

Л. А. Матинян

УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ У ЧЕРЕПАХ В НОРМЕ, ПОСЛЕ ПЕРЕРЕЗКИ ЗАДНЕЙ ПОЛОВИНЫ СПИННОГО МОЗГА И УДАЛЕНИЯ ПЕРЕДНЕГО МОЗГА*

Изучению условных рефлексов у низших позвоночных животных (амфибии, рептилии) посвящен ряд работ, страдающих противоречивыми данными и выводами. В то время как К. М. Леутский (1929), изучая условные рефлексы у озерной лягушки (*Rana ridibunda*), выяснил, что прочные оборонительные рефлексы у этой особи вырабатываются через 15—20 сочетаний, а Л. П. Котляревский (1941) обнаружил, что условные рефлексы у нее на сердце вырабатываются через 3—5 подкреплений, другие авторы — И. С. Беритов (1932), Б. И. Баяндуров (1932), Я. М. Ярошевский (1941), Д. А. Бирюков (1948), А. К. Щербаков (1936), Т. В. Секретарева (1948), наоборот, отмечают большие трудности выработки условных рефлексов у различных амфибий. Последнего взгляда придерживается и А. И. Карамян (1956), показавший, что у амфибий оборонительные рефлексы на свет и звонок вырабатываются лишь через большое количество сочетаний условного и безусловного раздражителей, причем выработанные рефлексы оказывались нестойкими.

Условные рефлексы у черепах являлись предметом специального изучения ряда авторов: П. М. Никифоровский (1926), Н. А. Голубев (1926), К. Л. Поляков (1930), Э. А. Асратян, А. М. Алексанян, Р. О. Барсегян (1933), В. В. Черномордников (1953), О. В. Третьякова (1953), Л. А. Матинян (1956), А. В. Бару, О. В. Малиновский и др. (1956), М. М. Каримова (1956). Но эти работы также не лишены указанных недостатков.

Так, по П. М. Никифоровскому и К. Л. Полякову условные оборонительные рефлексы у черепахи появляются после 30—600 сочетаний, а по Э. А. Асратяну и А. М. Алексаняну (1930) они образуются довольно быстро — после 5—20 сочетаний условного и безусловного раздражителей. Это можно объяснить разнотипностью применяемых методик, силой условных раздражителей и др. моментами.

Все вышеизложенное указывает на необходимость дальнейшего изучения условных рефлексов у низших позвоночных животных.

* Доложено в октябре на II совещании, посвященном компенсаторным приспособлениям при органических поражениях центральной нервной системы. Тезисы докладов, Ереван, 1956.

До последнего времени остается совершенно неизученной условнорефлекторная деятельность у черепах после перерезки задней половины спинного мозга.

Исследованиями Э. А. Асратяна (1956) и его сотрудников (Р. О. Барсегян, 1956; Л. С. Исаакян, 1956; Т. Г. Урганджян, 1956) установлено, что у высших млекопитающих животных в раннем онтогенезе перерезка задней половины спинного мозга вызывает нарушения условных рефлексов, соматических и вегетативных функций в несравненно более слабой степени, чем у взрослых животных. Возникшие расстройства компенсировались быстрее и в более совершенном виде. При этом участие коры больших полушарий в процессах компенсации функций гораздо менее значительно, чем у взрослых животных.

Продолжая наши прежние исследования* в целях дальнейшего изучения эволюции компенсаторных приспособлений нервной системы и физиологического их анализа, в настоящей работе мы поставили перед собой задачу изучить условнорефлекторную деятельность у черепах как с интактной нервной системой, так и после перерезки задней половины спинного мозга, а также после удаления переднего мозга.

Методика

Опыты ставились на 24 пресноводных черепахах (*Clemmys caspica*, *Caspica*) в течение лета 1955—1956 гг.

У черепах вырабатывались электрооборонительные двигательные условные рефлексы по методике Э. А. Асратяна, А. М. Алексаняна и Р. О. Барсегян, несколько видоизмененной нами. Одновременно регистрировались движения передних конечностей и левой задней конечности, раздражаемой электрическим током. С целью наибольшей точности, перед каждым опытом определялась пороговая величина электрического тока, необходимая для вызова двигательной реакции, затем, сблизив на 5 см первичную и вторичную катушки саинного аппарата, начинали опыт.

Условными раздражителями служили бульканье, звонок, свет и постукивание по щиту черепахи. Условный раздражитель на одну-три секунды предшествовал безусловному раздражителю и продолжал совместно с ним действовать в течение определенного времени. Безусловным раздражителем служил электрический ток. Между условными раздражителями давались интервалы, продолжительностью от 1 до 3 минут.

У двух черепах вырабатывался условный рефлекс на бульканье, у четырех—на звонок, у четырех других—на свет (лампочка 6 w), у 14—на щитомеханический раздражитель. В число последних входило пять молодых черепашек (весом до 400 г).

