
- Блинова Т. П. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, Л., 1957.
- Блинова Т. П. В тезисах. Влияние аминазина на центральную нервную систему, Л., ИЭМ, 1958.
- Блинова Т. П. и Ноздрачев А. Д. В сб.: Исследования по эволюции нервной деятельности. Л., ИЭМ, 1959.
- Богданов О. В. В сб.: Исследование по эволюции нервной деятельности. Л., 1959.
- Булл Г. О. Физиол. журн. СССР, 1956, т. XXI, вып. 5—6.
- Булл Г. О. Материалы специальной научной конференции международного совещания по изучению морей по вопросам промысловой гидрографии, 1951.
- Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы, 1944.
- Быков К. М. Вестн. Ленингр. ун-та, 1950, № 9.
- Быков В. Д. Исследование возрастных и типологических особенностей высшей нервной деятельности собак в онтогенезе. Автореф. на соиск. уч. степени канд. мед. наук, М., 1958.
- Вавилова Н. М. Журн. высш. нервн. деят., 1957, т. VII, вып. 3.
- Вайль С. С. Проблема общего и местного в патологии, Л., 1954.
- Вальков А. В. В сб., посвященном 75-летию И. П. Павлова, 1925.
- Вартанян Г. А. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, Л., 1956.
- Вартанян Г. А. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- Васильев Г. А. III совещание по физиол. проблемам. М.—Л., 1938.
- Васильев Ю. А. Русск. физиол. журн., 1923, т. VI, вып. 4.
- Васильев Ю. А. Русск. физиол. журн., 1924, т. 6, вып. 4—6.
- Вацуро Э. Г. Физиол. журн. СССР, 1947, т. XXXIII, вып. 3.
- Введенский Н. Е. 1913. Курс физиологии животных и человека. Введение. В кн.: И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Н. Е. Введенский. Физиология нервной системы, II, М., Медгиз, 1952.
- Ведяев Ф. П. Журн. высш. нервн. деят., 1956, т. VI, вып. 5.
- Ведяев Ф. П. Журн. высш. нервн. деят., 1956а, т. VI, вып. 4.
- Ведяев Ф. П. Физиол. журн. СССР, 1956б, т. XLII, № 12.
- Ведяев Ф. П. Физиол. журн. СССР, 1959, т. XLV, № 1.
- Ведяев Ф. П. Тез. докл. на II научн. совещ. по проблемам эволюционной физиологии. Л., 1959а.
- Ведяев Ф. П. В сб.: Исследования по эволюции нервной деятельности, Л., ИЭМ АМН СССР, 1959б.
- Ведяев Ф. П. Физиол. журн. СССР, 1960, т. XLVI, № 2.
- Ведяев Ф. П. и Фанарджан В. В. Тр. совещания по физиологии рыб. 1956.
- Веселкин П. Н. Тепловая одышка. 1945.
- Веселкин П. Н. Пашутин, М., 1950.
- Веселкин П. Н. Арх. патол., 1952, № 4.
- Винников Я. А. Журн. общ. биол., 1948, т. VII, № 5.

