

57  
А.32

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР  
ОБЪЕДИНЕННЫЙ СОВЕТ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

---

ФИЛППОВА А. Г.

**Влияние мышечной деятельности  
на биологически разнородные  
двигательные условные рефлексы**

**Автореферат**  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

КИЕВ - 1968

ФИЛИПОВА А. Г.

**Влияние мышечной деятельности  
на биологически разнородные  
двигательные условные рефлексы**

**Автореферат**

**диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук**

Работа выполнена в Институте физиологии им. А. А. Богомольца АН УССР (директор — чл.-корр. АН СССР и АН УССР П. Г. КОСТЮК).

**Научные консультанты:**

Академик АН УССР **Г. В. ФОЛЬБОРТ.**

Доктор биол. наук, профессор **А. Е. ХИЛЬЧЕНКО.**

Диссертационная работа изложена на 394 страницах машинописи и состоит из введения, обзора литературы (одна глава), описания методик исследования двигательных условных рефлексов у собак (одна глава), изложения результатов собственных исследований (5 глав), обсуждения полученных данных и выводов. В тексте приводится 10 таблиц и 8 диаграмм и графиков. Прилагается альбом с рисунками.

**Официальные оппоненты:**

Доктор мед. наук, проф. П. В. БИРЮКОВИЧ.

Доктор биол. наук, проф. П. Д. ХАРЧЕНКО.

Доктор мед. наук, проф. Н. И. ПУТИЛИЦ.

Защита состоится на заседании Объединенного Совета биологических наук АН УССР (Киев, ул. Владимирская, 54) *в начале ноября* 1968 г.

Автореферат разослан *с 17 сентября 1968 г.*

Отзывы на автореферат просьба направлять по адресу: Киев, ул. Владимирская, 54, комн. 61, Объединенный Совет биологических наук АН УССР.

328728

Центральная научная  
БИБЛИОТЕКА  
Академии наук Киргизской ССР

Важная роль мышечной деятельности в жизни человека и высших животных, сложные изменения, вызываемые ею в организме, тесная взаимозависимость функций нервной и мышечной систем обусловили большой интерес к изучению ее закономерностей.

Основное значение мышечной деятельности состоит в том, что она обеспечивает активное воздействие организма на окружающую среду. Особая роль мышечной деятельности в жизни человека определяется тем, что она является физиологической основой трудовой деятельности.

Функция мышечной системы, наряду с нервной системой, сильно изменяется в процессе индивидуального развития организма. Развиваясь и совершенствуясь под влиянием нервной системы, мышечная система способствует совершенствованию самой нервной системы.

Мышечная деятельность сложна и многообразна. Особой тонкостью и выразительностью отличаются двигательные акты человека, что связано, в частности, с участием в их формировании второй сигнальной системы.

В бодрствующем организме мышечная система функционирует почти непрерывно, и все процессы в нем осуществляются в это время в условиях активного состояния этой системы. И. П. Павлов, оценивая работу клеток двигательного анализатора, указывал, что афферентная клетка работает больше других, так как «Кто говорит, ходит, тот постоянно работает этими клетками», и далее «...а когда я живу, то двигаюсь постоянно» (Среды, т. 2, 1949, с. 483).

Значение мышечной системы для организма и взаимоотношения между мышечной и нервной системами впервые проанализировал И. М. Сеченов. Он весьма образно сформулировал положение о том, что внешние проявления мозговой деятельности сводятся к мышечным движениям. Его замечательные высказывания о двойственной функции мышцы (ра-

бочий орган и орган чувств — анализатор времени и пространства) получили развитие и экспериментальное подтверждение в современных исследованиях.

Начало систематическому исследованию нервных механизмов сложных форм двигательной деятельности высших животных и человека положили И. М. Сеченов, В. М. Бехтерев, И. П. Павлов, А. А. Ухтомский, Ч. Шеррингтон. Затем оно продолжалось в лабораториях И. С. Бериташвили, В. П. Протопопова, П. С. Купалова, Н. А. Рожанского, О. С. Адрианова, П. К. Анохина, Э. А. Асратяна, Э. Г. Вацура, Л. Г. Ворокина, Л. С. Гамбаряна, С. А. Саркисова, Г. В. Скипина, В. К. Федорова, Н. А. Шустина, Ю. Антала, Э. Г. Гутманна, Ю. Конорского и др. Благодаря этим исследованиям были открыты основные нервные механизмы двигательной деятельности, собран большой материал о структуре и функции двигательного анализатора. В последние годы, в связи с интенсивным исследованием корковой части двигательного анализатора, возникли разногласия в оценке значения классических условных рефлексов для формирования двигательных навыков. Так, Ю. Конорский и его сотрудники полагают, что основу двигательных навыков составляют лишь инструментальные условные рефлексы, механизм которых якобы имеет принципиальное качественное отличие от механизма классических условных рефлексов. Эти утверждения, противоречащие основным положениям учения о высшей нервной деятельности, подвергаются серьезной критике со стороны ряда ученых (Э. А. Асратян, Д. Мартин (Куба), Цугу Хидеоми, Юки Така Канаэма, Набуро Сакано), которые полагают, что, несмотря на некоторую специфичность инструментальных условных рефлексов, их нервный механизм в принципе не отличается от такового классических рефлексов.

Исследование влияния мышечной деятельности на корковые процессы человека и животных было начато в 20-х годах нашего столетия, что совпало с началом широкой разработки теоретических основ физиологии труда. Исследования сотрудников В. М. Бехтерева (1926), затем К. М. Быкова (1929—1955), Н. К. Верещагина (1952—1963), А. Н. Крестовникова (1955), а также А. А. Аскиазий (1957, 1960), Э. Н. Вирюковой (1952, 1958), Ю. И. Данько (1955—1963), В. А. Нови (1954—1963), Л. П. Павловой (1957), Д. В. Шмуляна (1956, 1957) и др. показали, что мышечная работа человека оказывает значительное, однако не всегда однородное влияние на условные рефлексы. Наиболее разнообразно изменяются двигатель-

ные условные рефлексы, что связано с рядом причин. Некоторые авторы отмечают трудность изучения у человека двигательных условных рефлексов.

В экспериментах на собаках подробно изучалось влияние мышечной деятельности на слюнные условные рефлексы (К. М. Быков, С. Н. Выржиковский и И. С. Александров, 1927; Г. Ю. Гринберг, 1928; И. С. Александров, 1929, 1932; А. В. Риккль, 1930; В. В. Строганов, 1930; Е. А. Маркова, 1933; Н. А. Шустин, 1946; А. М. Воробьев и Т. И. Зайцева, 1955; И. Н. Черняков, 1955, 1960). Полученные при этом данные, в общем, сводятся к следующему: небольшая работа приводит к увеличению условных рефлексов, а тяжелая — к уменьшению.

Двигательные условные рефлексы при мышечной деятельности у животных исследованы очень мало. М. Р. Могендович (1956, 1957) изучал влияние статической, а Ю. Антал и П. Дуда (1961) и динамической нагрузки на двигательные оборонительные условные рефлексы. К. С. Абуладзе (1927) исследовал влияние динамической нагрузки на двигательные пищевые условные рефлексы (побежка собаки к кормушке). Данные этих авторов не совпадали.

Сложные многокомпонентные двигательные условные рефлексы при мышечной деятельности у животных не изучались. Не сопоставлялись изменения под влиянием мышечной деятельности биологически разнородных двигательных условных рефлексов.

Таким образом, сложный вопрос о влиянии мышечной деятельности на высшую нервную деятельность животных в основном решался путем исследования слюнных условных рефлексов. Это следует считать явно недостаточным и, прежде всего, потому, что изменения слюнных условных рефлексов могут не совпадать с характером изменений рефлексов, отличающихся по своему значению, сложности и эффекторному проявлению. Изменения слюнных условных рефлексов не отражают состояния двигательного анализатора, так как его клетки и клетки пункта представительства в коре слюнных рефлексов различными путями и в различной степени вовлекаются в активное состояние при мышечной деятельности. О функционировании корковой части двигательного анализатора во время мышечной деятельности можно судить по изменению двигательных условных рефлексов, непосредственно отражающих его состояние, а они в эксперименте на животных исследованы недостаточно.

