

## ИЗУЧЕНИЕ СУБСЕНСОРНЫХ РЕАКЦИЙ ПРИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОРГАНОВ ЧУВСТВ

Г. В. Гершуни

Физиологический институт им. акад. И. П. Павлова Академии Наук СССР

Хотя ощущение, возникающее при действии внешних раздражений на органы чувств, представляет собою психическое явление, для всякого естественно-научно-мыслящего человека ясно, что оно определяется течением материальных процессов, протекающих в центральной нервной системе. Русская физиология в лице Сеченова и Павлова с достаточной степенью ясности поддерживала этот основной тезис материализма.

В основе ощущений, точно так же как и в основе других сложных форм функциональных проявлений организма, должна лежать очень высокая степень организации деятельности центральной нервной системы. Распространения нервных импульсов с периферии при действии внешнего раздражения и достижения ими высших отделов центральной нервной системы еще недостаточно для возникновения ощущения; нужна определенная степень организации деятельности этих отделов мозга, для того чтобы физиологический процесс приобрел черты необходимые для рождения сенсорной реакции.

Естественно, что физиологические механизмы, непосредственно ведущие к возникновению ощущений, наслаиваются на более элементарные механизмы нервных интеграций. Точно так же как осуществление условно-рефлекторной деятельности невозможно без наличия сложных безусловных реакций, возникновение ощущений невозможно без существования определенных, более элементарных реакций высших отделов центральной нервной системы, течение которых само по себе не сопровождается возникновением ощущений. Действительно, ощущение возникает через многие десятки миллисекунд (от 20—30 до 200) после начала действия раздражителя. (Данные о времени развития ощущений см. Vogelsang, 1928; специально для слуховых ощущений — Monjé, 1926; для зрительных — Лебединский, 1935). Между тем известно на основании опытов на животных (включая обезьян), что нервные импульсы приходят к проекционным областям коры не более чем через 5—15 мск (обзор этих данных для слуховых отделов коры — Гершуни, 1940; для зрительных — Bartley, 1941; Marshall, Talbot и Ades, 1943; для корковой проекции кожных рецепторов — Marshall, Woolsey и Bard, 1941; о происхождении так называемой первичной корковой волны (первичного ответа проекционных зон, см. Adrian, 1941). Что происходит в течение тех десятков миллисекунд, которые протекают от времени прихода импульсов к коре до момента возникновения ощущения? Очевидно в это время имеют место многообразные процессы в коре и подкорке, на которых базируются механизмы ощущений, но которые сами по себе еще протекают вне сферы сознания.

В физиологии органов чувств имеется не мало данных, которые свидетельствуют, что неосязаемые раздражения могут оказывать определенные влияния на протекание процессов, ведущих к развитию ощущения (для зрения напр.—Granit и Davis, 1931; Piéron, 1935; Макаров, 1940, 1946; Б. М. Теплов, 1941; Бронштейн, Зимкин и Лебединский, 1944; Самсонова, 1946; для слуха—Urbantshitsch, 1881; Hughes, 1938; Клаас и Чистович, 1947; для тактильной чувствительности—Piéron и Segal, 1939; Алексеев и Сахарова, 1946). В основе этих явлений несомненно должны лежать многообразные процессы (в частности процесс суммации), разыгрывающиеся в различных отделах центральной нервной системы.

Совершенно ясно, однако, что для полноценного изучения этих процессов нельзя ограничиться использованием лишь тех методов, которые применяются обычно в физиологии органов чувств, методов, в которых конечным показателем течения физиологических реакций является ощущение. Для изучения этих процессов должны быть использованы также методы, регистрирующие объективные проявления деятельности высших отделов центральной нервной системы. Только изучение взаимной связи этих объективных реакций с ощущениями сможет послужить основой для исследования разбираемого нами вопроса, в котором находит свое частное выражение общий тезис, выдвинутый Леоном Абгаровичем Орбели (1935, 1945) об одновременном изучении субъективных и объективных явлений, как основного пути изучения высшей нервной деятельности человека.

Как приступить к экспериментальному решению этой очень трудной задачи?

Если бы мы имели возможность наблюдать за деятельностью сотен и тысяч элементов высших отделов центральной нервной системы человека, если бы на экране осциллографической трубки появлялись тысячи светящихся точек, свидетельствующих об активности различных нервных элементов, если бы эти точки складывались в различные узоры, мы могли бы на этой звездной карте активности мозга найти те специфические черты нервных узоров, которые влекут за собою возникновение ощущений. Мы могли бы подсчитать и число и взаимную конфигурацию активности различных элементов необходимых для возникновения различного рода ощущений.

К сожалению, в настоящее время мы очень далеки от возможности проведения подобного воображаемого эксперимента, который мы должны оставить нашему потомкам. Но из этого еще не следует, что, обладая значительно более ограниченными экспериментальными возможностями, мы вообще должны отказаться от исследования описываемых явлений. Какие же реакции высших отделов центральной нервной системы мы можем использовать сегодня для того, чтобы сопоставить их с ощущением?

Обдумывая этот вопрос, мы остановились на нескольких типах реакций у человека.

Первый тип реакций—это электрический ответ коры мозга. Хотя изменения электрической деятельности коры в ответ на внешнее раздражение очень далеки от той феерической картины, которую я рисовал только-что, все же—это интересная реакция. Она выражается в изменении, чаще в уменьшении амплитуды спонтанных электрических ритмов коры (обзор—Дунаевский, 1938; Ливанов, 1938; Jasper H., 1941; Беритов, 1943). Она наблюдается при отведении от обширных областей мозга, представляя собою, таким образом, генерализованную реакцию, охватывающую обширные массы коры. Она возникает через 30—300 мкс после начала действия раздражения, т. е. через промежуток времени близкие ко времени возникновения ощущений (Davis P. A., 1939;

Davis H. и др., 1939; Шпильберг, 1940, 1944; Гершуни, Клаас и др., 1945).

Второй тип реакции—это вегетативные рефлексы. Мы изменяли в начальной стадии нашей работы так называемый улитко-зрчковый рефлекс—реакция, которая может быть использована главным образом при изучении действия звуковых раздражений (Гершуни и др., 1945; Образцова, 1947). В последующей стадии изучения мы воспользовались кожно-гальваническим рефлексом, обладающим значительными преимуществами методического порядка по сравнению со зрчковой реакцией.

Третий тип реакции—это условно-рефлекторные ответы на внешние раздражения. Как хорошо известно, условно-рефлекторная деятельность является одним из основных проявлений физиологической активности коры мозга (Павлов, 1927).

Таким образом, все эти реакции отражают определенные виды интегративной деятельности высших отделов центральной нервной системы.

Как связаны эти виды деятельности с сенсорными реакциями? Протекают ли они независимо друг от друга и отражают таким образом разные механизмы ответных реакций центральной нервной системы? Может ли при действии внешних раздражений возникнуть изменение электрической деятельности коры или вегетативный рефлекс без того, чтобы возникло ощущение? Может ли быть обнаружен условно-рефлекторный ответ на раздражение, не вызывающее ощущения и лежащее вне пределов сознания?

Для экспериментального исследования этих вопросов необходима какая-то количественная оценка, какая-то мера, которая позволила бы сопоставить ощущение с указанными выше объективными реакциями. Такой мерой не может быть величина объективных реакций и интенсивность ощущений; такой общей мерой а priori могли бы быть: время развития этих реакций и пороги возникновения этих реакций и ощущений.

В нашей работе мы остановились на методе измерения порогов (Гершуни, 1945; Гершуни, Алексеенко и др., 1945). Определяя пороги, т. е. те минимальные интенсивности внешнего раздражения, при которых возникают ощущения и каждая из указанных выше объективных реакций, мы пытались выяснить, в какой мере все эти проявления деятельности центральной нервной системы связаны друг с другом и могут ли быть найдены такие состояния, при которых наблюдается течение указанных объективных реакций без развития ощущений. При проведении подобного исследования мы вынуждены были столкнуться со значительными затруднениями при определении порогов объективных реакций. Всякое определение порогов возможно при условии определенной стабильности реакции, обеспечивающей закономерно ее возникновение в зависимости от интенсивности подаваемых стимулов. Чрезвычайная вариабильность объективных реакций, в частности вегетативных рефлексов, и зависимость их у человека от целого ряда психологических факторов (см. Мясищев, 1939) весьма затрудняют определение порогов этих реакций. Однако при соблюдении ряда экспериментальных условий такое определение является вполне осуществимым и полученные данные достаточно достоверными. Эти экспериментальные условия наиболее подробно исследовались при изучении кожно-гальванического рефлекса (Арапова и Чистович, Гершуни и Короткин).