- Влияние аминазина на ц. н. с. Тез. докладов научного совещания физиологич. отдела им. Павлова и отдела сравнит. физиол., Л., ИЭМ, 1958.
- Войно-Ясенецкий А. В. Отражение эволюционных закономерностей в эпилептиформной реакции животных на действие высокого парциального давления кислорода. М.—Л., Изд. АН СССР, 1958.
- Волохов А. А. В сб.: Эволюция функций нервной системы, Медгиз, 1958.
- Волохов А. А. Журн. высш. нервн. деят., 1959, № 3.
- Волохов А. А. и Образцова Г. А. II совещание по проблемам высшей нервной деятельности. 1946.
- Волохов А. А. и Стакалич Е. П. Рефераты научно-исследовательских работ АМН СССР. Мед. биол. науки, 1947.
- Воронин Л. И. Изв. АН СССР, 1954, сер. биол., № 5.
- Воронин Л. Г. Сравнительная физиология высшей нервной деятельности. изд. МГУ, 1957.
- Герман К. И. Арх. биол. наук, 1937, № 47, вып. 3.
- Герцен А. И. Письма об изучении природы. ОГИЗ, 1944, стр. 25.
- Голева Н. Г. Тезисы конференции по итогам научно-исследовательских работ ИЭМ за 1954 г.
- Голева Н. Г. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности, Л., Медгиз, 1955.
- Голубева Е. Л. Арх. биол. наук, 1939, т. IV, вып. 1.
- Гранит Р. Электрофизиологические исследования рецепции. М., 1957.
- Гусельников В. И. Журн. высш. нервн. деят., т. 6, вып. 6.
- Давыдовский И. В. Вопросы локализации и органопатологии в свете учений И. М. Сеченова, И. П. Павлова, Н. Е. Введенского, М., 1954.
- Давыдовский И. В. Арх. патол., 1956, 5.
- Дембовский Я. Тр. Ленингр. об-ва естествоиспытателей, 1957, т. XXIII, вып. 4.
- Дембовский Я. Психология животных. М., Изд. ин. лит., 1959.
- Жуков Е. К. Журн. общ. биол., 1946, т. 7, в. 6.
- Завадовский М. М. Уч. зап. МГУ, 1941, 17. Биология, изд. МГУ.
- Завадовский М. М. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1946, т. XXI, 4, вып. 3.
- Завадовский М. М. и Рохлина М. Л. Мед. биол. журн., 1927, вып. 3.
- Загорулько Т. М. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, Л., 1955.
- Загорулько Т. М. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности, Л., Медгиз, 1955а.
- Загорулько Т. М. Физиол. журн. СССР, 1957, т. XLIII, № 12.
- Загорулько Т. М. Физиол. журн. СССР, 1958, т. XLIV, № 10.
- Загорулько Т. М. и Соллертинская Т. Н. В кн.: Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность. Изд. АПН РСФСР, М., 1958.
- Зеленый Г. П. Природа, 1934, № 11.
- Иванов-Смоленский А. Г. В кн.: Научная сессия, посвященная проблемам физиологического учения акад. И. П. Павлова. Стенографический отчет. Изд. АН СССР. М., 1950.
- Иванова А. М. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии и патологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- Иорданис К. А. Журн. высш. нервн. деят., 1957, т. IX, вып. 1.
- Итина Н. А. Успехи совр. биол., 1943, т. 16.
- Итина Н. А. Докл. 8-го съезда физиологов. 1955.
- Итина Н. А. Докл. АН СССР, 1957, т. 113.
- Итина Н. А. Функциональные свойства мышц на ранних этапах филогенеза позвоночных. Автореф. докт. дисс., Л., 1958.
- Каминский С. Д. 13-е совещание по физиологическим проблемам, посвященное памяти Павлова, Изд. АН СССР, 1948.
- Каммар М. Д. Вопросы философии, 1957, № 1.
- Карамян А. И. Физиол. журн. СССР, 1953, т. XXXIX, № 5.
- Карамян А. И. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга. Л., Медгиз, 1956.