Важная роль двигательного анализатора в интегрировании всей коры мозга, с одной стороны, и сравнительно малая изученность функционирования его корковой части, особенно в условиях различной активности, с другой, указывают на необходимость дальнейших исследований в этом направлении.

Мы поставили перед собой задачу исследовать состояние корковой части двигательного анализатора во время мышечной деятельности. С этой целью мы исследовали: влияние двигательной деятельности и статического напряжения на биологически разнородные двигательные (оборонительные и пищевые) условные рефлексы у собак, на условные рефлексы различной сложности (классические и инструментальные), зависимость изменения тех и других условных рефлексов от типологических особенностей и исходного состояния нервной системы животных, от повторности мышечной деятельности; сопоставили изменения двигательных условных рефлексов во время мышечной деятельности и после ее прекращения (в период восстановления).

В целях выяснения степени корреляции изменений во время мышечной деятельности в двигательной и вегетативной сферах сопоставляли: изменения слюнного и двигательного компонентов пищевого условного рефлекса, а также изменения двигательных (оборонительных и пищевых) условных рефлексов и ЭКГ. Учитывая разногласия по вопросу о механизме классических и инструментальных условных рефлексов, мы, кроме того, подробно исследовали их формирование (сопоставили сроки выработки положительных условных рефлексов и дифференцировок, прочность тех и других), изменения под влиянием кофеина.

#### Методика исследований

Двигательные оборонительные и двигательные пищевые (пищедобывательные инструментальные) условные рефлексы вырабатывались в одной и той же обстановке, с соблюдением одинаковых условий. У большинства животных те и другие вырабатывались в разное время и затем исследовались в разных сериях опытов, а у двух собак, кроме того, и в одних и тех же опытах. При выработке как оборонительных, так и пищедобывательных условных рефлексов мы не придерживались стереотипа. Условные раздражители включались в разную последовательность и с разными интервалами. Двига-

тельные оборонительные условные рефлексы (отдергивание задней лапы) вырабатывались по методике В. П. Протопопова, на звонок, метроном — 120 ударов в минуту, мигающий свет, пассивное сгибание передней лапы, а дифференцировка — на зуммер и метроном — 60 ударов. Электрокожное раздражение (длительностью не более одной секунды) вызывало движение только задней лапы. После упрочения условных рефлексов подкрепление применялось редко — главным образом в случае их угасания.

Пищедобывательные (инструментальные) условные рефлексы в виде нажатия передней лапой на педаль кормушки, установленной перед собакой, вырабатывались на метроном — 120 ударов в минуту, свет красной лампы, а дифференцировка — на метроном — 60 ударов. Подкрепление (кусочки мяса из рациона собаки) подавалось автоматически через отверстие в педали, в момент ее опускания. У одной собаки, кроме двигательной реакции, регистрировали и слюнную реакцию.

Исследование проведено на 15 собаках с различными типологическими особенностями. Мы не ставили специальных опытов с целью детального определения типа нервной системы животных, а в процессе работы проводили испытания, которые позволили составить отчетливое представление о силе возбуждательного и тормозного процессов и их соотношении у каждой из собак.

Исследовались изменения двигательных условных рефлексов под влиянием: двигательной деятельности — кратковременного бега в топчаке (в течение 10—30 минут, со скоростью от 3,5 до 10 км/час), длительного бега (в течение 60 и 120 минут с такой же скоростью), длительного бега (с такой же скоростью в течение 60—210 минут с грузом на спине, составляющим от 30 до 80% веса собаки), статического напряжения (стояния в течение такого же времени с грузом в пределах 25—90% веса собаки). Собаки помещались в изолированной от экспериментатора комнате. Они были хорошо обучены бегу и совершали его без принуждения.

Условные рефлексы и ЭКГ регистрировались: во время стояния с грузом и в разные сроки (на протяжении от 30 до 180 минут) после снятия груза и окончания бега. До и после тяжелой мышечной деятельности собак взвешивали и измеряли у них ректальную температуру.

Полученные данные были подвергнуты экспериментальному анализу с применением фармакологических веществ.

## Результаты исследований

Показано, что влияние мышечной деятельности на двигательные условные рефлексы, при прочих равных условиях, определяется в значительной мере как типологическими особенностями нервной системы животных, так и биологическим качеством условных рефлексов. У каждой из собак, независимо от ее типологических особенностей, двигательные оборонительные условные рефлексы изменялись иначе, чем пищеводобывательные. Это различие отчетливо проявлялось при выполнении как легкой, так и тяжелой мышечной деятельности. Различия в изменении однородных условных рефлексов у животных разного типа нервной системы наиболее отчетливо обнаруживались при тяжелой мышечной деятельности. У животных разного типа нервной системы между двигательными оборонительными и двигательными пищевыми условными рефлексами устанавливались во время мышечной деятельности неодинаковые соотношения.

Под влиянием кратковременного бега двигательные оборонительные условные рефлексы изменялись у всех (10) собак. У разных животных изменения отмечались в разном количестве опытов (в пределах от 10 до 100% проведенных на каждом из них). Эти изменения в большинстве опытов были нерезкими, непродолжительными (в течение 5—10 минут) и неоднородными. У одних и тех же собак в разных опытах можно было наблюдать как увеличение (высоты и длительности) двигательной реакции, так и уменьшение ее. Зависимость изменений условных рефлексов от типологических особенностей животных выявлялась неотчетливо. Однако у собак сильного уравновешенного типа нервной системы условные рефлексы изменялись довольно однообразно — у одних в большинстве опытов не изменялись вовсе, у других слабо снижались. Дифференцировка у них не нарушалась, силовые отношения сохранялись. У собак слабого типа условные рефлексы чаще снижались, иногда у них нарушалась дифференцировка. У собак сильного неуравновешенного типа условные рефлексы изменялись в разных опытах более разнообразно. Дифференцировка в одних опытах ослабевала, в других — упрочивалась. Неодинаковые изменения условных рефлексов в разных опытах у одних и тех же собак мы связываем с различием исходного состояния их центральной нервной системы. Это было подтверждено результатами опытов, в которых бег животных осуществлялся в условиях заведомо измененного

функционального состояния их корковых клеток. Оказалось, что угашенные двигательные оборонительные условные рефлексы восстанавливаются под влиянием бега, а в случае повышения возбудимости корковых клеток (с помощью кофеина) бег вызывал у собак сильного уравновешенного типа более резкое, чем обычно, снижение оборонительных условных рефлексов.

Под влиянием кратковременного бега ЭКГ у большинства животных не изменялась. Лишь в отдельных опытах в течение короткого времени после окончания бега наблюдалось слабое увеличение  $T_{II}$ . У некоторых же собак сильного неуравновешенного и слабого типа в ряде опытов наблюдались значительные, иногда неоднородные, и не всегда соответствующие интенсивности бега изменения ЭКГ.

Под влиянием тяжелой мышечной деятельности у каждой из собак двигательные оборонительные условные рефлексы изменялись в повторных опытах однородно, но у собак разного типа нервной системы различия в изменении условных рефлексов были выражены очень сильно. Так, у собак сильного уравновешенного типа во время статической нагрузки двигательные оборонительные условные рефлексы снижались, особенно сильно в повторных опытах, когда они часто исчезали. Дифференцировка у них не нарушалась, силовые отношения извращались очень редко. Отсутствующие во время нагрузки условные рефлексы могли быть восстановлены кофеином до окончания нагрузки. После окончания даже самой тяжелой нагрузки оборонительные условные рефлексы восстанавливались в первые же секунды. Эти изменения условных рефлексов можно связать с развитием в корковых клетках во время мышечной нагрузки сильного тормозного процесса, который обрывал возбуждательный процесс, а после окончания нагрузки способствовал восстановлению их деятельного состояния.