* Л. А. Матинян, Труды Института физиологии АН АрмССР, 1950, т. III, стр. 52; ДАН СССР, т. 110, № 5, 1956, стр. 871; Труды института физиологии АН АрмССР, вып. II, 1957, стр. 209.

У пяти взрослых черепах была произведена перерезка задней половины спинного мозга между VIII шейным и I грудным позвонками (что соответствует шву между I—II невральными пластинками спинного щита). Подход к спинному мозгу осуществлялся с помощью методики, описанной нами ранее (Л. А. Матинян, 1950). Перерезка задней половины спинного мозга производилась специально изготовленным нами, изогнутым под прямым углом, маленьким ланцетом. Операция производилась без наркоза, кровотечений при перерезке спинного мозга в указанном месте не было. По окончании операции костный дефект закрывался вощеной бумагой, затем зубным цементом (силикат-цемент), который заливался воском. Из указанных пяти черепах у двух был удален передний мозг по методике, описанной нами ранее (Матинян Л. А., 1957). Возраст черепах определялся по методике А. М. Сергеева (1937).

Полученные результаты

а) Условные рефлексы у черепах в норме

Проведенные исследования показали, что на бульканье, несмотря на большое количество сочетаний (до 360), прочного условного рефлекса выработать не удастся. После 7—8 опытов (52—65 сочетаний) хотя и появляются очень слабо выраженные условные рефлексы, однако в течение опыта они быстро исчезают.

В последующие дни они не проявляются, но изредка, 1—2 раза, возникают вновь в очень слабой форме.

На звонок также не удалось выработать прочного условного рефлекса, несмотря на применение большого количества сочетаний (до 352). Тем не менее, условнорефлекторные реакции на звонок наблюдались чаще, чем на бульканье.

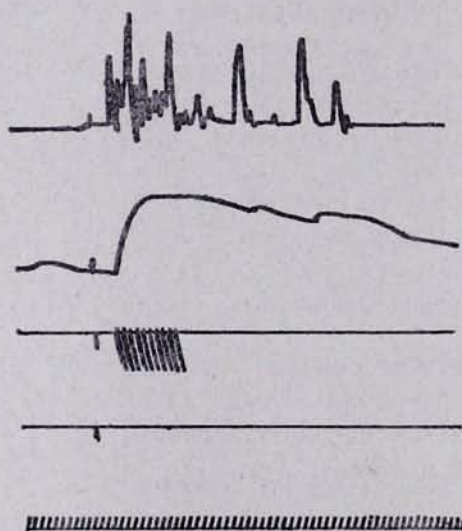
Условный рефлекс на оптический раздражитель (свет) появляется впервые на 5 и 7-й день его применения (после 40 или 52 сочетаний). Появившиеся условные рефлексы довольно непрочны, легко исчезают и вновь появляются в слабой форме. На 21—24-й день опыта (174—213 сочетаний) условные рефлексы становятся хорошо выраженными и прочными. При этом дача света вызывает у черепах не только защитную двигательную реакцию передними и задними конечностями, но даже агрессию. У черепах появлялась агрессия на свет электрической лампочки.

Лучше всего условнодвигательные реакции возникали при применении щитомеханического раздражителя в виде ритмического постукивания электрическим молоточком по щиту. Условные рефлексы возникали после 15—30 сочетаний и вскоре, через 33—57 сочетаний, становились прочными (фиг. 1).

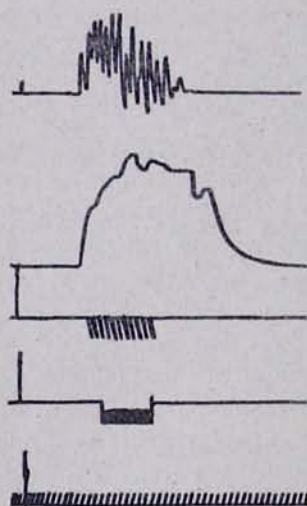
На фиг. 1 представлена кимограмма, полученная у взрослой (22-летней) черепахи. Как видно из кимограммы, после 16—17 применений условного раздражителя появляются условные рефлексы, но они еще малы. Они почти достигают величины безусловных рефлексов на 33-м сочетании, как это видно из фиг. 2 кимографической записи той же черепахи.



Фиг. 1. Черепаха № 23, самка, вес—1370 г, 22 лет. Опыт от 3.VIII 1955 г. Электрооборонительные условные рефлексы. *Обозначения сверху вниз:* запись двигательной реакции передних конечностей, задней левой конечности, отметка условного раздражителя (постукивание электрическим молоточком), отметка безусловного раздражителя, отметка времени (деление равно 1 сек.)