Каково же взаимоотношение порогов ощущений и порогов изучаемых нами объективных реакций?

Как уже указывалось выше, в более ранней стадии нашей работы мы исследовали взаимоотношение между порогом слухового ощущения и порогом рефлекторного расширения зрачка, возникающего при дей-

ствии звуковых раздражений (улитко-зрачковый рефлекс) (Гершуни, Алексеенко и др., 1945; Образцова, 1947). Как хорошо известно, расширение зрачка при действии внешних (не световых) раздражений отнюдь не является специфическим для звука, а может быть обнаружено при достаточно сильных воздействиях на многочисленные рецепторные поверхности тела. Расширение зрачка представляет собой одно из проявлений общей вегетативной реакции, связанной с болью и близкими к ней эмоциональными состояниями.

Исследования последних лет показывают, что многие вегетативные рефлексы, в том числе и зрачковый рефлекс, осуществляются при постоянном участии более высоких уровней центральной нервной системы (субталамическая область, премоторные отделы коры), чем уровень их эфферентных ядер (в отношении путей зрачкового рефлекса — Harris, Nodes и Magoun, 1944; там же литература; об эволюции зрачкового рефлекса — Зимкина и Лебединский, 1946).

Изучение показало, что при соблюдении ряда экспериментальных условий, и, в первую очередь, нахождения оптимальной длительности каждого раздражения и интервалов между отдельными стимулами (Образцова, 1947), возможно получить закономерные улитко-зрачковые рефлексы при достижении интенсивности звукового раздражения до 25—30 дБ над нормальным порогом слышимости. Эти данные свидетельствовали, таким образом, о значительно более высоких, по сравнению с порогом слухового ощущения, порогах улитко-зрачкового рефлекса.

Дальнейшей стадией нашей работы явилось изучение другой вегетативной реакции — так называемого кожно-гальванического рефлекса (кгр). Этот вегетативный рефлекс выражается в возникновении равности потенциалов между двумя участками кожи при действии внешних раздражений. Его старое название — психогальванический рефлекс — отражает чрезвычайно его зависимость от состояния психики (обзор вопроса — Мясищев, 1929, 1939; Solomon, 1935; Darrow, 1943). Экспериментальные данные показывают, что осуществление рефлекса связано с целостью не только высших вегетативных центров, но и премоторных областей коры (Schwartz, 1937). Это — генерализованный высший вегетативный рефлекс.

Эта реакция исследовалась при звуковом раздражении слухового прибора и электрическом раздражении кожи. Изучение, основанное на исследовании значительного числа испытуемых, показало, что порог кгр претерпевает весьма существенные изменения, зависящие как от обстановки, в которой производятся испытания, так и от количества экспериментальных сеансов в данной обстановке. У громадного большинства испытуемых, попадающих в заглушенную камеру лаборатории впервые, наблюдается чрезвычайно точное совпадение порогов кгр с порогом ощущения. В этих условиях некоторое небольшое в процентном отношении число близких к порогу ощущения подпороговых раздражений вызывает кгр. По мере увеличения числа опытных сеансов происходит повышение порогов кгр относительно порога ощущения. Особенно быстро этот процесс развивается в отношении звуковых раздражений, пороговая интенсивность для кгр возрастает на 30—40—50 дБ. В отношении сроков этого возрастания порогов наблюдаются очень большие индивидуальные различия.

Естественно видеть в этом повышении порогов кгр известную аналогию с угасанием ориентировочной реакции. То, что в условиях наших экспериментов речь идет не об истощении, а об угасании реакции, доказывается резким понижением порогов при введении дополнительных раздражений, вызывающих изменение экспериментальной обстановки (Арапова и Чистович). Словесная инструкция в подобных опытах

на человеке является весьма мощным фактором, изменяющим всю ситуацию. Учетывание этого фактора является необходимым условием правильно поставленного эксперимента.

Таким образом, при относительной стабильности порогов ощущений пороги кгр могут претерпевать, в зависимости от условий раздражения, значительные изменения (от величин, совпадающих с порогом ощущения, до величин, превышающих его многократно).

Реакции на неощущаемые раздражения могут возникать лишь изредка; их систематическое изучение, как будет видно из дальнейшего изложения, оказалось возможным или в условиях патологии, или при изучении условно-рефлекторных реакций, при которых может быть экспериментально выключен процесс угасания.

Весьма сложным оказался вопрос определения порогов электрического ответа коры в виду чрезвычайной вариабельности этой реакции. Систематическое изучение этого вопроса продолжается в настоящее время. Однако является несомненным, что реакция возникает на раздражения, превышающие порог ощущения.

Если, однако, обратиться к патологии, можно сейчас же обнаружить совершенно другую картину явлений. В клинике известны нарушения чувствительности, объединяемые малоудачным термином „функциональные“, которые характеризуются повышением порога ощущения, без отчетливых морфологических поражений каких-либо отделов нервной системы. Мы исследовали больных с нарушениями чувствительности, наблюдаемыми после закрытых травм черепа, главным образом военного происхождения.

Что показывает изучение порогов ощущения и порогов описанных выше объективных реакций в этих случаях? В работе, опубликованной в 1945 г., Гершуни, Алексеенко и др. описали наличие изменений электрической деятельности коры, возникающих при нанесении звуковых, тактильных и запаховых раздражений, лежащих ниже порога ощущений. Таким образом могло быть обнаружено изменение деятельности коры мозга, несомненно связанное с воздействиями неощущаемых внешних раздражений. Объективная корковая реакция протекала в известном пределе раздражения, вне сферы ощущений. Подобные типы реакций были названы „субсенсорными реакциями“ (Гершуни, 1945).

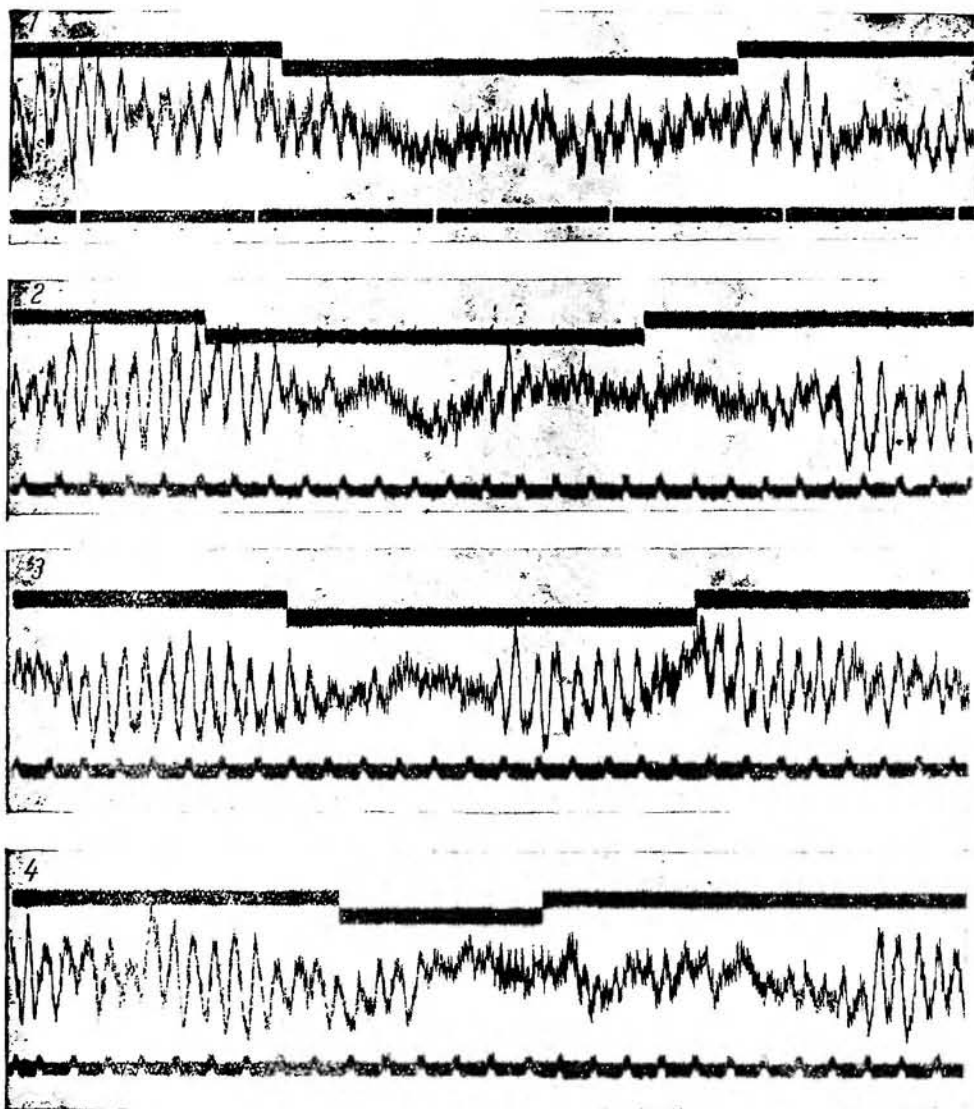
Следует отметить, что амплитуда изменений электрических ритмов коры в целом ряде случаев действия субсенсорных раздражений оказывалась больше, чем в норме (Гершуни, Алексеенко и др., 1945).