У собак слабого типа во время статической нагрузки двигательные оборонительные условные рефлексы тоже снижались, а в повторных опытах исчезали. Временами у них возникали гипноидные фазы, растормаживалась дифференцировка. После прекращения нагрузки условные рефлексы восстанавливались медленно, с колебаниями, иногда это затягивалось на один-два дня. Можно полагать, что, по мере повторения тяжелой мышечной деятельности, у этих собак снижалась работоспособность корковых клеток. По этой причине условные раздражители становились сверхмаксимальными

ми для ослабленных корковых клеток и их воздействие приводило к запредельному торможению. Ввиду слабости, малой функциональной подвижности их корковых клеток, тормозной процесс приобретал инертный характер.

Двигательные оборонительные условные рефлексы, выработанные на проприоцептивный раздражитель (пассивное сгибание лапы), затормаживались во время статической нагрузки слабее, чем рефлексы, выработанные на экстероцептивные раздражители.

У собак сильного неуравновешенного типа нервной системы двигательные оборонительные условные рефлексы изменялись под влиянием тяжелой мышечной деятельности иначе, чем у названных выше животных. Во время статической нагрузки у одной собаки условные рефлексы сильно увеличивались, у двух — во многих опытах не изменялись или тоже увеличивались, а в отдельных опытах на короткое время снижались. У всех собак часто растормаживалась дифференцировка. В повторных опытах иногда появлялись признаки запредельного торможения. Вслед за окончанием нагрузки условные рефлексы во многих опытах снижались или исчезали. Дифференцировка упрочивалась. Восстанавливались условные рефлексы медленно, с колебаниями, примерно так же, как у собак слабого типа. Увеличение условных рефлексов во время тяжелой мышечной деятельности, по-видимому, обусловлено относительной слабостью тормозного процесса, присущего нервной системе этих собак. Их корковые клетки были не в состоянии развивать достаточно сильное торможение, способное противостоять возбуждательному процессу с тем, чтобы прервать его. Когда прекращался поток проприоцептивных импульсов, поддерживающих на высоком уровне возбуждательный процесс, условные рефлексы снижались или исчезали и затем восстанавливались медленно, с колебаниями.

Сразу после окончания тяжелой динамической нагрузки (бег с грузом на спине) двигательные оборонительные условные рефлексы изменялись у всех собак таким же образом, как и во время стояния с грузом.

Следовательно, изменения двигательных оборонительных условных рефлексов во время тяжелой мышечной деятельности, а также характер их восстановления после ее прекращения у собак разного типа нервной системы не совпадали. Не совпадали у них и изменения ЭКГ (таблица).

Тяжелая мышечная деятельность приводила к увеличению зубцов Р и Т, укорочению отрезка Р—Q, иногда QRS, умень-

Таблица  
Изменения двигательных оборонительных и пищедобывательных условных рефлексов и ЭКГ под влиянием мышечной деятельности у собак разного типа нервной системы

Тип нервной системы животных	Кратковременного бег				Статической нагрузки				ЭКГ
	Двигательные оборонительные	Пищедобывательные	ЭКГ	Во время нагрузки		Двигательные оборонительные	Пищедобывательные	После ее окончания	
				Двигательные оборонительные	Пищедобывательные				
Сильный	Изменяются несильно, несомненно, в одних опытах увеличиваются, в других уменьшаются. Дифференцировка сохраняется.	В ряде опытов исчезают на 1—3,5 минуты.	В большинстве опытов не изменяется. Иногда слабо увеличивается.	Всегда снижаются, и повторных опытах часто исчезают. Дифференцировка сохраняется.	В большинстве опытов не изменяются или увеличиваются. Дифференцировка иногда ослабевает.	Появляются после застоя груза.	Не изменяются или снижаются до истощения уровня.	Изменяется слабо. В основном увеличивается Т.	
Сильный неуравновешенный	Изменяются более резко и разнообразно. Дифференцировка в одних опытах упрочивается, в других ослабевает.	Исчезают на 1—3,5 минуты.	В ряде опытов изменяется сильно, несомненно и несколько увеличиваются нагрузки.	У разных собак или увеличиваются или снижаются. Бремя на короткой срок снижается. Дифференцировка часто ослабевает.	Всегда	Исчезают.	Появляются после застоя груза.	Изменяется в разных опытах разнообразно, иногда сильно, неадекватно величине нагрузки.	
Слабый	Изменяются несомненно, чаще снижаются. Иногда нарушается дифференцировка.	—	Также	Всегда снижаются, в повторных опытах часто исчезают. Дифференцировка иногда ослабевает.	—	—	Отсутствуют или остаются сниженными. Восстанавливаются медленно (иногда через 1-2 дня).	Также	

шению Q. Зубец T, будучи до нагрузки отрицательным, под ее влиянием иногда уменьшался или менял знак на положительный. Эти данные соответствуют тому, что наблюдали многие советские и зарубежные авторы при мышечной работе у людей. Однако в наших опытах характер изменений ЭКГ и частота их появления у животных разного типа нервной системы не совпадали. Так, у собак сильного неуравновешенного и слабого типа в повторных опытах наблюдались разнородные, иногда очень сильные и стойкие, не всегда адекватные величине нагрузки, изменения ЭКГ. В некоторых опытах эти изменения напоминали те, что возникают при перенапряжении сердечной мышцы у людей (Л. И. Фогельсон, 1948, 1951; С. П. Летунов, 1950—1960). У собак сильного уравновешенного типа нервной системы ЭКГ вообще отличалась большим постоянством и устойчивостью. Мы не наблюдали в ней отклонений от нормы даже во время очень тяжелой мышечной деятельности.

У собак сильного неуравновешенного и слабого типа нервной системы наблюдался параллелизм в сроках изменений двигательных оборонительных условных рефлексов и ЭКГ. Переход от покоя к нагрузке и от нагрузки к покою часто сопровождался не только снижением условных рефлексов, но и изменением ЭКГ (переходом T из положительной фазы в отрицательную). В некоторых опытах значительные изменения условных рефлексов и ЭКГ возникали лишь после окончания мышечной нагрузки. Условные рефлексы восстанавливались раньше, чем ЭКГ, что можно объяснить инертностью вегетативных процессов. Мы полагаем, что изменения ЭКГ и условных рефлексов в переходные моменты (от покоя к нагрузке и наоборот) происходят рефлекторным путем. Они обусловлены влиянием проприоцептивных импульсов (через двигательный анализатор) на вегетативные центры и осуществляются по типу моторно-висцеральных рефлексов (М. Р. Могендович). По нашим данным, в повторных опытах эти изменения возникают, в первую очередь, условно-рефлекторным путем. Так, внезапное нарушение стереотипа опыта (в период окончания нагрузки) приводит к значительным, стойким, иного характера изменениям ЭКГ, чем при стереотипном проведении опытов. Помещение собак после повторных нагрузок в обстановку опыта и особенно укрепление на спине сумки (без груза) вызывает такие же изменения ЭКГ, как и сама мышечная нагрузка. У собак сильного типа этот рефлекс более прочен, чем у собак слабого типа.