Фиг. 2. Черепаха № 23. Опыт от 4.VIII 1955 г. Электрооборонительные условные рефлексы. (Обозначения см. на фиг. 1)



Фиг. 3. Черепашка № 22, 5 лет, самка, вес—400 г. Опыт от 3.VIII 1955 г. Электрооборонительные условные рефлексы. (Обозначения см. на фиг. 1)

У молодых черепашек (весом 400 г, 5 лет) условнодвигательные рефлексы возникали через 3—5 сочетаний, что видно из приведенной на фиг. 3 кимограммы, полученной у черепахи № 22. Условнодвигательная реакция у нее появилась на 3-м сочетании условного щитомеханического раздражителя с безусловным.

Для оценки прочности выработанных и закрепившихся у некоторых взрослых черепах положительных условных рефлексов опыты прерывались на 10—15 дней. Ставились также специальные опыты с угашением условного рефлекса на щитомеханический раздражитель. В результате выяснялось, что угашение во время перерыва щитомеханические условные рефлексы после 1—3 подкреплений восстанавливались.

Опыты показали, что угашение наступает после 9—22-кратного изолированного применения условного щитомеханического раздражителя при односторонних интервалах. Значительное уменьшение рефлексов начиналось после 2—3-го применения и оно носило волнообразный характер. Восстановление угашенного рефлекса происходило очень быстро—после 2—4 подкреплений.

б) Условные рефлексы у черепах после перерезки задней половины спинного мозга

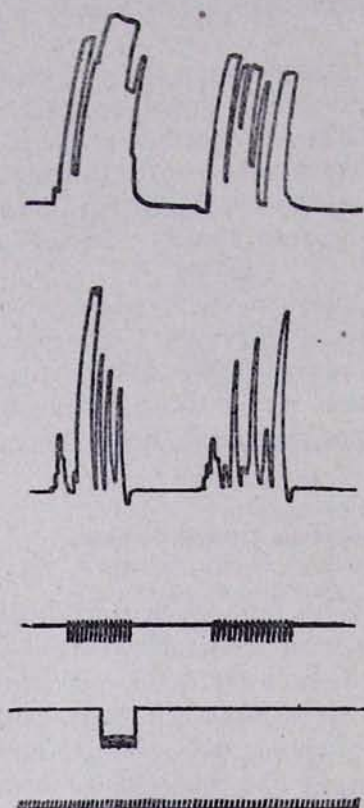
С целью выяснения скорости и характера выработки условных рефлексов до и после операции (перерезка задней половины спинного мозга) подопытные черепахи были выделены в две группы. У первой группы подопытных пресмыкающихся (три взрослые черепахи) вырабатывались электрооборонительные условные рефлексы на щитомеханический раздражитель, и лишь после их закрепления производилась перерезка задней половины спинного мозга. У второй группы (две взрослые черепахи) сперва перерезалась задняя половина спинного мозга, а затем вырабатывался условный рефлекс на щитомеханический раздражитель.

У оперированных черепах наблюдались нарушения чувствительности и быстро проходящие двигательные нарушения (5—8 дней), о чем подробно сообщено в предыдущих наших работах (Матинян Л. А., 1956; Епремян Г. А. и Матинян Л. А., 1957).

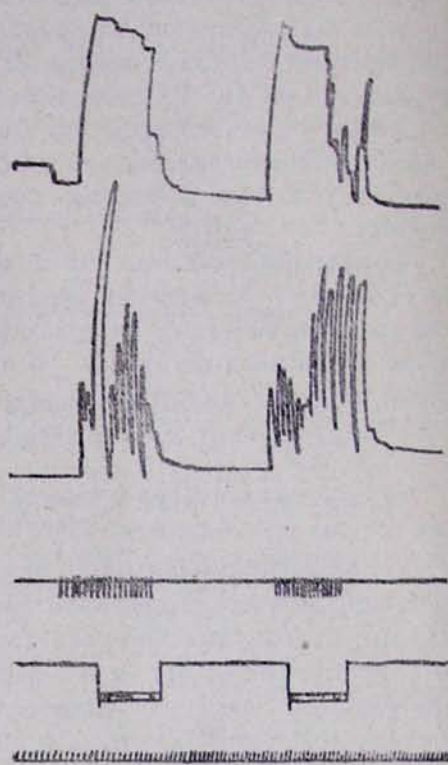
На следующий день после перерезки задней половины спинного мозга образованные ранее условные рефлексы исчезли, но они появлялись вновь после 1—2 сочетаний, доходя до нормальных величин (фиг. 4, 5). Необходимо подчеркнуть, что в это время опорная и локomotorная функции задних конечностей оставались еще нарушенными.

Опыты с черепахами второй группы показали, что щитомеханический условный рефлекс может быть выработан и после перерезки задней половины спинного мозга (фиг. 6, 7). При этом условные рефлексы у таких черепах образуются так же, как и у интактных.