- К а р а м я н А. И. Физиол. журн. СССР, 1958, т. XLIV, № 4.
- К а р а м я н А. И. Журн. высш. нервн. деят., 1959, т. IX, вып. 3.
- К а р а м я н А. И. Физиол. журн. СССР, 1959а, т. XLV, № 7.
- К а р и м о в а М. М. Журн. высш. нервн. деят., 1958, т. VIII вып. 1.
- К а р м а н о в а И. Г. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, 1955.
- К а р м а н о в а И. Г. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности, Л., Медгиз, 1955а.
- К а р м а н о в а И. Г. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- К а р м а н о в а И. Г. В сб.: Исследование по эволюции нервной системы, Л., 1959.
- К а с и м о в Р. Ю. Зоол. журн., 1958, т. XXXVII, вып. 9.
- К а ш к а р о в Д. Н. Основы экологии животных. Л., Учпедгиз, 1945.
- К л и м о в а В. И. В сб.: Условные рефлексы. Тр. Воронежского мед. ин-та, т. 14, Воронеж, 1948.
- К л и м о в а В. И. Физиол. журн. СССР, 1955, т. XLI, № 4.
- К л и м о в а В. И. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности, Л., Медгиз, 1955а.
- К л и м о в а В. И. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- К о г а н А. Б. Уч. зап. Ростовск.-на-Дону ун-та, 1956, 26.
- К о г а н А. Б. Совещ. по экологической физиологии. Тез. докл., I, М.—Л., Изд. АН СССР, 1959.
- К о г а н А. Б. и С е м е н о в ы х А. П. Природа, 1955, № 9.
- К о н г е Л. А. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- К о н о р с к и й Ю. М. и С. Миллер. Тр. физиологической лаборатории им. И. П. Павлова, т. 6, вып. 1, 1936.
- К о н о р с к и й Ю. М. Усп. совр. биол., 1942, т. 15, вып. 1.
- К о р н е в а Е. А. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- К о р н е в а Е. А. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, Л., 1958а.
- К о р н е в а Е. А. Тр. института клинической и экспериментальной кардиологии АН Груз. ССР, 1958б, т. V.
- К о т л я р е в с к и й Л. И. Журн. высш. нервн. деят., 1951, вып. 5.
- К о ш т о я н ц Х. С. Некоторые вопросы сравнительной физиологии. Медгиз, 1934.
- К о ш т о я н ц Х. С. Физиол. журн. СССР, 1937, т. XXIII, № 4—5.
- К о ш т о я н ц Х. С. О соотношении функций вегетативных и аномальных органов в свете их эволюции, М.—Л., АН СССР, 1937.
- К о ш т о я н ц Х. С. Основы сравнительной физиологии, М., Изд. АН СССР, 1957.
- К о ш т о я н ц Х. С. Журн. общ. биол., 1959, т. XX, № 4.
- К р е й н д л е р А. и Ю. У н г е р. В сб., посвященном 70-летию К. М. Быкова, М.—Л., Изд. АН СССР, 1957.
- К р у ш и н с к и й Л. В. Тр. ин-та эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. Павлова, 1947.
- К р у ш и н с к и й Л. В. Успехи совр. биологии, 1949, т. XXVIII, вып. 1/4.
- К р у ш и н с к и й Л. В. Успехи совр. биол., 1954, т. XXXVII, вып. 1.
- К у д р я ш о в а Н. И. Значение пространственного расположения условных раздражителей в сложной условнорефлекторной двигательной деятельности животных. Автореф. Л., 1955.
- К у п а л о в П. С. 5-е совещание по физиологическим проблемам, 1939.
- К у п а л о в П. С. В кн.: Достижения советской медицины за XXX лет. АМН СССР, 1947.
- К у п а л о в П. С. Журн. высш. нервн. деят., 1957, т. VII, вып. 1.
- Л а д ы г н а - К о т с Н. Н. Развитие психики в процессе эволюции организмов. Изд. «Советская наука», 1958.
- Л е б е д и н с к и й А. В. Тез. докл. научн. конф. по радиобиологии, посвященной 250-летию Ленинграда, Л., ИЭМ, 1957.

- Лейбсон Л. Г. Проблемы эволюции физиологических функций, М.—Л., Изд. АН СССР, 1958.
- Ливанов М. Н. и Д. А. Бирюков. Труды II международной конференции по мирному использованию атомной энергии. Женева. 1958. Доклады советских ученых, 1959.
- Лобашев М. Е. Успехи совр. биол., 1951, т. XXXI, вып. 1.
- Лобашев М. Е. Известия АН СССР, сер. биологич. № 2, 1954.
- Лобашев М. Е. Журн. общ. биол., 1955, т. XVI, № 2.
- Лобашев М. Е. Пчеловодство, 1958, № 1.
- Лобашев М. Е. и Савватеев В. Б. Физиология суточного ритма животных. М.—Л., Изд. АН СССР, 1959.
- Ломовцева М. 4-я научн. студ. конф. Воронежского гос. мед. ин-та. Воронеж, 1947.
- Лоу Чень-хо. Журн. общ. биол., 1958, т. XIX, № 5.
- Лысенко Т. Д. Предисловие к I-му изд. соч. И. М. Мичурина, т. I, М., 1948.
- Магницкий А. Н. Усп. совр. биол., 1948, т. XXVI, № 3.
- Майоров Ф. П. Ответ американским критикам Павлова. Критика американских «возражений» против учения И. П. Павлова о высшей нервной деят. М., Изд. АМН СССР, 1949.
- Майоров Ф. П. История учения об условных рефлексах. Изд. АН СССР, 1954.
- Малиновский О. В. К сравнительной физиологии условного тормоза и условных рефлексов второго порядка. Автореф. дисс., Л., 1953.
- Малюкина Г. А. Материалы к физиологии анализатора боковой линии рыб. Автореф. дисс., М., 1954.
- Маркелов Г. И. Журн. общ. биол., 1948, т. IX, № 5.
- Маркова А. А. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности, Л., Медгиз, 1955.
- Машковский М. Д. Журн. невропат. и психиатр., 1956, т. 56, вып. 2.
- Машковцев А. А. Успехи совр. биол., 1949, т. XXVIII, вып. 1/4.
- Меркулов В. Л. Усп. совр. биол., 1959, т. XLVII, вып. 2.
- Метальников С. И. Изв. Акад. наук, 1915, IV, 16.
- Мечников И. И. Лекции о сравнительной патологии воспаления, Академич. изд., т. V, 1954.
- Мечников И. И. Невосприимчивость в инфекционных болезнях. Академич. изд. Собр. соч., т. VIII, М., 1953.
- Милягин Я. А. Определяющее действие экологических факторов на эмбриогенез безусловных реакций. Автореф., М., 1957.
- Мнухина Р. С. Журн. высш. нервн. деят., 1957, т. VII, вып. 6.
- Морган Т. Т. и Филиппченко Ю. А. Наследуются ли приобретенные признаки. Л., 1945.
- Мошков Б. С. Агробиология, 1953, № 4.
- Мусящикова С. С. Физиол. журн. СССР, 1951, т. XXXVII, № 6.
- Мусящикова С. С. Об угасании вегетативного компонента ориентировочных рефлексов. Автореф., Л., 1952.
- Надежкин Л. В. Совещание по вопросам эволюционной физиологии нервной системы. Тез. и рефер. докл., Л., 1956.
- Надежкин Л. В. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- Николаева Н. И. Уч. зап. Ростовск.-на-Дону ун-та, 1956, 26.
- Николов Н. А. Физиол. журн. СССР, 1956, т. XLII, № 11.
- Новак В. Г. О противоречиях живой природы и путях их использования в сельском хозяйстве. Автореф. МГУ, 1955.
- Ноздрачев А. Д. Докл. АН СССР, 1959, т. 125, № 2.
- Норкина Л. Н. Тр. отдела физиологии и патологии высш. нервн. деят. ВИАМ им. Горького, 1940.
- Опарин А. И. Успехи совр. биол., 1949, т. XXXVIII, № 3.
- Орбели Л. А. Природа, 1933, № 3—4.
- Орбели Л. А. Физиол. журн. СССР, 1933, т. XVI.