В последнее время наличие субсенсорных электрических ответов коры мозга на звуковые и тактильные раздражения, в условиях более совершенной методики, было вновь подтверждено в опытах Гершуни и Безладной. На рис. 1 приведены осциллограммы, демонстрирующие резкое уменьшение амплитуды альфа-ритма в ответ на звуковые и тактильные раздражения, лежащие ниже порога ощущения.

Приведенные факты свидетельствуют, таким образом, что электрическая реакция коры, которую мы имели возможность исследовать у человека, отражает не тот уровень корковых интеграционных процессов, который необходим для возникновения ощущения. Эта реакция отражает, очевидно, течение более элементарных корковых и, вероятно, подкорковых процессов, могущих протекать вне сферы сознания.

Следует отметить, что после того как нами были описаны субсенсорные электрические ответы коры мозга, я узнал о существовании исследования Титеса (1938), в котором были описаны изменения электрической деятельности мозга в двух случаях истерической анестезии при действии неощущаемых раздражений.

Субсенсорные улитко-зрачковые рефлексы у исследованной нами группы больных были выражены чрезвычайно отчетливо при понижении слуховой чувствительности. Если при нормальном слухе характерным



(Рис. 1. Запись электрических потенциалов мозга (электроэнцефалограмма у больной М.). Левостороннее понижение тактильной, болевой и слуховой чувствительности после сотрясения мозга. Отсутствует выраженная симптоматика локального органического поражения. Исследование кожно-гальванического рефлекса у этой больной см. рис. 3 и 5). Отведение от затылочной области. Наверху отметка раздражения, внизу — время (1 и  $\frac{1}{5}$  сек.). 1 — тактильное раздражение тыльной поверхности предплечья слева (раздражитель ниже порога ощущения); заметное угнетение альфа-ритма; 2 — тактильное раздражение того же участка справа; раздражитель выше порога ощущения; угнетение альфа-ритма (заметное последствие); 3 — звуковое раздражение (100 пер./сек.) слева; раздражитель на 20 дБ ниже порога ощущения; отчетливое угнетение альфа-ритма; 4 — звуковое раздражение справа той же интенсивности, что слева; раздражитель на 5 дБ выше порога ощущения; угнетение альфа-ритма (заметно последствие).

является возникновение улитко-зрачкового рефлекса при интенсивностях звукового раздражения, превышающих на 25—30 дб порог слухового ощущения, то в условиях пониженной слуховой чувствительности рефлекс может быть обнаружен при интенсивностях раздражения от 20 до 60 дб ниже порога ощущения, в зависимости от стадии и индивидуальных особенностей течения патологического процесса. На рис. 2 представлено схематическое изображение площади субсенсорных улитко-зрачковых реакций (субсенсорной активности), наблюдаемой в разных стадиях восстановления патологического процесса. На рисунке также отмечено

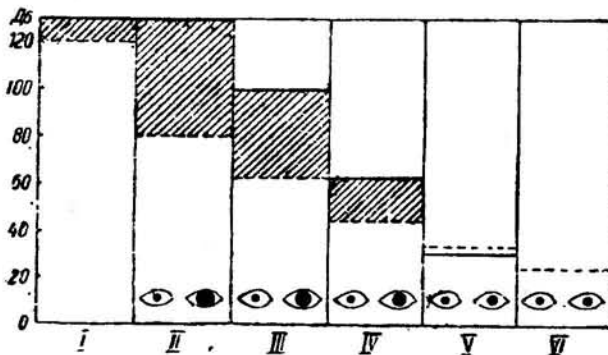


Рис. 2. Взаимоотношение порогов улитко-зрачкового рефлекса и порогов слухового ощущения в разных стадиях течения патологического процесса у больных с нарушениями слуха после воздушной контузии (Гершуни, Алексеев и др., 1945). Цифры слева обозначают интенсивность звукового раздражения в дБ относительно нормального слухового порога (0); 130 дБ — полная глухота; сплошная жирная линия — порог слухового ощущения; пунктирная — порог улитко-зрачкового рефлекса; заштрихованная поверхность — реакции на неощущаемые раздражения (диапазон субсенсорной активности); римскими цифрами обозначены различные стадии течения болезненного процесса; I — тотчас после травмы — полная глухота, улитко-зрачковый рефлекс очень слабо выражен; II—V — различные стадии восстановления; VI — норма. Схематическое изображение степени расширения зрачка при действии звука в разных стадиях заболевания и в норме; от II до VI — постепенное уменьшение величины улитко-зрачкового рефлекса (схема зрачка: слева — при отсутствии раздражения, справа — при действии звука).

существенное и постоянно наблюдавшееся явление: значительно большая степень расширения зрачка в тех случаях, когда рефлекс протекал субсенсорно.

Арапова, Гершуни и Орлова исследовали крп при нарушениях кожной и слуховой чувствительности, наблюдаемых как более отдаленные последствия закрытых травм черепа, а также в некоторых случаях психогенного (истерического) происхождения. В этих случаях понижения чувствительности кожно-гальванические субсенсорные реакции как на звуковые раздражения, так и на электрическое раздражение кожи, выражены необыкновенно отчетливо. Рефлекс возникает при интенсивностях раздражения, лежащих значительно ниже порога ощущения.

На рис. 3 представлены типичные данные исследования порогов слуховой и кожной чувствительности и порогов крп у некоторых из исследованных нами больных.

Как видно из представленных данных, характерным является возникновение на стороне понижения чувствительности (у больных были выражены явления гемигипостезии) кгр при интенсивностях раздражения, лежащих значительно ниже порога как слухового, так и тактильного ощущений. Зона субсенсорной активности охватывает значительный диапазон раздражений.

На стороне с нормальной или мало измененной чувствительностью (помимо определения порогов кожной чувствительности при электрическом раздражении, производилось определение порогов болевой и тактильной чувствительности при помощи набора волосков и щетинок, по Фрею) пороги кгр оказывались всегда лежащими выше порога ощущения.

Если сравнить протекание рефлекса на сторонах с нормальной и пониженной чувствительностью, то в большинстве случаев на стороне поражения рефлекс оказывается значительно большим по величине, чем на стороне с нормальной чувствительностью, при одной и той же силе раздражения.

Другими словами, тогда, когда кгр протекает субсенсорно, его амплитуда оказывается большей, чем при той же силе внешнего раздражения, вызывающего одновременно возникновение ощущения. То, что субсенсорное раздражение вызывает, при прочих равных условиях, более мощную вегетативную реакцию, чем раздражения, вызывающие ощущения, может быть продемонстрировано случаями измерений величин кгр, проведенных при силах раздражения, лежащих около порога ощущений. На рис. 4 отчетливо видно, что при достижении раздражающим током порога ощущения происходит падение величины кгр.