Экспериментальных данных об участии условно-рефлекторного механизма в изменении ЭКГ при мышечной деятельности и о соответствии этих изменений типологическим особенностям животных почти нет. Лишь М. С. Красновская (1961), так же как и мы, отметила различия в изменении ЭКГ под влиянием бега у собак сильного и слабого типа. Однако в условиях спортивной практики получены данные, указывающие на условно-рефлекторную природу предстартовых изменений сердечной деятельности, на связь реакций сердца на мышечную нагрузку с состоянием коры головного мозга человека, с типологическими особенностями его нервной системы (С. П. Летунов, 1941, 1950—1960; А. Н. Крестовников, 1950, 1953, 1955 и их сотрудники, а также И. А. Пеймер, 1952—1956 и др.). Что касается вопроса об условно-рефлекторной регуляции деятельности сердечно-сосудистой системы вообще (главным образом, кровяного давления, ритма и силы сердечных сокращений, ЭКГ), то ему посвящено большое количество исследований, списки которых приводят К. М. Быков (1947), Л. Я. Балонов (1959), А. Т. Пшоник (1949, 1952), А. А. Рогов (1951), С. И. Теплов (1954) и др.

Отмеченный нами параллелизм в изменении двигательных условных рефлексов и ЭКГ, зависимость изменений ЭКГ при мышечной деятельности от типологических особенностей нервной системы животных, возможность условно-рефлекторного воспроизведения изменений ЭКГ, подобных тем, что возникают при мышечной нагрузке, можно объяснить на основе данных о тесной анатомической и функциональной связи двигательной области коры с высшими вегетативными центрами, о широком перекрытии зон представительства вегетативных и соматических функций (Э. Ш. Айрапетьянц, 1949—1960; П. К. Анохин, 1959; Э. А. Асратян, 1938, 1956; В. М. Бехтерев, 1906; К. М. Быков, 1954; Л. И. Корейша, 1939, 1950, 1956; И. Т. Курцин, 1965; Н. И. Лагутина, 1965; Н. Д. Олефиренко, 1930; Э. С. Толмасская, 1964; В. Н. Черниговский, 1949, 1959—1961; О. Загер, 1962 и др.). В. Н. Черниговский приводит сведения о том, что висцеральные и соматические афферентные импульсы могут адресоваться к одним и тем же нейронам, обслуживающим и соматические и вегетативные системы. Возможно, что именно это обеспечивает быстрое включение вегетативных компонентов (в частности, сердечного) в систему условных рефлексов.

Согласно нашим данным, характер изменений ЭКГ, так же как и условных рефлексов, определяется не только интенсив-



ностью и повторностью мышечной деятельности, но в значительной мере типологическими особенностями и исходным состоянием нервной системы подопытных животных. Корреляция вегетативных и мышечных реакций, выявляющаяся при таких ситуациях, когда организм функционирует как единое целое, представляет закономерное явление, обусловленное деятельностью центральной нервной системы.

Иначе, чем двигательные оборонительные, изменялись у этих собак пищедобывательные условные рефлексы. Под влиянием кратковременного бега они изменялись довольно однородно, но не во всех опытах. Вслед за прекращением бега у разных собак в 15—100% опытов пищедобывательные условные рефлексы исчезали (на 1—3,5 минуты), иногда удлинялся их латентный период. Дифференцировка часто упрочивалась. Общая двигательная активность собак ослабевала. По окончании бега продолжительностью 60 и 120 минут пищедобывательные условные рефлексы исчезали чаще (у разных собак в 33—100% опытов) и на более длительный срок — иногда до 28 минут. Лишь у одной собаки сильного неуравновешенного типа они исчезали на меньший срок, чем после кратковременного бега. Иногда у нее растормаживалась дифференцировка.

Во время тяжелой статической нагрузки у собак сильного уравновешенного типа пищедобывательные условные рефлексы в большинстве опытов не изменялись. В некоторых опытах временами возникали гипноидные фазы. Во всех опытах условные рефлексы сохранялись до окончания нагрузки. По мере ее повторения изменения условных рефлексов не усиливались, а иногда даже ослабевали. У собаки слабой вариации сильного типа пищедобывательные условные рефлексы во время статической нагрузки увеличивались. Дифференцировка в ряде опытов растормаживалась. Иногда возникали гипноидные фазы. Общая двигательная активность собаки усиливалась. Эти данные указывают на усиление возбудительного процесса в двигательном анализаторе во время мышечной деятельности (таблица).

У собак сильного неуравновешенного типа нервной системы пищедобывательные условные рефлексы во время статической нагрузки полностью затормаживались — исчезали с момента помещения груза на спину собаке и отсутствовали все время, пока она стояла с ним. Безусловный пищевой рефлекс сохранялся. Собаки на педаль не нажимали, но брали пищу из рук экспериментатора. Через 10—15 секунд после

снятия груза условный рефлекс на метроном полностью восстановился, а на свет иногда восстанавливался несколько позже.

Таким образом, согласно приведенным в таблице данным, у каждой собаки, независимо от ее типологической принадлежности, биологически разнородные условные рефлексы изменялись под влиянием тяжелой мышечной деятельности различным образом. Соотношения, которые устанавливались между теми и другими рефлексами, не зависели от того, испытывались ли они в разных сериях опытов или же в одном и том же эксперименте. Сопоставление их в одном и том же опыте показало, что у собаки сильного неуравновешенного типа нервной системы во время стояния с грузом затормаживались пищедобывательные условные рефлексы и сохранялись двигательные оборонительные. Во время проверки последних собака стояла беспокойно, у нее возникали в большом количестве межсигнальные оборонительные реакции. У другой собаки во время статической нагрузки затормаживались двигательные оборонительные условные рефлексы и сохранялись пищедобывательные. Во время стояния с грузом и после его снятия оборонительный условный раздражитель иногда вызывал двойную реакцию — оборонительную и пищевую, а чаще — лишь пищевую. Следовательно, у этих собак во время мышечной нагрузки возникали антагонистические отношения между биологически разнородными двигательными условными рефлексами, причем у каждой из них эти отношения были различными — у одной затормаживались пищедобывательные и не изменялись двигательные оборонительные условные рефлексы, у другой — затормаживались оборонительные и не изменялись пищедобывательные. Полученные нами на этих и других собаках данные указывают на то, что характер соотношений, складывающихся во время мышечной деятельности между двигательными оборонительными и пищедобывательными условными рефлексами, в значительной мере определяется типологическими особенностями нервной системы животных.

Согласно нашим данным, влияние мышечной деятельности (легкой и тяжелой) на двигательные — оборонительные и пищевые — условные рефлексы не столь однообразно, как это наблюдается в отношении слюнных условных рефлексов. По данным многих авторов, между характером изменений слюнных условных рефлексов и интенсивностью мышечной нагрузки существует прямая зависимость. Легкая нагрузка приводит к увеличению условных рефлексов, тяжелая — к их умень-

шению. Для двигательных — пищевых и оборонительных — условных рефлексов такой зависимости в пределах одного и того же вида нагрузки мы установить не могли. Изменения этих рефлексов в очень большой степени соответствовали типологическим особенностям и исходному состоянию нервной системы животных. Возможно, что неоднородность изменений двигательных условных рефлексов, по сравнению со слюнными, обусловлена функциональными особенностями клеток двигательного анализатора, их большей подвижностью, большей работоспособностью. Имеет значение и то обстоятельство, что двигательные клетки непосредственно вовлекаются в активное состояние при мышечной деятельности, а влияние ее на клетки коркового представительства слюнных рефлексов опосредовано функционированием клеток двигательного анализатора.

Наблюдавшееся многими авторами во время статической нагрузки торможение слюнных, а по данным М. Р. Могендовича и П. Дуды, двигательных оборонительных условных рефлексов, в отношении пищедобывательных и двигательных оборонительных условных рефлексов, нами было подтверждено не у всех животных. Во время статической нагрузки мы наблюдали у собак сильного уравновешенного и слабого типа нервной системы торможение двигательных оборонительных условных рефлексов, а у собак сильного неуравновешенного типа — лишь пищедобывательных. При этом торможение тех и других рефлексов развивалось одинаковым образом. Под влиянием повторных мышечных нагрузок (независимо от их тяжести) условные рефлексы затормаживались сильнее. Литературные данные о влиянии повторных нагрузок на условные рефлексы противоречивы. Н. К. Верещагин, И. П. Разенков, М. Р. Могендович, И. Н. Черняков, П. Дуда при повторении мышечной работы наблюдали ослабление ее тормозящего влияния, а И. С. Александров, А. В. Риккль, Н. А. Шустин — его усиление. Последнее подтверждается и нашими исследованиями.