- Орбели Л. А. Ход развития учения И. П. Павлова о высшей нервн. деят., М.—Л., стр. 6—17. В сб.: Объединенная сессия, посвященная 10-летию со дня смерти И. П. Павлова, М., изд. АМН СССР, 1948.
- Осипова В. Г. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности, Л., Медгиз, 1955.
- Павлов Б. В. и Шустин Н. А. Физиол. журн. СССР, 1948, т. XXXIV, № 3.
- Павловский Е. Н., Г. С. Первомайский, И. И. Мраз. В кн.: Проблемы физиологии центральной нервной системы, М.—Л., изд. АН СССР, 1957.
- Панченкова Э. Ф. Реф. докл. на совещании по вопросам физиол. и патол. нервной системы животных и человека ранних возрастных этапов развития. М., 1958.
- Пашутин В. В. Лекции общей патологии, ч. 1, Казань, 1879.
- Пенфильд У. В кн.: Проблемы физиологии центральной нервной системы, М.—Л., изд. АН СССР, 1957.
- Переделский А. А. В кн.: Итоги науки. Биол. науки. I Радиология, изд. АН СССР, 1957.
- Петелина В. В. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- Петрова М. К. О роли функционально-ослабленной коры головного мозга в возникновении различных патологических процессов в организме. М., Медгиз, 1955.
- Полунин А. И. Московск. врач. журн., 1851, кн. 3—4.
- Португалов Н. А. Тр. Всесоюзной конф. патолого-анатомов 4—9 июля 1954, М.—Л., 1956.
- Промптов А. Н. Очерки по проблеме биологической адаптации воробьиных птиц. 1956.
- Пшоник А. Т. В кн.: Научн. конф. физиол., биохим., фармак. Западно-Сибирск. объединения, Томск, 1957.
- Пышина С. П. Влияние адренокортикотропного гормона на высш. нервн. деят. собак. Совещание по вопросу эволюции физиологии нервной системы. Тез. докл., Л., 1956.
- Рогинский Г. З. Навыки и зачатки интеллектуальных действий у антропидов (шимпанзе), 1948.
- Рожанский Н. А. Уч. зап. Рост.-на-Дону ун-та, 1940.
- Рожанский Н. А. В кн.: Физиология нервных процессов, АН УССР, 1955.
- Рожанская Е. Н. Тез. сообщения на X конф. филиала (об-ва физиологов) Юга РСФСР. Ростов-на-Дону, 1951.
- Ройтбак А. И. Биоэлектрические явления в коре больших полушарий. Тбилиси, 1955.
- Рулье К. Ф. Избранные биологические произведения, М., 1954.
- Русецкий И. И. Клиническая невроvegetология, Медгиз, 1950.
- Савватеев В. Б. Журн. общ. биол., 1957, т. XVIII, № 4.
- Савватеев В. Б. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1957а, т. 44, № 11.
- Сахаров Г. П. Методология патологии, 1935, 2-е изд.
- Сворад Д., Р. Томашек, П. Фрич. Чехословацкая физиология, 1956, т. 5, л. 2.
- Северцов С. А. Проблемы экологии животных. 1, М., изд-во АН СССР, 1951.
- Секретарева Т. В. В сб.: Условные рефлексы, Тр. Воронежского мед. ин-та, т. 14, 1948.
- Синюхин А. М. Журн. общ. биол., 1958, т. XIX, № 5.
- Сиротин Н. Н. Арх. патол., 1953, № 5.
- Слоним А. Д. Тр. научн. совещ. по проблемам физиологии и патологии пищеварения АН СССР, М.—Л., 1954.
- Слоним А. Д. В кн.: Материалы I конференции физиологов, биохимиков и фармакологов Средней Азии и Казахстана, Ташкент, 1958.
- Соллертинская Т. Н. Докл. АН СССР, 1956, т. 111, № 6.