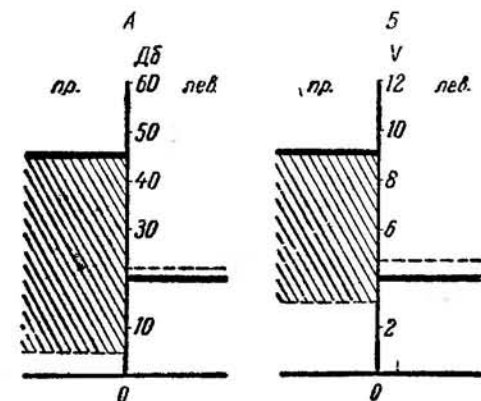


Рис. 3. Взаимосотношение порогов кожно-гальванического рефлекса (кгр) и порогов ощущения у больной М. (рис. 1) при звуковом раздражении уха и электрическом раздражении кожи. А — цифры обозначают интенсивность звукового раздражения в дБ относительно нормального порога слышимости (0); сплошная жирная линия — порог слухового ощущения; пунктирная — порог кгр, возникающего при звуковом раздражении. Б — сплошная жирная линия — порог ощущения при электрическом раздражении кожи; пунктир — порог кгр при том же раздражении; цифры — интенсивность раздражения в вольтах; заштрихованные площади — реакции на неощуаемые раздражения (диапазон субсенсорной активности), слева (на пораженной стороне); справа (нормальная сторона) субсенсорные реакции отсутствуют.

Появление ощущения сопровождается возникновением еще одной характерной черты — явлениями повышения чувствительности. На рис. 5 отчетливо видно, как после первого ощущаемого раздражения начинает понижаться порог ощущения при нанесении последующих раздражений. Это ведет к тому, что область субсенсорных реакций (диапазон субсенсорной активности) сокращается; если до момента возникновения первого ощущения этот диапазон простирался от 10 до 17 вольт, то после возникновения ощущений и наблюдаемого понижения порогов диапазон сокращается до 11—15 вольт. На рис. 5 также отчетливо видно, что одновременно с возникновением ощущений уменьшается амплитуда кгр.

Эти факты позволяют думать, что процесс, ведущий к возникновению ощущения, подавляет в определенных условиях течение вегетативной реакции.



Таким образом, основные факты, полученные при исследовании кгр, принципиально совершенно совпадают с данными изучения другой вегетативной реакции — улитко-зрачкового рефлекса.

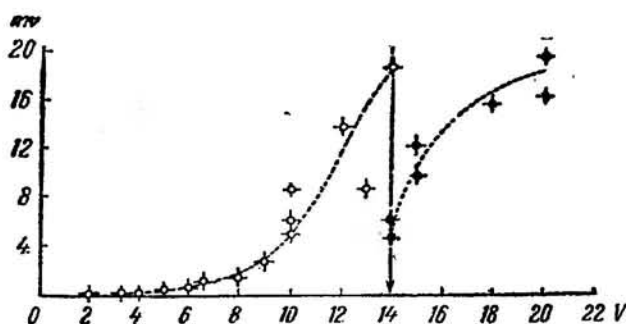
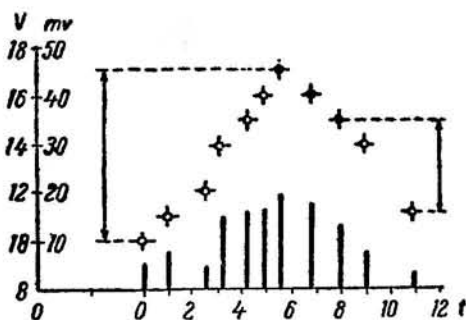


Рис. 4. Зависимость величины кожно-гальванического рефлекса (кгр) от интенсивности неощущаемых и ощущаемых раздражений кожи у больной Ф. (гемипарестезия после закрытой травмы головного мозга без выраженных локальных симптомов). По оси ординат — величина кгр в милливольтках; по оси абсцисс — интенсивность электрического раздражения кожи в вольтах; белые кружки — кгр на неощущаемые раздражения; черные кружки — на ощущаемые раздражения; стрелка при 14 V обозначает порог ощущения, диапазон субсенсорной активности — от 5 до 14 V. Обратите внимание на падение величины кгр при действии пороговых ощущаемых раздражений.

Исследование больных с нарушениями чувствительности, связанными с поражениями, лежащими на другом уровне центральной нервной системы (сирингомиелиоз, кровоизлияние в области Варолиева моста, нарушения целостности нервных стволов), показало, что пороги кгр в этих случаях всегда лежат выше, чем пороги ощущений.

Рис. 5. Изменения в течение опыта порогов ощущения при электрическом раздражении кожи, а также порогов и величины кгр у больной М. (рис. 1 и 3). По оси абсцисс — время нанесения отдельных раздражений; по оси ординат — интенсивность раздражения кожи в вольтах и величина кгр в милливольтках; белые кружки — кгр при действии неощущаемых раздражений; черные кружки — кгр при ощущаемых раздражениях; вертикальные линии — величина кгр, соответствующая данной силе раздражения; стрелками обозначен диапазон субсенсорной активности: 1) до нанесения первого ощущаемого раздражения; 2) после нанесения третьего ощущаемого раздражения.



Таким образом, наличие субсенсорных кгр, дающее возможность количественного определения зоны действия неощущаемых раздражений, может быть использовано для оценки происхождения наблюдаемых нарушений чувствительности. С этой точки зрения применение описанного метода сопоставления порогов объективной реакции (кгр) и порогов ощущения, несомненно, должно оказаться полезным для клиники расстройств чувствительности.

Следует указать, что в литературе приводятся факты, свидетельствующие о наличии вегетативных реакций, в частности кожно-гальванического рефлекса при раздражении кожной поверхности при истерической анестезии (Мясищев, 1929; Levine, 1930; Gregor, 1927; Sullivan, 1944). Отмечается также (Gregor, 1927), что кгр значительно менее выражен при органических поражениях нервной системы. Какие-либо указания на взаимоотношения порогов ощущения и порогов кгр отсутствуют.

Обратимся теперь к третьему типу исследованных нами реакций — к условно-рефлекторным ответам. Может ли стать субсенсорный раздражитель сигналом условной реакции?

В условиях патологического понижения чувствительности нам не удавалось наблюдать образования условных связей на те раздражения, которые лежали ниже порога ощущения и могли вызвать возникновение субсенсорных вегетативных рефлексов. Лишь тогда, когда раздражитель достигал порога ощущения, он мог служить условным сигналом.

Эти факты были получены при изучении произвольной двигательной условно-рефлекторной реакции (условными сигналами служили звуковые раздражения, лежащие: на 5—10 дб ниже порога, на пороге и на 5—15 дб выше порога слухового ощущения у больных с понижением слуха посткоммоционного происхождения) (Гершуни, Алексеенко и др., 1945).

В дальнейшей нашей работе для систематического изучения вопроса о взаимоотношении порогов ощущения и порогов условно-рефлекторной реакции мы приступили к опытам в условиях нормальной деятельности органов чувств. Реакцией, которая была использована для изучения условных связей, служил кожно-гальванический рефлекс (Гершуни, 1946; Гершуни и Короткин, 1947; Короткин, 1947).

Методика опытов в основном состояла в следующем: очень слабые звуковые раздражения, лежащие всего лишь на несколько децибел выше порога слышимости, сочетались с сильным электрическим раздражением кожи, вызывающим кгр. После небольшого числа сочетаний звук, бывший ранее инактивным, начинал вызывать условный кгр. После этого интенсивность звуковых сигналов ослаблялась и доводилась до величин, находящихся на пороге, а затем ниже порога ощущения. В обычных условиях опыта порог условного рефлекса совпадал с порогом ощущения. Таким образом могли быть определены слуховые пороги по объективной реакции (условному рефлексу) и субъективной реакции (ощущению).

На рис. 6 приведены типичные данные измерения порогов слуховых ощущений и порогов условно-рефлекторных реакций на звуковые раздражения у одного из испытуемых (к настоящему моменту исследовано 15 человек). Как видно из рисунка, пороги ощущения и пороги условных сигналов очень точно совпадают друг с другом. Это совпадение порогов ощущений и порогов условных ответов получено в результате очень большого числа измерений и является выражением, статистически наиболее часто встречающихся условий эксперимента.