Мы полагаем, что усиление тормозящего влияния повторной мышечной нагрузки можно объяснить следующим образом. Снижение условных рефлексов во время нагрузки происходит за счет внутреннего торможения, которое вырабатывается постепенно, по мере повторения нагрузки, условнорефлекторным путем. В начальных опытах торможение возникает на последнем этапе нагрузки под воздействием физиологических и биохимических сдвигов, которые вызывает мышечная

деятельность в организме вообще и в клетках центральной нервной системы, в частности. При повторении нагрузки с этим состоянием связывается влияние комплекса раздражителей, сопутствующих нагрузке. В их число в качестве основного компонента входит раздражение проприоцепторов в момент помещения груза на спину собаке. В повторных опытах груз играет двойную роль — условного и безусловного раздражителей, причем по мере повторения опытов влияние его, как условного раздражителя, упрочивается. Оно проявляется с первых моментов нагрузки и до известного предела не зависит от ее интенсивности. В повторных опытах снижение условных рефлексов наступает в более ранние сроки нагрузки, чем в начальных. Влияние груза, как безусловного раздражителя, подкрепляющего многокомпонентный условный раздражитель, продолжается все время, пока животное стоит с ним. Оно не всегда одинаково и в какой-то мере зависит от его веса. Мы наблюдали, что после многократного повторения тяжелой нагрузки уменьшенный груз вызывает в первые секунды столь же резкое снижение условных рефлексов, как и более тяжелый. При этом у собак сильного уравновешенного типа нервной системы условные рефлексы остаются заторможенными до прекращения нагрузки, а у собак слабого и сильного неуравновешенного типа торможение может ослабевать до этого срока. По-видимому, при уменьшении подкрепления корковые клетки этих собак не могут поддерживать до окончания нагрузки торможение, возникшее в ее начале условнорефлекторным путем. Эти данные не согласуются с мнением ряда авторов о том, что при мышечной нагрузке охранительное торможение возникает в третьей фазе, в результате развившегося утомления. По-видимому, так обстоит дело не всегда. В повторных опытах торможение может возникать условнорефлекторным путем в первые секунды нагрузки, т. е. задолго до развития утомления. Здесь оно действительно играет охранительную роль в отношении корковых клеток — обрывает возбуждательный процесс в начале нагрузки, а после ее прекращения способствует быстрому восстановлению их функции. Только так можно объяснить тот поразительный факт, что после трехчасового стояния с грузом, равным 80—90% веса животного, условные рефлексы восстанавливались в первые же секунды после его снятия. Этим же можно объяснить и хорошую переносимость этими животными многократно повторяемых тяжелых мышечных нагрузок.

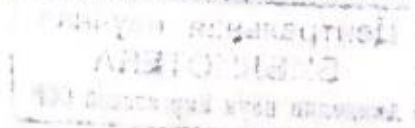
Различия в изменении биологически однородных условных рефлексов у собак разного типа нервной системы и неодинаковые изменения биологически разнородных условных рефлексов у одного и того же животного свидетельствуют о большой сложности и дифференцированности реакции клеток центральной нервной системы на мышечную деятельность. Убедительно указывает на это и наблюдавшийся нами факт расщепления пищедобывательного условного рефлекса на отдельные компоненты, изменения которых не всегда совпадали. Так, у собак сильного неуравновешенного типа во время статической нагрузки затормаживалась лишь локальная условная реакция (нажатие на педаль) и слюнный условный рефлекс. Общедвигательная реакция и двигательный компонент натуральной пищевой реакции затормаживались слабее, а безусловный пищевой рефлекс не затормаживался вовсе. В ответ на условный раздражитель собака подходила к кормушке, обнюхивала ее, облизывалась, но на педаль не нажимала. Из рук экспериментатора пищу брала всегда. Однако в повторных опытах под влиянием очень тяжелой нагрузки затормаживались и общедвигательная реакция и двигательный компонент натуральной пищевой реакции. Безусловный пищевой рефлекс сохранялся и в этом случае.

Большая устойчивость общедвигательной реакции и двигательного компонента натуральной пищевой реакции, по сравнению с искусственно выработанной локальной двигательной, обусловлена, по-видимому, не только большей значимостью первых двух реакций, как натуральных, но и функциональными особенностями нервных механизмов, участвующих в формировании этих компонентов. Согласно литературным данным, при нарушении структуры или изменении функции двигательного анализатора, особенно его ядерной зоны, больше страдают локальные двигательные реакции и меньше общедвигательные. Локальный двигательный условный рефлекс, по сравнению с общедвигательными, имеет более узкую анатомическую локализацию. Он осуществляется за счет меньшего количества нервных образований, главным образом коры больших полушарий (В. М. Бехтерев, 1906; В. П. Протопопов, 1909; П. Анохин и А. Черневский, 1935; П. К. Анохин, 1958; Э. А. Асратян, 1953; О. С. Адрианов, 1952, 1953, 1960, 1964, 1965; О. С. Адрианов и Т. А. Меринг, 1955, 1959, 1964; Н. Н. Дзидзишвили, 1956; Л. С. Гамбарян, 1959, 1962; Г. Е. Григорян, 1962; М. Е. Иоффе, 1962; Н. И. Лагутина, 1949;

Н. И. Лагутина и Ш. Л. Джалагония, 1964; Л. Н. Норкина, 1964; Н. Н. Олешко, 1965; М. М. Хананашвили, 1962 и др.).

Факт более глубокого торможения локального условного рефлекса (нажатие на педаль), по сравнению с общедвигательными реакциями, указывает на то, что торможение, возникающее во время мышечной деятельности в ответ на условный раздражитель, локализуется, главным образом, или в корковых клетках ограниченной области двигательного анализатора (соответствующей передней конечности собаки) или на пути к ним.

Расщепление пищедобывательного условного рефлекса происходило и под влиянием кофеина. Сопоставляя влияние кофеина на двигательные оборонительные и пищедобывательные условные рефлексы, мы получили данные, которые представляют интерес, особенно в связи с широким использованием кофеина для определения типологических особенностей нервной системы животных. Было показано, что дозы кофеина, вызывающие запредельное торможение пищедобывательных и двигательных оборонительных условных рефлексов, не всегда совпадают. У трех собак (из пяти) эти дозы были более высокими для двигательных оборонительных, а у одной для пищедобывательных условных рефлексов. Далее оказалось, что различные компоненты пищедобывательного условного рефлекса неодинаково устойчивы к кофеину. Раньше других компонентов подвергался запредельному торможению безусловный пищевой рефлекс, который исчезал под влиянием 0,3—0,5 г кофеина, когда другие компоненты полностью сохранялись. Под влиянием большей дозы он затормаживался в первую очередь, несколько позже затормаживался двигательный компонент натуральной пищевой реакции и в последнюю очередь, на короткое время, исчезал локальный двигательный условный рефлекс. При этом в ответ на первый условный раздражитель собака нажимала на педаль, брала мясо и отбрасывала его; при включении второго и последующих раздражителей она нажимала на педаль, но мясо не брала и значительно позже, на короткое время, исчезла локальная условная реакция (нажатие на педаль). Условный слюнный рефлекс затормаживался раньше двигательных компонентов. По мере ослабления влияния кофеина эти компоненты восстанавливались в обратном порядке — первой восстанавливалась локальная условная реакция (нажатие на педаль), а последней — пищевая безусловная.



Такого же рода расщепление пищедобывательного условного рефлекса в течение длительного времени наблюдалось во время невроза, развившегося у одной собаки в результате перенапряжения возбуждательного процесса под влиянием большой дозы кофенна. При возникновении невроза сперва исчез безусловный пищевой рефлекс и в тот же день, но значительно позже — локальный условный рефлекс (нажатие на педаль). Последний восстановился уже через 12 дней, а безусловный пищевой в лабораторной обстановке восстановился через четыре месяца после возникновения невроза.