- Соллертинская Т. Н. Докл. АН СССР, 1957, т. 112, № 1.
- Соллертинская Т. Н. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- Соллертинская Т. Н. В сб.: Исследования по эволюции нервной деятельности, Л., 1959.
- Сперанский А. Д. Элементы построения теории медицины. Изд. ВИЭМ, 1935.
- Сперанский А. Д. Арх. биол. наук, 1937, № 2—3.
- Станишевская Н. И. Журн. высш. нерв. деят., 1957, т. VII, вып. 5.
- Стельмах Л. Н. О становлении ориентировочной реакции и о динамике внешнего торможения в онтогенезе у собак. Автореф. дисс. канд. мед. наук, Л., 1955.
- Студенцов. Цит. по Крушинскому Л. В. Успехи совр. биол., 1949, т. XVIII, вып. 1/4.
- Тепляков В. 6-я научная студенческая конференция, посвященная XI съезду ВЛКСМ. Тез. докл., Воронеж, 1949.
- Тимофеев Н. Н. Физиол. журн. СССР, 1955, т. XLI, 2.
- Тимофеев Н. Н. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, 1956.
- Тимофеев Н. Н. Физиол. журн. СССР, 1957, т. XLI, № 3.
- Тимофеев Н. Н. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии и патологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- Тимофеев Н. Н. Тез. докл. на II научн. совещ. по проблемам эволюционной физиологии, Л., 1959.
- Томинг Ы. М. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности, Л., Медгиз, 1955.
- Топоркова Л. А. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1957, т. 43, № 4.
- Третьякова О. В. О подвижности нервных процессов и ее тренируемости у рыб, рептилий и птиц. Автореф. дисс., Л., 1953.
- Турыгина А. В. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- Тюмянцев Н. Ф. Тр. 4-го Всесоюзн. съезда физиологов. Тез. и реф. докл. М.—Л., 1930.
- Фанарджан В. В. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности, Л., Медгиз, 1955.
- Фанарджан В. В. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- Фанарджан В. В. К сравнительной физиологии следовых условных рефлексов. Автореф. дисс., Л., 1958а.
- Фан Тань-ци. Сравнительный анализ физиологической роли серотонина в нервной системе. Автореф. дисс., Л., 1959.
- Физиология человека в пустыне. Сб. под ред. Э. Адольфа. М., Изд. ин. лит., 1952.
- Федоров В. К. Тр. ин-та физиологии АН СССР, 1956, 5.
- Федотов Ю. П. Труды Ижевского мед. ин-та, 1951, т. X.
- Франкштейн. Проблемы реактивности в патологии. Медгиз, 1954.
- Фролов Ю. П. Тр. физиол. лаборат. им. И. П. Павлова, 1925.
- Фролов Ю. П. Успехи совр. биол., 1938, т. 8, вып. 2.
- Фролов Ю. П. Вопросы филос., 1958, № 4.
- Фролькис В. В. Физиологическая характеристика рефлексов на сердечно-сосудистую систему. Автореф. дисс. докт. наук, Киев, 1958.
- Хильми Г. Ф. Вопросы филос., 1957, 4.
- Худорожева А. Т. Журн. высш. нервн. деят., 1954, т. 4, № 1.
- Цао Сяо-дин. Физиол. журн. СССР, 1958, т. XLIV, № 11.
- Ценина В. С. В кн.: Условные рефлексы. Тр. Воронежского мед. ин-та. т. 14, 1948.
- Цитович И. С. Происхождение и образование натуральных условных рефлексов. Дисс., СПб., 1911.
- Цуге Х. В сб.: Проблемы физиологии центральной нервной системы, М.—Л., Изд. АН СССР, 1957.
- Цуге Х., Шимаи К. Кога. Физиол. журн. СССР, 1957, т. XLIII, № 9.