Однако, в определенных условиях могли быть обнаружены условно-рефлекторные ответы на раздражения, лежащие ниже порога ощущения. Одним из условий, способствующих проявлению субсенсорных условных реакций, является повышение порогов ощущения. Поэтому эти явления могут быть обнаружены в периоды, предшествующие легкой дремоте, при введении снотворных (люминала) (рис. 7), а также и при действии фармакологических агентов, вызывающих повышение порога ощущения, без каких-либо признаков дремотного состояния (напр., фенामी у некоторых испытуемых). Появление субсенсорных условных ответов является легко преходящим феноменом, который может, например, исчезнуть при нанесении дополнительного, более сильного раздражения. В ряде случаев

субсенсорные ответы возникают у некоторых испытуемых систематически в течение определенных промежутков времени, а затем исчезают.

Есть, однако, еще один путь создания благоприятных условий для обнаружения субсенсорных условных реакций, имеющий наибольшее принципиальное значение, ибо он не требует никаких дополнительных фармакологических воздействий и является типичным для нормальной деятельности центральной нервной системы. Такими являются условия одновременного воздействия раздражения на различные органы чувств. На рис. 8, основанном на опытах Короткина (1947), представлены данные, демонстрирующие появление субсенсорных условных реакций на звуковые раздражения при действии дополнительных раздражений на другую афферентную систему (зрительную); в этих условиях происходит повышение порогов слуховых ощущений, при относительном постоянстве порогов условных ответов, что и определяет появление субсенсорных реакций. Подобного же рода факты в самое последнее время были получены Чистович (неопубликованные данные). Опыт, представленный на рис. 8, интересен еще с одной точки зрения. Одновременно с повышением слуховых порогов, при действии дополнительного светового раздражения, условные рефлексы на ощущаемые звуковые раздражения резко уменьшаются или исчезают; на этом фоне, однако, легко проявляются реакции на неощущаемые (субсенсорные) раздражения. Этот очень важный факт, заставляющий думать о различиях в характере протекания условных реакций на сенсорные и субсенсорные раздражения, в настоящее время подвергается тщательной экспериментальной проверке.

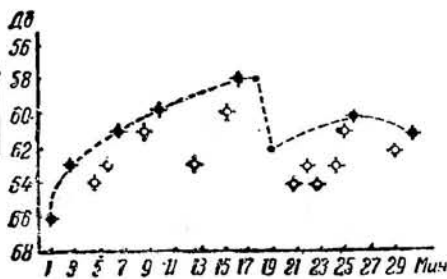


Рис. 7. Испытуемый И. Опыт с применением люминала в дозировке 0,1 г (дача за 1 ч. 45 мин. до опыта). Черная точка обозначает порог ощущения. Остальные обозначения те же, что на рис. 6.

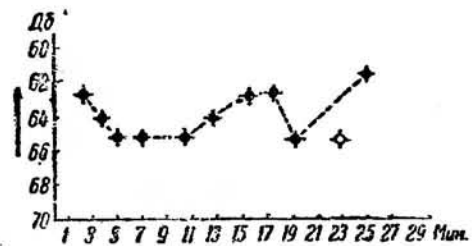


Рис. 6. Взаимоотношение порогов слухового ощущения и порогов условного кожногальванического рефлекса на звуковые раздражения у испытуемого И. По оси абсцисс — время в минутах; по оси ординат — интенсивность звукового раздражения (3000 пер./сек.) в дБ при условно принятом нулевом уровне (0,05 V на зажимах электро-динамического телефона); направление стрелки показывает возрастание интенсивности звука; черный кружок с крестом обозначает наличие условного рефлекса на ощущаемые раздражения; белый кружок с крестом — наличие условного рефлекса на субсенсорные раздражения; пунктиром связаны точки, обозначающие порог ощущения. Обратите внимание на совпадение порога ощущения с порогом условной реакции; лишь на одно раздражение, лежащее ниже порога ощущения, возникает субсенсорный условный рефлекс.

С точки зрения оценки психологического состояния, в котором находится в условиях подобного опыта испытуемый, речь идет о попытке фиксации внимания на зрительных раздражениях при определении порогов ощущений и условно-рефлекторных реакций на звуковые раздражения. Это заключение вытекает из самих условий эксперимента; дача

световых сигналов в перемежающемся ритме от 10 до 15 в минуту сама по себе оказывалась недостаточной для сдвига слуховых порогов и появления субсенсорных реакций; лишь тогда, когда одновременно

испытуемый производил счет числа вспышек и оценку длительности каждой из них, наблюдалось это явление, демонстрируемое на рис. 8.

Таким образом, можно думать, что изменение состояния внимания должно характеризоваться не только изменением порогов ощущений, как это известно из целого ряда исследований (напр. Allers и Schömer, 1935; Семеновская, 1946), но также появлением субсенсорных реакций с тех афферентных систем, чувствительность которых понижается при перенесении внимания на раздражения, падающие на другой орган чувств.

Таким образом могут быть найдены состояния центральной нервной системы, при которых физиологические механизмы, ведущие к образованию условных связей и к возникновению ощущений, оказываются в каком-то диапазоне внешних раздражений расчлененными друг от друга. Уже теперь очевидно, что эти состояния могут наблюдаться в условиях нормальной деятельности центральной нервной системы человека.

Тот материал, которым мы располагаем в настоящее время, позволяет предполагать, что условия, при



Рис. 8. Испытуемый Н. Опыт с применением дополнительных световых сигналов. I — до применения световых раздражений; II — во время применения световых раздражений; III — после применения световых раздражений. Вертикальные жирные линии вверху изображают величину кожно-гальванического рефлекса в милливольтгах. В остальном обозначения те же, что на рис. 6 и 7.

сознания и вне его или, выражаясь более осторожно, вне сферы осознанных ощущений.

Сказанное заставляет думать о необходимости приближения экспериментальных методов к естественным условиям деятельности центральной нервной системы человека.

Следует подчеркнуть, что описанные выше условные реакции на неощущаемые (субсенсорные) раздражения могли быть обнаружены лишь при предварительной выработке этих рефлексов на раздражения, лежащие выше порога ощущения. Возможна ли в условиях нормальной высшей нервной деятельности также и выработка условных реакций на субсенсорные раздражения, должны показать будущие исследования. По аналогии с условно-рефлекторными реакциями, вырабатываемыми во время гипноза (Левин, 1933), можно думать о том, что промежуточные состояния между сном и бодрствованием окажутся благоприятными для подобного изучения.

Должно быть отмечено, что Baker (1938) описал возможность образования условного зрачкового рефлекса на неслышимые звуковые раздражения. Другие исследователи (Hilgard, Miller и Ohlson, 1941) не смогли подтвердить описанного им факта. Панов (1933) и Перель-

вайт предполагают, что условия, при которых происходит одновременное раздражение различных афферентных систем, являются наиболее благоприятными для обнаружения субсенсорных условно-рефлекторных реакций. А ведь подобные условия множественного раздражения и постоянного взаимодействия различных афферентных систем (Орбели, 1934) наиболее приближаются к естественным условиям деятельности центральной нервной системы человека. Те постоянные изменения уровня возбудимости, которые происходят в условиях взаимного влияния различных рецепторных систем, должны определять тот объем физиологических ответных реакций на внешние раздражения, которые в данный момент будут протекать в сфере

ман (1943) описывали образование условных реакций на неслышимые звуковые раздражения у больных с нарушениями слуха. Расхождение данных, полученных двумя последними авторами, с данными Гершуни, Алексеенко и др., изложенными выше, указывает на неясность вопроса и необходимость его дальнейшего изучения.

Описанные выше субсенсорные реакции наблюдались при раздражении рецепторных аппаратов слуховой, тактильной и обонятельной систем. Есть все основания полагать, что подобные же реакции смогут быть обнаружены при деятельности других экстероцептивных систем. Изучение с этой точки зрения деятельности различных органов чувств является насущной задачей дальнейших исследований.

Следует указать, что особый случай расхождения порогов ощущения и порогов вегетативного рефлекса (зрачкового) описали Бронштейн и Лебединский (1946) при электрическом раздражении глаза.