Угашение и восстановление условного щитомеханического рефлекса у черепах с перерезкой задней половины спинного мозга, произведенные на 6—8-й день после операции (на 33—34-й день опыта),



Фиг. 4. Черепаха № 9, самец, вес—1300 г, 20 лет. Электрооборонительные условные рефлексы до операции. Обозначения сверху вниз: запись двигательной реакции задней левой конечности (раздражаемой током), передних конечностей, отметка условного раздражителя (постукивание электрическим молоточком), отметка безусловного раздражителя, отметка времени (деление равно 1 сек.)

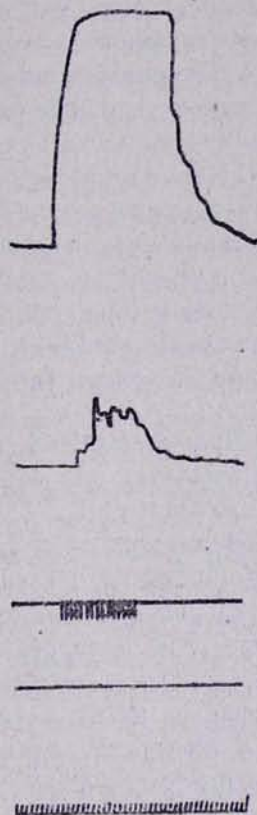
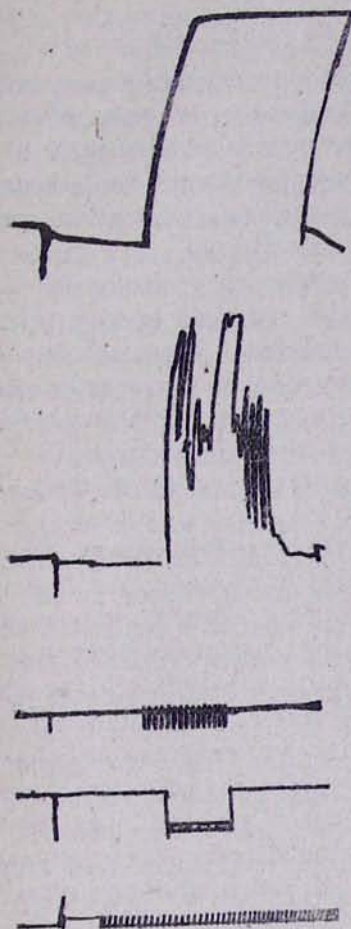


Фиг. 5. Черепаха № 9. Электрооборонительные условные рефлексы на следующий день после перерезки задней половины спинного мозга. (Обозначения см. на фиг. 4)

протекали примерно так же, как и в норме, однако полное угашение наступало позднее—после 36—38-кратного изолированного применения условного раздражителя. Последнее, возможно, объясняется тем, что поздние упрочившиеся условные рефлексы у черепах угасают с трудом.

в) Условные рефлексы у черепах после перерезки задней половины спинного мозга и удаления переднего мозга

С целью выяснения роли переднего мозга в компенсаторных приспособлениях мы удалили его большие полушария и обонятельные доли на 12-й день после спинальной операции у двух черепах (№ 7, 8, весом 1 кг, 18-летнего возраста) с прочно выработанными условными щитомеханическими рефлексами. Опыты, поставленные на второй день после операции, показали сохраненность условных рефлексов



Фиг. 6. Черепаха № 29. Выработка электрооборонительных условных рефлексов на 2-й день после перерезки задней половины спинного мозга при 14-м сочетании. (Обозначения см. фиг. 4)

Фиг. 7. Черепаха № 29. Электрооборонительный условный рефлекс на 2-й день после перерезки задней половины спинного мозга, при 16-м применении щитомеханического условного раздражителя. (Обозначения см. фиг. 4)

Фиг. 8. Черепаха № 7 самка, вес — 1000 г, 18 лет. Электрооборонительный условный рефлекс на 2-й день после удаления переднего мозга и на 12-й день после перерезки задней половины спинного мозга. (Обозначения см. фиг. 4)

(фиг. 8) при наличии повторных нарушений чувствительности и моторики, в основном, на задних лапках, компенсировавшихся в течение 11—14 дней после операции. Опытами установлено также, что у бесполушарных черепах, в отличие от нормальных, условные рефлексы угасают быстро, на третий день после удаления переднего мозга—на 7—10-м изолированном применении условного раздражителя. Точно так же и восстановление угашенного условного рефлекса происходит быстро—после 1—2-го подкрепления.

Анализ полученных результатов

Тот факт, что у нормальных черепах условнорефлекторные реакции на звонок наблюдались чаще, чем на бульканье, можно объяснить тем, что звучание звонка, помещенного внутри камеры, где находилась черепаха, сопровождалось вибрацией стенок камеры. Нам кажется, что в данном случае условным раздражителем служил не сам звук звонка, а вызываемая им вибрация стенок камеры.