- Чайка Т. В. Экспериментальные и патолого-анатомические исследования о морфологии алиментарного истощения. Дисс. д-ра, Л., 1956.
- Чайлахян Л. М. Журн. высш. нервн. деят., 1957, т. VII, вып. 5.
- Черниговский В. Н. Афферентные системы внутренних органов. Изд. ВММА, Киров, 1943.
- Черниговский В. Н. Вестн. АН СССР, Медгиз, 1959, т. 4.
- Чернова Н. А. Тр. ин-та физиологии им. И. П. Павлова, 1953, т. II.
- Черномордиков В. В. Журн. высш. нервн. деят., 1958, т. VIII, вып. 1.
- Чинка И. И. Тр. ин-та физиологии им. И. П. Павлова, 1953, т. 2.
- Чинка И. И. Развитие различных форм коркового торможения, дисс., Л., 1954.
- Шамова О. К. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- Шестакова Г. С. Изв. АН СССР, 1950, серия биол., № 4, 57.
- Шефер Д. Г. Рентгеновские лучи и центр. нервная система. Арчериздат. Ростов-на-Дону, 1936.
- Широкий В. Ф. Проблема качества химического раздражения. Сталинград, 1950.
- Шляфер Т. П. Бюлл. exper. биол. и мед., 1956, 4.
- Шляфер Т. П. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, Л., 1958.
- Шляфер Т. П. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии и патологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- Штырева Н. М. и Станкевич Н. В. Проблема реактивности в патологии. Медгиз, 1954.
- Эдельштейн А. Невропатология и психиатрия, 1948, т. XVII, № 2.
- Экклс Дж. Физиология нервных клеток. Изд. ин. лит., 1959.
- Ющенко А. А. Тр. II Всесоюзн. съезда физиол., 1926.
- Яворская К. Я. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- Яковлева В. В. Журн. высш. нервн. деят., 1951в.
- Яковлева М. И. Ежегодник ИЭМ АМН СССР, 1957.
- Яковлева М. И. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- Яковлева М. И. и Т. М. Загорулько. В сб.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности, Л., ИЭМ, 1958.
- Яковлева М. И. Исследование по эволюции нервной деятельности. Л., 1959.
- Яновский М. В. Полн. собр. тр., т. III, 1949.
- Adrian E. D. Nature 1954, 174, 4440, 1033—1034.
- Allee W. C., Park O., Emerson A., Park Th., Schmidt K. Principles of Animal Ecology, 1950.
- Armstrong E. A. В симп.; Physiological mechanisms in animal behaviour. Cambridge, 1950, 361—384.
- Aschoff Naturwissenschaften, 1954, 41, 3.
- Banks A. L. Med. Press, 1955, 234, 10, 227—229.
- Barnett S. A. Science News, 1954, 33.
- Bates Ecology, 1958, 38, 1.
- Bews J. W. Human Ecology, 1953.
- Bishop D. W., Brown F. A., Th. L. Jahn, C. L. Prosser, V. J. Wulff. Comparative Animal Physiology, 1950.
- Bodenheimer F. S. Acta med. orient, 1953, 12, 1—12.
- Boring E. G. Sensation and perception in the history of Experimental psychology, New-York, 1942.
- Boycott B. B. a. Young J. K. В симп.: Physiological mechanisms in animal behaviour. Cambridge, 1950.
- Bramstedt F. Z. f. vergl. Physiol., 1935, 22, 490.
- Burnet F. M. Austral. J. Sci., 1957, 19, 3a, 9—16.
- Cochran R. Ohio conservat. Bull., 1956, 20, 11, 4—5, 32.
- Cos M. Bull. Soc. Sci. Liege, 1933, 4—5, 194—199; 6—7, 246—250.