Весьма интересен, но еще не изучен вопрос о субсенсорных реакциях у человека, которые могут наблюдаться при раздражении интероцептивных аппаратов. Как хорошо известно, вопросы интерорецепции являются предметом многостороннего изучения К. М. Быкова и его школы (Быков, 1944; Айрапетьянц, 1940; Черниговский, 1941). Как полагают Айрапетьянц и Быков (1942), возникающие при раздражении интерорецепторов рефлекторные реакции, а также связанные с ними условные рефлексы протекают вне сферы сознания („под сознанием“, по терминологии авторов).

Говорить что-либо определенное о протекании субсенсорных интероцептивных реакций у человека, поскольку до настоящего времени не изучен вопрос о взаимоотношении порогов ощущений и порогов реакций, возникающих при интероцептивном раздражении, и таким образом отсутствуют основные количественные признаки, дающие возможность устанавливать наличие субсенсорной активности, несомненно еще преждевременно. Но при общем обсуждении вероятности подобных явлений естественно возникает вопрос о том, какие собственно объективные реакции нервной системы следует обозначить как субсенсорные. Этот вопрос особенно остро встает при рассмотрении деятельности именно интероцептивной системы потому, что при ее раздражении несомненно возникают местные вегетативные рефлексы, являющиеся выражением и сегментарных реакций спинного мозга, и бульбарных реакций, и, наконец, реакций, осуществляемых за счет деятельности узлов и сплетений, находящихся в стенках самого желудочно-кишечного тракта. Называть субсенсорными все эти рефлексы, конечно, было бы неправильным. В подобном случае всякий местный вегетативный рефлекс или даже аксон-рефлекс, ведущий к изменению, например, просвета сосудистой стенки, следовало бы обозначать как субсенсорную реакцию, что лишило бы вообще это понятие ясно очерченного смысла и противоречило бы самому его существу.

Как вытекает из всего изложенного выше экспериментального материала, под субсенсорными реакциями понимаются реакции, в которых принимают участие высшие отделы центральной нервной системы (кора — подкорка — таламус), деятельность которых тесно связана с механизмами возникновения ощущения. Генерализованные вегетативные рефлексы, возникающие в нормальных условиях при действии раздражений, лежащих выше порога ощущения, и лишь в условиях патологического понижения чувствительности протекающие субсенсорно, электрические ответы коры мозга, условно-рефлекторные реакции и подобные им типы реакций, несомненно связанные с деятельностью высших отделов центральной нервной системы и находящиеся в определенных закономерных отношениях с механизмами, определяющими

возникновение ощущений, могут быть использованы как индикаторы субсенсорной активности.

Поэтому естественно, что для суждения об interoцептивных субсенсорных реакциях должны быть избраны соответствующие рефлекторные реакции, отражающие деятельность высших отделов центральной нервной системы.

Недавно Макаров (1947) сообщил о данных, касающихся электрического раздражения слизистой желудка у человека. Макаров, сравнивая пороговые интенсивности электрического раздражения, вызывающие сокращения желудка, с одной стороны, и возникновение неприятных ощущений, с другой, назвал эту разность порогов „диапазоном предощущений“ по аналогии, очевидно, с „диапазоном субсенсорной активности“ (Гершунн, Алексеенко и др., 1945); на основании изложенного никак нельзя считать правильным включение в понятие „предощущение“ таких не связанных друг с другом реакций, как моторная деятельность желудка и возникающее ощущение.

В самое последнее время Князева и Чистович в нашей лаборатории, при электрическом раздражении слизистой оболочки кишки у человека, не могли обнаружить кгр при раздражениях, лежащих ниже порога ощущения. Рефлексы возникали лишь при раздражениях, лежащих на пороге или выше порога ощущения. Как можно судить на основании этих данных, слизистая кишки реагирует на внешние раздражения по тому же типу, что и другие рецепторные поверхности, в частности поверхность кожи. Поэтому можно предполагать, что стойкие субсенсорные вегетативные реакции при раздражении interoцепторов, так же как при раздражении других рецепторных систем, должны наблюдаться в условиях патологии. Это соображение в настоящее время должно рассматриваться, конечно, как предварительное.<sup>1</sup>

На основании существующего экспериментального материала можно в настоящее время допустить разделение субсенсорных реакций на два типа.

Первый тип субсенсорных реакций наблюдается при стойком понижении возбудимости чувствительных систем. К нему, в первую очередь, должны быть отнесены субсенсорные вегетативные рефлексы и субсенсорные электрические ответы коры, наблюдаемые в определенных случаях патологического нарушения чувствительности. Эти стойкие субсенсорные реакции несомненно должны являться выражением патологических отношений между порогом ощущений и порогом объективных реакций.

Если в условиях нормальной деятельности органов чувств эти объективные реакции, и в частности вегетативные рефлексы, отражают вегетативный компонент общей эмоциональной реакции на внешние раздражители, то в условиях патологического понижения чувствительности вегетативная реакция возникает при отсутствии как осознанных ощущений, так и соответствующей двигательной реакции организма. Это расчленение физиологического комплекса, характеризующего эмоцию, делает осуществление вегетативной реакции биологически бессмысленным, ибо при этом отсутствует и ощущение и движение. Очевидно, это расчленение подчеркивает одну из существенных сторон патологического процесса, наблюдаемого при посттравматических и истерических нарушениях чувствительности. К этому же типу субсенсорных реакций, связанных со стойким понижением возбудимости чувствительных систем, могли бы быть отнесены условные реакции на неощущаемые раздражения, описанные при патологических нарушениях слуховой чувствительности Пановым и Перельманом, а также при гипнотических состояниях —

<sup>1</sup> С неопубликованными еще данными, касающимися эффектов раздражения кишки у человека, сообщенными А. В. Лебединским и А. И. Бронштейном, я познакомился после написания настоящей статьи и потому не могу входить в их обсуждение.

Левиним. Несомненно стойкая и значительная диссоциация между условными и сенсорными реакциями должна быть проявлением патологии. Однако, как уже указывалось выше, несмотря на принципиальную возможность явления, подобные патологические состояния еще ждут своего изучения.

Ко второму типу субсенсорных реакций должны быть отнесены реакции, наблюдаемые в условиях нормальной деятельности центральной нервной системы человека. Характерным для них является их чрезвычайная лабильность, легкость достижения данной реакцией уровня сознания и обратного перехода в область субсенсорного течения процесса. В их основе должны лежать нестойкие изменения уровня возбудимости в различных нервных комплексах, изменения, которые являются выражением беспрестанно сменяющихся функциональных отношений, складывающихся в центральной нервной системе при множественном раздражении органов чувств. К этому типу должны быть отнесены, в первую очередь, описанные выше субсенсорные условные рефлексы, наблюдаемые в условиях одновременного раздражения слухового и зрительного приборов. К нему могут быть также отнесены те кгр, которые наблюдаются в некоторых случаях при действии неосязаемых раздражений, при нормальной деятельности органов чувств.

К этому же типу, с известной оговоркой, правда, могут быть причислены субсенсорные условные рефлексы, наблюдаемые при воздействии фармакологических веществ (например люминала), создающих благоприятный фон для наблюдения. Впрочем, эти рефлексы могут рассматриваться, так же как некоторый переход между первым и вторым типами субсенсорных реакций.

Естественно возникает вопрос, как представить себе физиологические механизмы, определяющие возникновение обоих типов субсенсорных реакций.

В отношении реакций первого типа можно думать, что их возникновение определяется, как уже говорилось, стойким понижением возбудимости, охватывающим определенные кортикальные или таламо-кортикальные функциональные системы. Это понижение возбудимости нарушает те механизмы, которые ведут к возникновению ощущения, не подавляя одновременно, а скорее даже высвобождая проявления деятельности других таламо-кортикальных систем; выражением этой деятельности и являются описываемые субсенсорные реакции.

Детальное обсуждение возможных черт этих механизмов носило бы, ввиду недостаточности соответствующих фактов, слишком умозрительный характер, для того чтобы его можно было признать целесообразным; поэтому в настоящее время можно сделать лишь несколько предварительных замечаний. Остановимся в качестве примера на субсенсорных электрических ответах коры мозга.