По данным М. М. Каримовой (1956), изучавшей условнорефлекторную характеристику слухового анализатора черепах (сухопутных и болотных), при испытании низких тонов, действие которых сопровождается весьма ощутимой вибрацией, было замечено, что вибрация воспринимается черепахами и, при соответствующей интенсивности, может стать условным раздражителем. К сожалению, не указывается—одинаково ли воспринималась такая вибрация сухопутными и водяными черепахами.

По данным К. Л. Полякова (1930), изучавшего физиологию обонятельного и слухового анализатора у болотных черепах, используя условнорефлекторную методику П. М. Никифоровского, черепахи лучше воспринимают низкие тона, чем высокие, и отличаются способностью их дифференцирования. По-видимому, и в этих опытах не звук сам по себе служил условным раздражителем, а вибрация установки более низких частот, на которой находилась черепаха, вызванная источниками звука (камертон, органная труба и др.). Отсутствие прочного условного рефлекса на бульканье воды для нас было неожиданностью, так как в экологии водяных черепах этот раздражитель встречается чаще всего и естественно было допустить быстрое образование условных связей на бульканье.

Отсутствие прочных условнорефлекторных реакций на акустические раздражители (на бульканье) мы склонны объяснить эколого-биологическими особенностями пресноводных черепах, для которых привычным раздражителем служит вибрация водной среды. Как отмечает А. Сагг (1953), у черепах имеется даже вибрационное „сознание“. По-видимому, вибрация водной среды в жизни водяных черепах имеет большее значение, нежели звуковые раздражители.

Условные рефлексы у разных видов черепах (сухопутных, водяных) на различные оптические раздражители (свет, различные цвета) изучались рядом авторов (Д. В. Caseel, 1911; П. М. Никифоров-

ский, 1926; L. T. Evans и J. V. Quaranta, 1949; J. V. Quaranta, 1949; В. В. Черномордилов, 1953; М. М. Каримова, 1956). Эти исследования показали возможность выработки у черепах условных рефлексов как на свет, так и на различные цвета (черный, белый, красный, желтый, зеленый, фиолетовый, оранжевый, синий, серый). В то же время имеются указания (А. Сагг, 1953) на „умственное“ превосходство сухопутных черепах над водяными в усвоении сложностей экспериментальной обстановки. Ввиду вышеизложенного, определенный интерес представляло изучение условного рефлекса на свет у пресноводной каспийской черепахи. Полученные нами в этом отношении данные свидетельствуют о том, что и у этого вида черепах, подобно другим водяным черепахам (болотным *Emys orbicularis*, данные П. М. Никифоровского, М. М. Каримовой), можно выработать хорошо выраженные, прочные условные рефлексы на свет. Следовательно, у этих черепах достаточно хорошо развит зрительный анализатор.

Наши исследования показали также, что лучше всего условно-двигательные реакции возникают при применении механического раздражителя в виде ритмического постукивания электрическим молоточком по щиту. Этот условный раздражитель является для черепах биологически более сильным, чем звуковые и световые.

По нашим наблюдениям, одна черепаха, нападая на другую, ударяет своим щитом по щиту противника. Кроме того, при половом рефлексе самец передней частью своего щита ударяет по задней части щита самки. Известно также, что щит служит защитой от механических повреждений. Отсюда и понятно, почему механическое раздражение щита должно служить условным сигналом для различной деятельности черепахи (нападение, защита, половой рефлекс и т. д.). Эти наблюдения еще раз подчеркивают значение привычных раздражителей в формировании высшей нервной деятельности в филогенезе позвоночных. Хотя черепахи находятся на низких ступенях развития позвоночных, тем не менее им свойственна высокая способность образования условных связей на адекватные раздражители среды. Из этого факта явствует также, что способность образования временных связей является древним и вместе с тем примитивным видом нервной деятельности.

Факт кратковременного исчезновения условных рефлексов у черепах после перерезки задней половины спинного мозга и их быстрого восстановления до нормальных величин можно объяснить развитием очень слабого спинального шока. С другой стороны, можно предположить, что у черепах чувствительные пути, связывающие щит с головным мозгом, проходят также и через переднюю половину спинного мозга в виде рассеянных элементов. Если предположить, что чувствительные пути у черепах от щита проходят в переднюю половину спинного мозга, то легко представить, почему у них пере-

резка задней половины спинного мозга не препятствует проявлению ранее выработанных условных рефлексов.

Интересно, что после перерезки задней половины спинного мозга у черепах без труда вырабатываются новые рефлексы. Этот факт также можно объяснить наличием у них чувствительных путей от щита к головному мозгу через переднюю половину спинного мозга.