- Dabrowska J. T. *biolog.*, 1956, 4, 77.
- Dice L. R. *Man's nature and nature's man. The ecology of human communities.* Ann. Arbor. Univ. Michigan Press., 1955.
- Dykman R. A., Shurrager P. S. *J. Compar. and Physiol. psychol.*, 1956, 49, 1, 27—35.
- Eccles J. C. *The neurophysiological basis of mind. The Principles of Neurophysiology*, 1953.
- Eibl-Eibesfeldt I. *Naturwiss. Rundschau*, 1956, 9, 4, 136—142.
- Essex H. E. *Amer. J. Physiology*, 1955, 183, 3, 583—590.
- Feichner W. N. a. Holder E. J. *Expt. Psychol.*, 1952, 44, 170—178.
- Ferris E. D. a. Yeakel E. J. *Comp. Psychol.*, 1942, 35, 73—80.
- Forbes A., S. Burleigh a. M. Neyland. *J. Neurophysiol.*, 1955, XVIII, 6.
- W. H. Gantt M. D. *Experimental basis of neurotic Behaviour*, New-York, 1944.
- W. H. Gantt M. D. *The physiological basis of psychiatry. The Conditioned Reflex*, 1953.
- Gerard R., Young J. *Proc. Roy. Soc. Biol.*, 1951, 122, 137, 343—353.
- Gilsanz V. *Rev. Clin. espanola*, 1953, 50, N 1/2, 62—67.
- Griffiths W. *Amer. J. Psychol.*, 1947, 149, 1, 135—141.
- Hasegawa J. *Hirosima Med. Assoc.* 1956, 9, 9, 65—75.
- Hilgard E. R. a. Marquis D. G. *Conditioning and learning* New York, 1940.
- Hull C. L. *Principles of behavior*, New York, 1943.
- Hunt E. L. *J. of Compar. and Physiol. Psychol.*, 1949, 42, 2, 107—117.
- Huntsman A. G. *Trans. Roy. Canad. Inst.*, 1954, 30, 2, 131—141.
- Kartman L. *Amer. Scientist.*, 1956, 44, 3, 296—301.
- Kellog W. H. J. *Exp. psychol.*, 1947, 37, 263—265.
- King J. *Ecology*, 1956, 37, 2, 221—228.
- Klaauw C. J. *Proc. Koninkl. Nederl. akad. wetensch.* 1954, 57, 4, 390—401.
- Knoll J., Klemen K., Knoll B. *Acta physiologica academiae scientiarum Hungaricae*, 1955, VIII, fasc. 3—4, 369—388.
- Knoll J. *Acta physiologica academiae scientiarum Hungaricae*, 1956, X, fasc. 1, 89—100.
- Knoll J. *Acta physiologica academiae scientiarum Hungaricae*, 1957, XII, fasc. 1—3, 65—72.
- Leake Ch. D. *Science*, 1956, 124, 3221, 528—529.
- Lehrman D. C. *Annual Review of Physiology*, 1956, 18.
- Lenz F. *Naturwiss. Rundschau*, 1954, 7, 8.
- Liddell H. S., James W. T. a. O. D. Anderson. *The comparative physiology of conditioned motor reflex*, 1948.
- Lorenz K. *Natur and volk*, 1954, 84, 9, 285—295.
- Lorenz K. *J. Ornith.*, 1935, 83, 137—213.
- Lorenz K. В смнп.: *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*. Paris, 1956, 51.
- Malmo R. B. *Annual review of Physiology*, 1954, 6, 371—390.
- Mason H. L., Langenheim J. H. *Ecology*, 1957, 38, 2, 325—340.
- Melzack R. J. *Compar. and Physiol. Psychol.*, 1954, 47, 2, 166—168.
- Morell a. Ross. *Arch. Neurol. a. psych.*, 1957, 70, 11.
- Moulton J. M. *Biol. Bull.* 1956, III, 3, 393—398.
- Neuwirth R. *Angew. Meteorol.* 1956, 2, 10, 311—317.
- Pentin K. В смнп.: *Physiological mechanisms in animal behaviour*, Cambridge, 1950.
- Placidi L. *Maroc. med.*, 1953, 32, 342, 1212—1230.
- Prechtl H. F. R. *Naturwissenschaften* 1952, 39, 140—141.
- Prechtl H. F. R. *Behaviour* 1953, 5, 32—50.
- Reiter R. *Dtsch. Med. Wochenschr.* 1954, 79, 29—30.
- Rensch H. *Kosmobiologie*, 1957, 23, N 5, 65—66.
- Rensch B., Altevogt R. *Z. Tiersychol.*, 1953, 10, 1, 119—134.
- Rheinberger M. B. a. Jasper H. H. *Amer. J. Physiol.*, 1937, 119, 186—196.
- Roeder K. D. *Insect Physiology*, New York, 1953.
- Roeder K. D. *Scientific monthly*, 1955, 80, 6, 362—370.