Изменения амплитуды спонтанных электрических ритмов мозга (электрический ответ коры у человека) схватывают при действии внешних раздражений обширные области коры; а priori это явление может определяться: 1) распространением влияний, исходящих от проекционных областей коры (зрительной, слуховой, тактильной и т. д. в зависимости от вида раздражений) после прихода к ним возбуждения (первичной корковой волны); это, если можно так выразиться, кортико-кортикальный путь распространения возбуждения; 2) распространением влияний, после прихода возбуждения к таламическим ядрам, по диффузным таламо-кортикальным связям к различным отделам коры (Loriente de No, 1938), независимо от возбуждения проекционных зон. Этот путь можно было бы обозначить — диффузный таламо-кортикальный; в литературе имеются указания о наличии подобного рода влияний на электрическую деятель-

ность коры, осуществляемых по таламо-кортикальным связям, минуя проекционные области (Morison, Finley, Lothrop, 1943); 3) распространением влияний после прихода возбуждения к проекционным областям коры по кортико-фугальным путям к таламическим ядрам и от последних вновь к определенным областям коры; этот кортико-таламо-кортикальный путь влияния описан в многочисленных работах Dusser de Barrenne и его сотрудников.

Допустим, что патологические состояния, для которых характерны субсенсорные реакции, выражаются в понижении возбудимости клеток определенных слоев коры, которое распространяется на области проекции различных органов чувств (об этом, а также обсуждение вопроса о возможности объяснения падения возбудимости тормозным процессом см. Гершуни, Алексеев и др., 1945).

Это падение возбудимости вызывает нарушение реакций, определяющих возникновение ощущений. Это нарушение находит свое выражение как в резком повышении порога ощущений (сенсорная реакция может осуществляться лишь при значительной интенсивности внешнего раздражения, при которой в кору с периферии должно поступать огромное число нервных импульсов), так и в изменении качества ощущений. Между тем, электрический ответ коры продолжает осуществляться при той же малой интенсивности внешнего раздражения, а следовательно при том же малом числе импульсов, поступающих с периферии. Следовательно, падение возбудимости корковых элементов, связанных с возникновением ощущений, оставляет открытыми те пути, через которые осуществляется электрический ответ коры. Этими путями могут быть диффузные таламо-кортикальные связи, а также распространение возбуждения по кортико-кортикальным или кортико-таламо-кортикальным путям, но за счет других элементов или слоев коры, чем те, которые определяют возникновение сенсорных реакций. Было бы бесцельным, без наличия фактического материала, детализировать различные из этих возможностей. Принципиальное же значение их упоминания заключается в том, что они показывают необходимость дальнейшего изучения признаков функционального и пространственного разграничения объективных реакций высших отделов центральной нервной системы по их связи с возникновением ощущения.

Относительно механизмов возникновения субсенсорных реакций, наблюдаемых в условиях нормальной деятельности органов чувств, в настоящий момент мало что можно добавить к тому, что было сказано ранее о беспрестанно сменяющихся уровнях возбудимости различных функциональных систем.

С более общей точки зрения представленный выше материал изучения субсенсорных реакций показывает, что весьма сложные типы реакций, связанные с деятельностью субкортикальных и кортикальных механизмов, как то электрический ответ коры и кожно-гальванический рефлекс, отражают такой уровень организации деятельности центральной нервной системы, который еще недостаточен для возникновения ощущения. Это менее высоко организованный тип реакций, на который, очевидно, если можно так выразиться, наслаиваются сенсорные механизмы.

Тот уровень организации нервной деятельности, который необходим для осуществления условно-рефлекторных реакций, несомненно очень близок к уровню, необходимому для возникновения ощущений. Это, однако, близость, но не идентичность. Возможность в определенных условиях расслоения условных и сенсорных реакций и более раннее выпадение последних, на основании эволюционного принципа распада нервных функций, введенного в неврологию Н. Jackson (1898) и широко развиваемого как общий принцип анализа физиологических функций



Орбели (1935, 1942), позволяет думать о том, что дифференцированные ощущения отражают некоторую, более высокую, чем простые условные рефлексы, степень организации нервных процессов. Эти соображения заставляют искать те особые соотношения, которые должны быть свойственны сенсорному уровню организации нервной деятельности.

Весьма интересно сопоставление представленных данных о субсенсорных реакциях с данными психологического изучения человека.

Как известно, изучение закономерностей психической деятельности человека приводит к заключению, что даже сложные виды этой деятельности могут быть неосознанными [например Freud (Фрейд, 1924) Jannet, Леонтьев, 1940, 1946]. В определенных условиях, однако, эти явления достигают сознания, что определяет возможность их изучения. Постоянные переходы этих „предсознательных“ явлений в сознательные и сознательных в „предсознательные“ выражают одну из существенных сторон динамики психических процессов.

Когда мы рассматриваем эти представления о динамике психических процессов, которые основаны на реальном изучении протекающих психических явлений, мы не можем не констатировать чрезвычайно существенного для нас положения: наличие неосознанных психических реакций и процесс их осознания рассматриваются психологами как одно из важнейших явлений в построении психической деятельности человека.

При изучении субсенсорных реакций мы со своей стороны подходим в какой-то степени к изучению более элементарной, но сравнимой группы явлений. Пользуясь методами экспериментальной физиологии, включающими методы физиологии органов чувств и методы объективного изучения проявлений высшей нервной деятельности, мы изучаем в наиболее простом виде физиологические закономерности, лежащие в основе процесса осознания. Что такое с психологической точки зрения субсенсорный условный рефлекс?

Можно думать, что это есть элементарное выражение неосознанной психической реакции.

Может быть, в настоящее время еще преждевременно проводить более детализированные параллели, но одно представляется очевидным: изучение закономерностей возникновения субсенсорных реакций не может не быть весьма существенным для понимания физиологических механизмов, лежащих в основе неосознанных проявлений психической деятельности. С этой точки зрения некоторые факты, полученные в настоящее время, позволяющие думать об определенных чертах физиологических закономерностей, характеризующих переход реакций от субсенсорного к сенсорному уровню (т. е. от неосознанных явлений к осознанным), заслуживают особого внимания.

Как видно из изложенных выше фактов, момент достижения порога ощущения (возникновение осознанной реакции) в определенных условиях сопровождается подавлением вегетативных рефлексов (рис. 4 и 5), а также условно-рефлекторных реакций (рис. 8). Если к этому добавить, что условные (временные) связи между дифференцированными ощущениями в условиях нормальной деятельности центральной нервной системы практически совершенно подавлены,<sup>1</sup> то естественно напрашивается заключение о том, что подавление определенной группы протекающих субсенсорно реакций (в том числе и условно-рефлекторных) является

<sup>1</sup> Изложение данных, касающихся этих явлений, будет дано в одном из последующих сообщений, в котором также будет критически обсужден вопрос о так называемых сенсорных условных рефлексах (Богословский, 1936, и др.; обзор — Кравков, 1946).

одной из тех необходимых черт, которые характеризуют момент достижения физиологическими процессами сенсорного уровня интеграций.

Момент возникновения ощущения должен, таким образом, характеризоваться значительной перестройкой взаимоотношения физиологических реакций в центральной нервной системе. Другое проявление этой перестройки заключается в понижении порогов ощущений, как отчетливо видно из данных, приводимых на рис. 5. В основе этого повышения чувствительности очевидно лежит особый случай суммации, наблюдаемый лишь при действии ощущаемых раздражений, описанный и детально изученный Бронштейном (1946), обозначившим это явление термином „сенсбилизация“.

Резкое возрастание суммационной способности центральной нервной системы после достижения порога ощущения недавно описал Алексеев (1947).

Это стойкое повышение чувствительности, связанное с возникновением порогового ощущения, может быть до известной степени уподоблено возникновению доминантного очага (Ухтомский), на что указывал Алексеев. Существенным является, однако, не столько проведение подобной аналогии вообще, сколько подчеркивание того факта, что легкость образования доминантного очага в этих условиях является характерной именно для сенсорного, а не субсенсорного уровня протекания реакций.

В связи со сказанным естественным является упомянутое ранее допущение, что нарушение нормальных взаимоотношений, характеризующих физиологические процессы перехода субсенсорных реакций в сенсорные, должно быть свойственно многочисленным патологическим состояниям центральной нервной системы. Так, в частности, представляется очевидным, что стойкое затруднение в достижении субсенсорных условных рефлексов сенсорного уровня должно быть характерным для таких патологических состояний, при которых наблюдается сложная, автоматизированная неосознанная деятельность.