По данным Э. А. Асратяна (1953) условные рефлексы после перерезки задней половины спинного мозга у собак образуются раньше, чем устанавливается нормальная ходьба. То же самое мы наблюдали у черепах. При неполном еще восстановлении пораженной конечности (когда ходьба у черепахи еще дефективна) она уже способна производить условнорефлекторные движения. Это, по-видимому, обусловлено тем, что функции проходящих через переднюю половину спинного мозга рассеянных чувствительных путей усиливаются и они в более совершенном виде сигнализируют о состоянии конечности.

Данные, полученные экспериментами на черепахах, с перерезкой задней половины спинного мозга, свидетельствуют о том, что после удаления переднего мозга у черепах наступают повторные нарушения в чувствительности и моторике „пораженных“ (задних) конечностей. Причем, хотя условные рефлексы у них сохраняются, меняясь в величине, тем не менее наблюдаются нарушения в тормозных процессах. Угашение условного рефлекса у них наступает быстрее, чем в норме. Все это свидетельствует о том, что в компенсаторных приспособлениях, наступающих после перерезки задней половины спинного мозга, передний мозг у черепах играет определенную роль. Однако эта роль не решающая, так как в течение 11—14 дней указанные нарушения исчезают.

Далее, наши данные совпадают с имеющимися в литературе (Э. А. Асратян, А. М. Алексанян, 1933) данными о том, что большие полушария у черепах не являются единственным местом образования условных рефлексов. Проведенные нами исследования подкрепляют имеющееся в литературе мнение о том, что у животных, находящихся на низших ступенях эволюционного развития, возможно образование условных рефлексов не только в больших полушариях, но и в других отделах головного мозга.

Наши данные, кроме того, свидетельствуют о том, что полушария головного мозга у черепах способствуют физиологически более полноценному протеканию рефлексов.

В ы в о д ы

1. Прочные электрооборонительные условные рефлексы на акустические раздражители (бульканье, звонок) у черепах *Clemmys caspica*, *caspica* не удается выработать.

2. На оптические раздражители у черепах можно выработать прочные условные рефлексы.

3. Условнодвигательные реакции лучше возникают при применении щитомеханического раздражителя.

4. У молодых черепашек условнодвигательные реакции на щитомеханический раздражитель возникают раньше, чем у взрослых.

5. У взрослых черепах после поперечной перерезки задней половины спинного мозга происходит быстро (после 1—2 сочетаний) восстановление нормальных щитомеханических условных рефлексов. Эти рефлексы можно выработать у черепах и после операции, с той же скоростью, что и у интактных.

6. Передний мозг у черепах играет определенную роль в компенсаторных приспособлениях, наступающих после перерезки задней половины спинного мозга. Однако эта роль не является решающей, так как после удаления переднего мозга в течение 11—14 дней наступает повторная компенсация.

7. Полушария головного мозга у изученного нами вида черепах (*Clemmys caspica*, *caspica*) не являются единственным местом образования условных рефлексов.

Լ. Ա. Մ ա տ ի ն յ ա ն

ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵԿՏՈՐ ԳՈՐԾՈՒՆԵՈՒԹՅՈՒՆԸ
ԿՐԻԱՆԵՐԻ ՄՈՏ ՆՈՐՄԱԼ ՎԻՃԱԿՈՒՄ ՈՂՆՈՒՂԵՂԻ ԵՏԻՆ ԿԵՍԻ
ՀԱՏՈՒՄԻՑ ԵՎ ԱՌԱՋՆԱՅԻՆ ՈՒՂԵՂԻ ՀԵՌԱՑՈՒՄԻՑ ՀԵՏՈ

Ա մ փ ո փ ու մ

Տվյալ ուսումնասիրության նպատակն է բացատրել ներվային համակարգության հարմարողական ֆունկցիայի էվոլյուցիոն զարգացումը և տալ հարմարողական պրոցեսների ֆիզիոլոգիական անալիզը: Փորձերը դրվել են *Clemmys caspica*, *caspica* կրիաների վրա 1955 և 1956 թթ. ամռան ամիսներին:

Կրիաների էլեկտրապաշտպանողական շարժական պայմանական ռեֆլեքսները մշակվել են ըստ է. Հ. Հասրաթյանի, Ա. Մ. Ալեքսանյանի և Հ. Հ. Բարսեղյանի կողմից մշակված մեթոդիկայի, որը մեր կողմից ենթարկվել է որոշ փոփոխություն:

Որպես պայմանական գրգռիչ ծառայել են՝ լույսը, դանդը, ջրի բլբլթոցը և էլեկտրական մուրճիկի հարվածները:

Ուղեղեղեղի ետին կեսի հատումը կատարվել է պարանոցային Ց-րդ և կրծքի 1-ի ողերի շրջանում: Առաջնային ուղեղը հեռացվել է մեր կողմից մշակված մեթոդով (Լ. Ա. Մատինյան, 1957):