- Sauer E. G. F. *Scientific american*, 1958, 199, 2, 42—48.
Schneider D. Z. *vergl. Physiol.*, 1954, 36, 2, 147—164.
Sarosiek J. *Kosmos*, Warszawa, 1955, 4, 2, 265—273.
Selye H. *The Stress of Life*, New York, 1956.
Servit Z. *Laklady evolucni pathologie epilepsie*. Wakladatelstvi československé akademie věd. Praha, 1958.
Sherrington C. S. *The integrative action of the nervous system*. Cambridge University Press, 1906.
Sherrington C. S. *The Brain and its mechanisms*. London, 1934.
Shurrager P. S. a. Culler E. 1940. *J. Exptl. Psychol.*, 26, 133—159.
Simonson E. *Circulation* 1959, 19, 481—485.
Spann W. *Dtsch. Med. Wochenschr.*, 1957, 82, 6, 251—254.
Stechow E. N. *Jahrb. Geol. u. Paläontol. Monatsch.* 1954, 4.
Svorad D. *Českosl. fysiolog.*, 1954, 3, 4, 368—377.
Svorad D. *Physiologia Bohemoslovenica*, 1955, IV, fasc. 2.
Tinbergen N. *The study of instinct*. Oxford, 1951.
Thorpe W. H. *Advancement Sci.*, 1956, 13, 50, 42—55.
Travis L., Milisen R. J. *Genet. Psychol.*, 1936, 49, 405.
Tucker R. *Acta anat.* 1953, 19, 1, 51—60.
Tuge H., Ochaial H. *Sci. Reports. Tohoku Univ.*, 1956, Ser. 4, 22, 1, 21—28.
Tuge H., Shima I., Koga K. *Sci. Reports, Tohoku. Univ.*, 1956, Ser. 4, 22, 2, 115—136.
Uexkull Ch. *Arztl. Wochenschr.*, 1958, 13, 28, 613—618.
Ullrich J. *Angrew. Bot.*, 1956, 30, 4—5, 120—124.
Verplank W. S. *Science*, 1955, 121, 3137, 189—190.
Weidmann U. Z. *Tiersychol.*, 1956, 13, 2, 208—271.
Wiess K. *Arch. neurol. a. psych.*, 1955, 75, 2.
Wever F. G. a. Vernon J. A. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1956, 42, 4, 213—220.
Wohlfahrt T. Z. *vergl. Physiol.*, 1957, 39, 4, 418—431.
-

О Г Л А В Л Е Н И Е

Введение	3
Глава I. О роли качества раздражителей	9
Глава II. Экологическая физиология нервной деятельности	21
Глава III. Об эволюции тормозного и возбуждательного процессов	52
Глава IV. Сравнительная патология невротических состояний	82
Глава V. Экологический подход в сравнительной патологии	95
Глава VI. Проблемы экологии человека	114
Заключение	125
Литература	133

БИРЮКОВ ДМИТРИЙ АНДРЕЕВИЧ

Экологическая физиология
нервной деятельности

Редактор **В. П. МИХАЙЛОВ**

Художественный редактор **А. Д. Бухаров**

Техн. редактор **М. С. Рулева** Корректоры **С. П. Сомов** и **Р. И. Гольдина**
Переплет художника **О. П. Андреева**

Сдано в набор 26/V 1960 г. Подписано к печати 13/VII 1960 г. Тираж 4000 экз.
Формат бум. 60×92¹/₁₆. 4,5 бум. лист. 9 печ. лист. 10,09 учетно-издат. лист. Заказ № 1039
М-31435 Цена 5 руб. 5 коп. + 2 руб. переплет.

Лен. отд. Медгиза, Ленинград, Невский пр., 28.

Типография № 4 УПП Ленсовнархоза. Ленинград, Социалистическая, 14.

F. C. O. B. Co.

C. 111 1861 15-17 1861