Все изложенное позволяет думать, что изучение субсенсорных реакций должно быть существенным для понимания общих физиологических механизмов, лежащих в основе ощущений как одного из специфических проявлений высшей нервной (психической) деятельности человека.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш., Уч. зап. Лен. Гос. унив., 13, 40, 1940.  
 Айрапетьянц Э. Ш. и К. М. Быков, Усп. совр. биол., 15, 273, 1942.  
 Алексеев М. А., Тез. докл. на научн. сесс. Лен. Гос. унив., 1946—1947.  
 Алексеев М. А. и О. С. Сахарова, Бюлл. eksper. биол. и медиц., 22, 3, 39, 1946.  
 Арапова А. А., Г. В. Гершун и Е. М. Орлова. (В печати).  
 Беритов И. С., Тр. Инст. физиол. им. Бериташвили Гр. з. Ак. Наук, 5, 195 и 283, 1943.  
 Богословский А. И., Физиол. журн. СССР, 20, 1017, 1936.  
 Бронштейн А. И. Сенсбилизация органов чувств. Изд. Военно-Мед. Акад. Кр. Аом., 1946.  
 Бронштейн А. И., Н. В. Зимкин и А. В. Лебединский, Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., 6, 309, 1944.  
 Бронштейн А. И. и А. В. Лебединский, Тез. докл. совещ. по физиол. опг. М., 1946.  
 Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. 1944.  
 Гершун Г. В. Усп. совр. биол., 13, 1, 1940; Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., 2, 210, 1945; Физиол. журн. СССР, 32, 43, 1946.

- Гершуни Г. В., Ю. А. Клаас, М. Н. Ливанов и А. М. Марусева, Тр. физиол. инст. им. Павлова Акад. Наук СССР, 7, 115, 1945.
- ✓ Гершуни Г. В., Н. Ю. Алексеенко, А. А. Арапова, Ю. А. Клаас, А. М. Марусева, Г. А. Образцова и А. П. Соловцова, Военно-мед. сборн., 2, 98, Изд. Акад. Наук СССР, 1945.
- ✓ Гершуни Г. В. и И. И. Короткин, ДАН СССР 1947. (В печати).
- Дунаевский Ф. Р., Усп. совр. биол., 8, 106, 1938.
- Зимкина А. М. и А. В. Лебединский, Журн. общ. биол., 6, 305, 1945.
- ✓ Клаас Ю. А. и Л. А. Чистович. (Готовится к печати).
- ✓ Короткин И. И., ДАН СССР, 1947 (В печати).
- ✓ Кравков С. В. Очерк общей психофизиологии органов чувств. Изд. Акад. Наук СССР, 1946.
- Лебединский А. В., Физиол. журн. СССР, 19, 945, 1935.
- Левин С. Л. Материалы к физиологии сегрегатных состояний коры мозга. Диссерт. 1-й Ленингр. мед. инст., 1933.
- Леонтьев А. Н. а) Развитие психики. Диссерт. на степ. докт. педагогич. наук. Педагогич. инст. им. Герцена, 1940; б) личное сообщение, 1946.
- Ливанов М. Н., Тр. Гос. Инст. мозга, III—IV, М., 1938.
- Макаров П. О., Арх. биол. наук, 60, 10, 1940; Тез. докл. совещ. по физиол. опт., М., 1946; Тез. докл. научн. сесс. Леж. Гос. унив., 1946—1947.
- Мясищев В. Н. Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, сб. 3, 233 и 458, 1929; Тр. Инст. мозга им. Бехтерева, 9, 135, 1939.
- ✓ Образцова Г. А., Тр. Физиол. инст. им. Павлова Акад. Наук СССР, 2, 1947.
- ✓ Орбели Л. А., Физиол. журн. СССР, 17, 1105, 1934; Лекции по физиологии нервной системы. Изд. 2-е, Медгиз, 1935; Усп. совр. биол., 75, 3, 1942; Лекции по вопросам высшей нервной деятельности. Изд. Акад. Наук СССР, 1945.
- Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. Гос. Издат., 1927; Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. Изд. 6-е, стр. 577, 1933.
- Панов А. Г. Сб. психо-физиологич. эксперимент. в клинике нервных и душевных болезней под ред. В. Н. Мясищева. Изд. Инст. мозга, 1933.
- Перельман Л. Б. Реактивная постконтузионная глухота. Медгиз, 1943.
- Самсонова В. Г., Пробл. физиол. опт., сб. 3, 113, 1946.
- Семевская Е. Н., Тез. докл. Совещ. по физиол. опт., М., 1946.
- Теплов Б. М., Пробл. физиол. опт., 7, 7, 1941.
- Фрейд З. Я и оно. Л., 1924.
- Черниговский В. Н. Исследование рецепторов некоторых внутренних органов, 1941.
- Шпильберг П. И., Физиол. журн. СССР, 28, 203, 1940; П. И. Пробл. физиол. опт. сб. 2, 127, 1944.
- Adrian E. D., J. Physiol., 100, 159, 1941.
- Allers R. u. E. Schrömer. Sitzungsber. Akad. d. Wiss. Wien, 144, 401, 1935.
- Baker L. Psychol. Monogr., 50, № 3, 1, 1938 (цит. по Hilgard и др.).
- Bartley H. Vision. New York, Изд. Van Nostrand Comp., 297, 1941.
- Davis P. A., J. Neurophysiol., 2, 494, 1939.
- Davis H., P. A. Davis. A. L. Loomis, E. N. Harvey a. G. Hobart, J. Neurophysiol., 2, 500, 1939.
- Darrow Ch. W., Physiol. Rev., 23, 1, 1943.
- Dusser de Barrenne I. G. a W. S. McCulloch, J. Neurophysiol., 4, 304, 1941.
- Granit R. a. W. A. Davis, Amer. J. Physiol., 98, 644, 1931.
- Gregor A. Abderhalden's Handb. d. Biolog. Arbeitsmethod., Abt. VI, Lief. 225, 1927.
- Harris A. I., M. C. R. Nides a. H. W. Magoun, J. Neurophysiol., 7, 231, 1944.
- Hilgard E. R., J. Miller a. J. A. Ohlson, J. Exper. Psychol., 29, 89, 1941.
- Hughes J. W. Proc. Roy. Soc., Ser. B., 724, 406, 1938.
- Jackson J. H., Brit. Med. J., 7, 65, 1898.
- Jasper H. Electroencephalography, гл. XIV (Penfield a. Erickson's Epilepsy and Cerebral Localisation, изд. C. Thomas, New York, 1941).
- Levine M. Bulet. John Hopkins Hosp., 46, 331, 1930.
- Lorrenste de No R. см. Fulton's Physiology of the Nervous System, 1938.
- Marshall W. H., J. A. Talbot a. H. W. Ades, J. Neurophysiol., 6, 1, 1943.
- Marshall W. H., C. N. Woolsey a. P. Bard, J. Neurophysiol., 4, 1, 1941.
- McCulloch W. S., Physiol. Rev., 24, 390, 1944.
- Monjé M., Zschr. f. Biol., 85, 349, 1926.
- Morison R., K. Finley a. G. Lothrop, J. Neurophysiol., 6, 243, 1943.
- Piéron H., J. Psychol., 37, 5, 1935 (цит. по Piéron a. Segal).
- Piéron H. a. J. Segal, J. Neurophysiol., 2, 178, 1939.
- Schwartz H. G., Arch. Neurol. a. Psychiat., Chicago, 38, 308, 1937.
- Solomon Ph., Arch. Neurol. a. Psychiat., Chicago, 34, 818, 1935.
- Sullivan I. D. Arch. Neurol. a. Psychiat., Chicago, 57, 84, 1944.

Titeca J., J. belge de Neurol. et Psychiat., 38, 442, 1938.  
Urbantschitch V., Pflüg. Arch., 25, 339, 1881.  
Vogelsang K. Ergebn. d. Physiol., 26, 122, 1928.

---

A STUDY OF SUBSENSORY REACTIONS DURING THE ACTIVITY  
OF THE SENSE ORGANS

By *G. V. Gersuni*

The Pavlov Physiological Institute of the Academy of Sciences of the USSR, Leningrad

---