Ստացված տվյալները թույլ են տալիս հանգելու հետևյալ եզրակացության:

1. Կրիաների մոտ ձախային գրգռիչի (դանդ, բլբլթոց) նկատմամբ էլեկտրապաշտպանողական շարժական պայմանական ռեֆլեքսները մշակվում են դժվարությամբ:

2. Լույսային գրգռիչի նկատմամբ՝ պայմանական ռեֆլեքսները մշակվում են լավ և ունեն կայուն բնույթ:

3. Պայմանական ռեֆլեքսներն առավել լավ են մշակվում կրիայի վահանին հասցրած մեխանիկական գրգռիչի դեպքում:

4. Փոքրահասակ կրիաների շարժական պայմանական ռեֆլեքսները նրանց վահանին հասցրած մեխանիկական գրգռիչի նկատմամբ ավելի շուտ են մշակվում, քան մեծահասակների մոտ:

5. Մեծահասակների ողնուղեղի ետին կեսի լայնակի հատումից հետո, վահանա-մեխանիկական ռեֆլեքսները արագ են (1—2 զուգորդումից հետո) վերականգնվում և բացի այդ, վերահատումից հետո հնարավոր է մշակել նոր պայմանական ռեֆլեքսներ, ինչպիսիք մշակվում են նորմալ կրիաների մոտ:

6. Կրիաների ողնուղեղի ետին կեսի հատումից հետո կոմպենսատոր հարմարողականության պրոցեսում առաջնային ուղեղի դերը կարևոր է, բայց որոշիչ է, քանի որ վերահատումից 11—14 օր հետո կրկին տեղի է ունենում կոմպենսացիա:

7. Հիշյալ տեսակի կրիաների մոտ պայմանական ռեֆլեքսների առաջաման միակ տեղը գլխուղեղի կիսագնդերը չեն:

L. A. Matinian

CONDITIONED REFLEX ACTION IN TURTLES-NORMAL AND AFTER SECTION OF THE POSTERIOR HALF OF THE SPINAL CORD AND ABLATION OF THE PROSENCEPHALON

The aim of the present work has been to give a physiological analysis and to study the evolution of the development of the function of adaptation. This topic has been subject of our previous investigations too (Matinian, 1950, 1956, 1957).

The experiments have been carried out in the summer months of 1955 and 1956 on turtles (*Clemmys Caspica, caspica*).

Conditioned electro-defensive motor reflexes have been built up in the turtles by the method of Hasratian, Alexanian and Barseghian, which was somewhat modified by us. Different conditioned stimuli have been used—light, ringing of the bell, gurgling and strokes of the electrical hammer on the tortoise-shell.

The section of the posterior half of the spinal cord has been carried out at the level of the VIII cervical and the I thoracic vertebrae. The fore-brain has been ablated in 2 turtles by our method (Matinian, 1957).

On the basis of our experimental data we may come to the following conclusion:

1. In turtles (*Clemmys Caspica, caspica*) it is impossible to establish stable electro-defensive conditioned reflexes to acoustic stimuli.

2. In turtles it is possible to build up stable conditioned reflexes to optical stimuli.

3. The best conditioned motor reactions are established when using mechanical stimulus on the tortoiseshell.

4. The conditioned motor reactions to the shell-mechanical stimuli are established earlier in young turtles than in adults.

5. In adult turtles, after the posterior hemisection of the spinal cord, the conditioned shell-mechanical reflexes are rapidly recovered (1–2 reinforcements); in the postoperative period it is possible to build up such reflexes again, as in the case of the intact animals.

6. The prosencephalon plays a definite, but not the decisive role in the compensatory adaptation processes following the posterior hemisection of the spinal cord; in 11–14 days' time repeated compensation steps in.

7. In the species of the turtles under study (*Clemmys Caspica*, *caspica*) the cerebral hemispheres are not the only site for the formation of conditioned reflexes.