Из наших данных следует, что при мышечной деятельности затормаживаются, главным образом, корковые пункты двигательного и слюнного рефлексов (уменьшается слюнная условная реакция, исчезает локальный двигательный условный рефлекс и не изменяется безусловный пищевой). Запредельное торможение, возникающее под влиянием кофенна, распространяется на корковые и подкорковые пункты пищевого рефлекса (ослабевает слюнный условный рефлекс, исчезает двигательный безусловный пищевой). Двигательная локальная условная реакция при этом сохраняется. Следовательно, эта реакция, будучи по отношению к пищевому рефлексу искусственной и потому связанной с ним менее прочно, чем натуральные компоненты, может проявляться независимо от пищевой возбудимости. Иногда (во время мышечной деятельности) она исчезала при высокой пищевой возбудимости и сохранялась при снижении пищевой возбудимости (при развитии торможения под влиянием кофенна); когда она длительное время осуществлялась без пищевого подкрепления, так как собака нажимала на педаль, но подкрепления или не брала или брала, но сразу же выбрасывала его. По данным М. Е. Варга (1960), Л. Г. Воронина (1952, 1962); Л. С. Гамбаряна (1962), Т. Д. Джавришвили (1956), А. С. Дмитриева и Н. Д. Костенко (1966), Л. Н. Норкиной (1951, 1964), Г. В. Скипина (1941—1960), В. К. Федорова (1955), Н. Е. Миллера (1963), Б. Садовски и В. Г. Лонга (1962), Е. Цытавы и Е. Якубовича (1963) и др. в осуществлении двигательного пищевого условного рефлекса ведущую роль играет пищевое возбуждение. Однако наблюдения И. С. Бериташвили (1958, 1963), В. Вырвицкой (1960), Р. Флору и М. Стереску (1958) и наши указывают на независимость двигательной реакции от пищевого возбуждения. Наличие такой независимости говорит об образовании прямой связи между пунктом, воспри-

нимающим условный раздражитель, и двигательным анализатором.

Наши наблюдения подтверждают данные Э. А. Асратяна, Л. Г. Воронина, Л. С. Гамбаряна и др. о большой сложности условных рефлексов типа пищедобывательных. В результате образования прямых и обратных связей между пунктами коры, воспринимающими экстероцептивный и проприоцептивный раздражители, и корковым пищевым центром возникает сложная реакция, включающая вегетативные (секреторный и сосудистый) и двигательные компоненты. При некоторых воздействиях эти компоненты изменяются различным образом, что можно объяснить функциональной характеристикой клеток их корковых пунктов, прочностью связи между ними и характером воздействия (мышечная деятельность, кофенн), затрагивающего преимущественно тот или иной пункт, ту или иную связь.

Наши данные согласуются с концепцией Э. А. Асратяна об отсутствии принципиальной разницы между классическими и инструментальными условными рефлексами. Мы наблюдали заметные различия между двигательными оборонительными (классическими) и пищедобывательными (инструментальными) условными рефлексами в смысле сроков выработки и прочности положительных условных рефлексов и дифференцировки, характера их изменений под влиянием мышечной деятельности, устойчивости по отношению к кофенну. Однако они не касаются основных закономерностей образования условных рефлексов вообще и обусловлены не принципиальной разницей механизма их формирования, а их неодинаковым биологическим качеством и сложностью и типологическими особенностями нервной системы животных.

Различия в изменении биологически разнородных двигательных условных рефлексов под влиянием мышечной деятельности у одних и тех же собак нельзя связать с качеством условных раздражителей. Ибо и те, и другие, будучи выработаны на один и тот же условный раздражитель, во время статической нагрузки изменялись у одной и той же собаки противоположным образом. Различия в изменении этих рефлексов нельзя объяснить только неодинаковой сложностью их структуры, так как те и другие, независимо от их сложности, изменялись в соответствии с типологическими особенностями нервной системы животных. Двигательные оборонительные и пищедобывательные условные рефлексы осуществлялись в виде локального движения лапы (отдергивания, нажатия на

педадь), но благодаря различию в их подкреплении эти движения приобретали различный биологический смысл. Следовательно, неоднородность изменений тех и других рефлексов может быть связана лишь с их биологическим качеством.

Особенности формирования биологически разнородных условных рефлексов и их взаимоотношения исследовались в лабораториях И. П. Павлова, В. М. Бехтерева, В. П. Протопопова, Н. А. Рожанского, И. С. Бериташвили, П. К. Анохина, Э. А. Асратяна, Л. С. Гамбаряна, Л. И. Котляревского, В. К. Красуского, Г. В. Скипина и др. Эти исследования вначале проводились с помощью электрофизиологических, хирургических и фармакологических методик, а за последние годы с помощью аппаратуры, позволяющей раздражать и разрушать строго ограниченные пункты коры и подкорки. В результате этих исследований накоплен большой материал о роли разных структур головного мозга в формировании реакций различного биологического качества. Отмечена большая сложность взаимоотношений пищевых и оборонительных реакций.

Ряд авторов связывает биологическое качество реакций со спецификой подкорковых структур (в основном гипоталамуса). П. К. Анохин, в лаборатории которого этот вопрос исследован наиболее подробно, полагает, что «...биологический знак активации корковой деятельности и корковой интеграции вообще определяется особенностями гипоталамической и ретикулярной активности» (1963, стр. 119). При этом он отмечает, что активирующее влияние ретикулярной формации на кору больших полушарий имеет специфический характер, соответствующий биологическому качеству реакций. Специфичность процесса возбуждения, возникающего в коре и подкорковых образованиях под влиянием биологически разнородных раздражителей, подтверждают электрофизиологические данные А. Б. Когана (1949), А. И. Шумиловой (1958, 1959, 1963, 1964), Ф. Н. Серкова и И. Г. Паламарчука (1960), Н. И. Лагутиной (1965) и др.

Получены данные о химической специфичности нервных структур, определяющих биологическое качество реакций. Оборонительные реакции связывают с возбуждением адренергической системы гипоталамуса и ретикулярной формации ствола мозга, а пищевые — с активацией холинергического субстрата.

Таким образом, полагают, что биологическое качество реакций определяется морфологическими и функциональными

особенностями и химической специфичностью структур, формирующих эти реакции на подкорковом и корковом уровнях.

Наблюдавшиеся нами различия в изменении биологически разнородных условных рефлексов под влиянием равноценной мышечной деятельности у одних и тех же животных, по-видимому, в значительной мере обусловлены структурными и функциональными особенностями того динамического комплекса нервных элементов и связей, которые определяют биологическое качество реакций. Однако имеет существенное значение и то, в какой мере элементы этого комплекса вовлекаются в активное состояние при мышечной деятельности. Большое значение имеют и индивидуальные особенности нервной системы животных.

Известно, что влияние мышечной деятельности на клетки коры осуществляется через специфические афферентные пути и систему ретикулярной формации. Проприоцептивные импульсы, возникающие при мышечной деятельности, усиливая возбуждение ретикулярной формации, повышают тонус корковых клеток и облегчают прохождение к коре афферентных импульсов. Мышечная деятельность, особенно тяжелая, сопровождается повышением тонуса симпато-адреналовой системы, активацией гипоталамуса и ретикулярной формации среднего мозга, которая происходит за счет как проприоцептивных импульсов, так и гормональных и гуморальных факторов, обусловленных деятельностью мышц.

Имеющиеся данные позволяют высказать предположение, что характер влияния мышечной деятельности на условные рефлексы различного биологического качества в значительной мере определяется уже на уровне подкорки. Но это предположение не умаляет ведущей роли коры и ее регулирующего влияния на подкорковые структуры. Так, имеются данные о том, что активирующее влияние ретикулярной формации на клетки коры больших полушарий зависит от исходного уровня их возбудимости. Кора головного мозга посредством центрифугальных воздействий влияет на проприоцепторы. По нашим данным, кратковременный бег, в зависимости от исходного состояния корковых клеток, двояким образом влияет на двигательные оборонительные условные рефлексы — восстанавливает их, если они были угашены, и резко снижает, если они предварительно были усилены с помощью кофеина. С особенностями корковых клеток мы связываем различия в изменении однородных условных рефлексов у собак разного типа нервной системы.

По поводу механизма различий в изменении биологически разнородных условных рефлексов у одних и тех же животных можно высказать лишь общие предположения. Мышечная деятельность, особенно тяжелая, создавая оборонительную ситуацию, усиливает возбудительный процесс в тех же структурах (адренергической системе гипоталамуса и ретикулярной формации ствола мозга), которые активируются под влиянием болевых раздражителей. Следовательно, при совместном влиянии мышечной деятельности и раздражителей оборонительного значения возбуждаются одни и те же подкорковые структуры. Конечный эффект этих однонаправленных влияний на корковые клетки будет определяться как интенсивностью возбуждения подкорки, так и исходным состоянием и особенностями корковых клеток. По-видимому, в зависимости от соотношения этих факторов у животных разного типа нервной системы в корковом пункте оборонительного рефлекса или усиливается возбудительный процесс, или возникает торможение.

При совместном действии мышечной нагрузки и раздражителей пищевого значения возникают две ситуации противоположного знака — положительная — за счет влияния условных (в том числе обстановочных) и безусловных пищевых раздражителей и отрицательная (оборонительная) — за счет влияния тяжелой мышечной нагрузки. Той и другой ситуации соответствует возбуждение разных подкорковых структур — холинергической и адренергической — и разных участков коры мозга — двигательного анализатора и представительства пищевых рефлексов. Влияние мышечной деятельности на эти участки не равнозначно. На клетки двигательного анализатора она действует непосредственно. Влияние мышечной деятельности на клетки коркового представительства пищевых рефлексов опосредовано реакцией клеток двигательного анализатора. Следовательно, оно может не только не совпадать, но даже быть противоположным влиянию мышечной деятельности на клетки двигательного анализатора. Таким образом, в этой более сложной, чем первая, ситуации характер изменения двигательных пищевых условных рефлексов будет определяться взаимодействием очагов возбуждения, возникающих под влиянием разнородных раздражителей в разных пунктах подкорки и коры головного мозга. При этом будут иметь значение как интенсивность очагов возбуждения, так и функциональные особенности и состояние клеток этих пунктов.

Полученные нами факты — неодинаковый характер изменений однородных двигательных условных рефлексов (и ЭКГ) у животных разного типа нервной системы, неодинаковые изменения у одного и того же животного биологически разнородных двигательных условных рефлексов, расщепление пищедобывательного условного рефлекса на отдельные компоненты, различия в изменении двигательных условных рефлексов, выработанных на проприоцептивные и экстероцептивные раздражители, свидетельствуют о большой сложности, многообразии и дифференцированности изменений, возникающих в коре головного мозга при наиболее важной для организма деятельности, а именно: мышечной.

## ВЫВОДЫ

1. Мышечная деятельность разного характера и разной интенсивности — кратковременный бег, длительный бег с грузом на спине и без груза, стояние с грузом на спине — оказывает значительное влияние на двигательные оборонительные и двигательные пищевые (пищедобывательные) условные рефлексы у собак. Степень изменения условных рефлексов под влиянием однородной, особенно повторной, мышечной деятельности не всегда находится в прямой зависимости от ее интенсивности.
2. Двигательные условные рефлексы различного биологического качества (оборонительные и пищевые) изменяются под влиянием равноценной мышечной деятельности у одних и тех же животных неодинаково, причем под влиянием тяжелой мышечной деятельности изменения тех и других условных рефлексов в большинстве случаев развиваются в противоположных направлениях.
3. Характер изменения двигательных условных рефлексов — оборонительных и пищевых — как во время мышечной деятельности, так и после ее прекращения (в период восстановления) при прочих равных условиях в значительной мере определяется типологическими особенностями нервной системы животных. У собак с разными типологическими особенностями во время тяжелой мышечной деятельности устанавливались неодинаковые соотношения между оборонительными и пищевыми условными рефлексами.
4. Различия в изменении однородных двигательных условных рефлексов у животных разного типа нервной системы более резко проявились под влиянием тяжелой мышечной де-

тельности и менее резко под влиянием малой мышечной деятельности.

а) Кратковременный бег у всех животных (но не во всех опытах) вызывает нерезкие, неоднородные в разных опытах у одних и тех же собак, изменения двигательных оборонительных условных рефлексов. В одних опытах они на короткое время (5—10 минут) уменьшались, в других — увеличивались, в ряде опытов не изменялись. Эти различия в изменении условных рефлексов обусловлены исходным функциональным состоянием нервной системы животных. Угашенные двигательные оборонительные условные рефлексы восстанавливаются под влиянием кратковременного бега, а в случае повышения (с помощью кофенна) возбудимости корковых клеток тот же бег вызывает большее, чем обычно, снижение условных рефлексов.

б) Под влиянием тяжелой статической и динамической мышечных нагрузок у собак сильного уравновешенного типа нервной системы двигательные оборонительные условные рефлексы снижаются; в повторных опытах они часто исчезают. Дифференцировка не нарушается, силовые отношения извращаются очень редко. Отсутствующие во время нагрузки условные рефлексы могут быть восстановлены кофенном. После прекращения даже самой тяжелой нагрузки двигательные оборонительные условные рефлексы восстанавливаются в первые же секунды.

в) У собак слабого типа нервной системы под влиянием тяжелой мышечной нагрузки двигательные оборонительные условные рефлексы тоже снижаются, а в повторных опытах часто исчезают. Иногда возникают гипноидные фазы, растормаживается дифференцировка. После прекращения нагрузки восстановление условных рефлексов происходит медленно, с колебаниями, иногда затягиваясь на один-два дня.

г) У собак сильного неуравновешенного типа нервной системы под влиянием тяжелой мышечной деятельности двигательные оборонительные условные рефлексы или увеличиваются или не изменяются и лишь в единичных опытах кратковременно уменьшаются. Дифференцировка часто растормаживается. После прекращения нагрузки условные рефлексы снижаются или исчезают, дифференцировка упрочивается. Восстанавливаются условные рефлексы медленно, с колебаниями, т. е. так же, как и у собак слабого типа нервной системы.

д) Двигательные оборонительные условные рефлексы, выработанные на проприоцептивный раздражитель (пассивное

сгибание лапы), затормаживаются под влиянием мышечной деятельности слабее, чем рефлексы, выработанные на экстероцептивные раздражители.

5. Пищедобывательные условные рефлексы изменяются под влиянием равноценной мышечной деятельности у одних и тех же собак иначе, чем двигательные оборонительные. Под влиянием бега (и кратковременного, и длительного) они изменяются однородно.

а) Под влиянием кратковременного бега пищедобывательные условные рефлексы в одних опытах затормаживаются (снижаются или на 1—3,5 минуты исчезают), в других — не изменяются. Дифференцировка часто упрочивается. Общая двигательная активность животных ослабевает.

б) Под влиянием бега длительностью 60 и 120 минут у большинства собак пищедобывательные условные рефлексы затормаживаются сильнее. Они чаще исчезают и на более длительный срок (иногда до 28 минут). Лишь у одной собаки неуравновешенного типа нервной системы они затормаживались на меньший срок, чем под влиянием кратковременного бега.

в) Во время тяжелой статической нагрузки у одних собак сильного уравновешенного типа нервной системы пищедобывательные условные рефлексы не изменялись, у других — увеличивались. Иногда возникали гипноидные фазы, дифференцировка растормаживалась. Общее возбуждение собак увеличивалось.

г) У собак сильного неуравновешенного типа нервной системы во время статической нагрузки пищедобывательные условные рефлексы во всех опытах затормаживались — исчезали с момента нагрузки (независимо от ее тяжести) и отсутствовали до ее прекращения. Безусловный пищевой рефлекс не изменялся. Условные рефлексы на сильный раздражитель восстанавливались вслед за снятием груза, а на слабый — несколько позже.

6. Различный характер изменений двигательных оборонительных (классических) и пищедобывательных (инструментальных) условных рефлексов у одних и тех же собак обусловлен не принципиальной разницей механизма их формирования, а их биологической разнородностью и типологическими особенностями нервной системы животных.

7. Пищедобывательные условные рефлексы под влиянием мышечной деятельности расщепляются на отдельные компоненты, изменения которых не всегда совпадают. Во время мышечной нагрузки в первую очередь затормаживается условный

локальный компонент (нажатие на педаль), позже — обще-  
двигательная реакция. Безусловный пищевой рефлекс не за-  
тормаживается. Расщепление пищедобывательного условного  
рефлекса происходит и под влиянием кофеина. Запредельное  
торможение, возникающее под влиянием кофеина, в первую  
очередь изменяет безусловный пищевой рефлекс и в послед-  
нюю очередь — двигательный условный локальный.

8. Различия, соответствующие типологическим особенностям  
нервной системы животных, проявились в изменении не  
только условных рефлексов, но и ЭКГ. У собак сильного не-  
уравновешенного и слабого типа в разных опытах под влия-  
нием одинаковой мышечной деятельности ЭКГ изменялась не-  
однородно, иногда сильно и неадекватно величине нагрузки.  
Прекращение нагрузки в некоторых опытах приводило не  
только к снижению условных рефлексов, но и к значительным  
изменениям ЭКГ. У собак сильного уравновешенного типа  
нервной системы ЭКГ отличалась большим постоянством и  
устойчивостью. В ней не отмечалось значительных изменений  
даже под влиянием тяжелой мышечной деятельности.

9. Влияние мышечной деятельности на двигательные усло-  
вные рефлексы определяется не только ее видом, интенсив-  
ностью, повторностью, но в значительной мере и биологиче-  
ским качеством условных рефлексов, их сложностью, типо-  
логическими особенностями и исходным состоянием нервной  
системы животных.

Материалы диссертации опубликованы в следующих работах:

1. Изменения электрокардиограммы под влиянием условнорефлекторных раздражителей. Врачебное дело, № 5, 1953.
2. Изменение электрокардиограммы под влиянием физической нагрузки. Сообщение I. Влияние тяжелых физических нагрузок. Вопросы физиологии, № 9, 100, 1954.
3. Влияние физической нагрузки на электрокардиограмму. Сообщение II. Вопросы физиологии, № 10, 95, 1954.
4. Сердечная деятельность и условные двигательные рефлексы при тяжелых физических нагрузках у собак. Тезисы докл. VIII Всесоюз. съезда физиол., биохим. и фармакологов, М., 1955, с. 639.
5. Зв'язок між змінами вищої нервової діяльності і серцевої діяльності у собак при м'язових навантаженнях. Тезиси докл. V съезда Украинск. об-ва физиол., биохим. и фармакологов, Киев, 1956, с. 335.
6. Условные двигательные (оборонительные) рефлексы при тяжелых статических нагрузках. II научная конференция по вопросам физиологии труда. Тезисы докладов, Киев, 1955, с. 52.
7. Изменения электрокардиограммы и условных двигательных рефлексов у собак под влиянием тяжелых мышечных нагрузок. Конференция по проблеме физиологии процессов утомления и восстановления. Киев, 1955, с. 42.
8. Зміни умовних рухових (захисних) рефлексів у собак при малих м'язових навантаженнях. Фізіол. журн. АН УРСР, т. 3, № 6, 13, 1957.
9. Изменения электрокардиограммы при перегрузке сердца в острых опытах и при мышечной деятельности в хронических опытах. В кн. Вопросы физиологии процессов утомления и восстановления, Киев, 1958, с. 77.
10. Изменения двигательных условных рефлексов у собак в разные моменты мышечной нагрузки. Тезисы докл. 18 совещания по проблемам высш. нервн. деят., Л., 1958, с. 137.
11. Зміни рухових (захисних) умовних рефлексів під впливом важкого динамічного навантаження. Фізіол. журн. АН УРСР, т. 4, № 6, 719, 1958.
12. Двигательные условные рефлексы и ЭКГ в разные моменты мышечной деятельности у собак с различными особенностями нервной системы. Рефераты докладов конфер. по вопросу о роли типа нервной системы в обменных, компенсаторных и восстановительных реакциях организма, Киев, 1959, с. 98.
13. Изменения электрокардиограммы в разные моменты мышечной деятельности у собак с различными типологическими особенностями нервной системы. В кн.: Вопросы физиологии и патологии коронарного кровообращения. Киев, 1960, с. 110.



14. Вплив м'язових навантажень і кофеїну на згашені рухові (захисні) умовні рефлекси у собак. Фізіол. журн. АН УРСР, т. 6, № 6, 745, 1960.

15. Условные двигательные (оборонительные) рефлексы при тяжелых статических нагрузках. В кн.: Материалы к физиологическому обоснованию трудовых процессов. АМН СССР, М., 1960, с. 79.

16. Значение процесса торможения для восстановления двигательных условных рефлексов после мышечных нагрузок. Тезисы докл. науч. конфер. по физиологии процессов утомления и восстановления, Киев, 1961.

17. Изменения двигательных (оборонительных) условных рефлексов у собак в разные моменты тяжелой статической нагрузки. Журн. высш. нервн. деят., т. XI, в. 4, 711, 1961.

18. Відновлення рухових (захисних) умовних рефлексів після важких м'язових навантажень у собак. Фізіол. журн. АН УРСР, т. 8, № 2, 176, 1962.

19. Двигательные оборонительные и двигательные пищевые условные рефлексы при мышечной деятельности и воздействии кофеина. Тезисы докл. 20 совещания по проблемам высшей нервной деятельности, Л., 1963, с. 246.

20. Изменения двигательных условных рефлексов под влиянием мышечных нагрузок. В кн.: Головной мозг и регуляция функций, АН УССР, Киев, 1963, с. 47.

21. Зміна рухових харчових (харчоздобувальних) умовних рефлексів у собак під впливом динамічного навантаження. Фізіол. журн. АН УРСР, т. 9, № 4, 443, 1963.

22. Рухові харчові (харчоздобувні) умовні рефлекси у собак в різні моменти статичного навантаження. Фізіол. журн. АН УРСР, т. 9, № 6, 731, 1963.

23. Случай нарушения функционирования коркового представительства пищевого центра при экспериментальном неврозе. Журн. высш. нервн. деят., т. 15, в. 5, 1965.

24. Взаимоотношения биологически разнородных (оборонительных и пищевых) двигательных условных рефлексов после адреналэктомии у собак. Тезисы докладов 21 совещания по проблемам высш. нервн. деят., М., 1966, с. 311 (совместно с Т. К. Валуевой).

25. Влияние двусторонней адреналэктомии на двигательные оборонительные и двигательные пищевые условные рефлексы у собак. Журн. высш. нервн. деят., т. XVII, в. 3, 556, 1967 (совм. с Т. К. Валуевой).

26. К вопросу о соотношении различных компонентов сложного пищевого условного рефлекса. В кн.: Высшая нервная деятельность в норме и патологии, т. 2, Киев, 1967, с. 111.

БФ 30301. Подписано к печати 3.VII. 68 г. Бумага 60×84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Физических листов 2. Условных листов 2. Заказ 3854. Тираж 200.  
Киевская типография № 3, цех 3, Брест-Литовский проспект, 82.