ЛИТЕРАТУРА

1. Асратян Э. А., Алексанян А. М., Барсегян Р. О. Новая методика изучения условных рефлексов у черепах. „Физиологический журнал СССР“, 12, 3, 1933.
2. Асратян Э. А., Алексанян А. М. Условнорефлекторная деятельность у черепах без больших полушарий и без промежуточного мозга. „Физиологический журнал СССР“, 16, 6, 1933.
3. Асратян Э. А., Алексанян А. М. Материалы по условным рефлексам у черепах. „Физиологический журнал СССР“, 16, 3, 1933.
4. Асратян Э. А. Некоторые вопросы физиологии, патфизиологии и терапии поврежденного спинного мозга в свете идей И. П. Павлова. Вопросы экспериментального и клинического изучения последствий травмы спинного мозга. Сб. статей, М., 9, 1956.
5. Асратян Э. А. Тезисы докладов научной сессии, посвященной вопросам высшей нервной деятельности и компенсаторных приспособлений. Ереван, 1953.
6. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы, 1953, стр. 347.
7. Беритов И. С. Индивидуально приобретенная деятельность центральной нервной системы. Тифлис, 1932.
8. Баяндуров Б. И., Пегель В. А. Условный рефлекс у лягушки. Труды Томского гос. университета. Томск, 85, 45, 1932.
9. Бирюков Д. А. К сравнительной физиологии условных рефлексов. Труды Воронежского мед. института, Воронеж, 14, 7, 1948.
10. Бару А. В., Малиновский О. В., Овчинникова Н. П., Праздникова Н. В., Черномординов В. В. Двигательные пищевые условные рефлексы на цепи раздражителей у некоторых позвоночных. Совещание по вопросам эволюционной физиологии нервной системы. Тезисы и рефераты докладов. Л., 18, 1956.
11. Барсегян Р. О. Особенности условнорефлекторной деятельности у щенков в норме и после повреждения спинного мозга. 2-е сообщение. Вопросы высшей нервной деятельности и компенсаторных приспособлений, выпуск II. Ереван, 91, 1957.
12. Голубев Н. А. Материалы сравнительной физиологии условного рефлекса. Труды II Всесоюзного съезда физиологов. Л., 183, 1926.
13. Епремян Г. А., Матинян Л. А. Гистофизиологическая характеристика компенсаторных приспособлений у черепах после перерезки задней половины спинного мозга. „Известия АН АрмССР“ (биол. и с.-х. науки), т. X, № 7, 95, 1957.
14. Исаакян Л. С. Нарушение и восстановление функций у щенков после перерезки задней половины спинного мозга на уровне последних грудных сегментов и

- роль коры больших полушарий головного мозга в процессах компенсации. Автореферат кандидатской диссертации. М., 1956.
15. Котляревский Л. И. Условные рефлексы на сердце лягушки. 9-е совещание по физиологическим проблемам. Л., 1941.
 16. Караян А. И. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга. Л., 52, 1956.
 17. Каримова М. М. К условнорефлекторной характеристике слухового анализатора черепах. Семнадцатое совещание по проблемам высшей нервной деятельности. Тезисы докладов. М.—Л., 59, 1956.
 18. Леутский К. М. Условные рефлексы у лягушек нормальных и лишенных больших полушарий головного мозга. Сообщение 1. „Русский физиологический журнал“, XII, 3, 235, 1929.
 19. Матинян Л. А. Условнорефлекторная деятельность у черепах после перерезки задней половины спинного мозга и удаления переднего мозга. II совещание, посвященное компенсаторным приспособлениям при органических поражениях центральной нервной системы. Тезисы докладов. Ереван, 22, 1956.
 20. Матинян Л. А. Последствия перерезки задней половины спинного мозга у черепах. ДАН СССР, т. 110, № 5, 871, 1956.
 21. Матинян Л. А. Ближайшие и отдельные последствия анемизации у черепах с перерезанным спинным мозгом и с интактной нервной системой. Научные труды Института физиологии АН АрмССР, т. III, стр. 52, 1950.
 22. Матинян Л. А. Влияние удаления переднего, среднего мозга и мозжечка на рефлекторную деятельность нормальных и спинальных черепах. Вопросы высшей нервной деятельности и компенсаторных приспособлений. Сб. Института физиологии АН АрмССР, вып. II, стр. 209, 1957.
 23. Никифоровский П. М. Условные рефлексы у черепах. Труды II Всесоюзного съезда физиологов. Л., 183, 1926.
 24. Поляков К. Л. К физиологии обонятельного и слухового анализатора у черепах. „Русский физиологический журнал“, 12, 2, 101, 1930.
 25. Секретарева Т. В. К вопросу о сравнительной физиологии двигательных условных рефлексов (Опыты на лягушках и птицах). Труды Воронежского мед. института, 14, Воронеж, 1948.
 26. Сергеев А. М. Материалы к вопросу о постэмбриональном росте рептилий. „Зоологический журнал“, XVI, 4, 723, 1937.
 27. Третьякова О. В. О подвижности нервных процессов у рыб, черепах и птиц. Труды Института физиологии им. И. П. Павлова, т. II, М.—Л., 418, 1953.
 28. Урганджян Т. Г. Новые данные к физиологии компенсаторной приспособляемости у щенков после перерезки задней половины спинного мозга. II совещание, посвященное компенсаторным приспособлениям при органических поражениях ц. н. с. Тезисы докладов. Ереван, 25, 1956.
 29. Черномординов В. В. Новый способ изучения условных рефлексов у черепах. „Физиологический журнал СССР“, 39, 1, 102, 1953.
 30. Черномординов В. В. Условное торможение у черепах. Труды Института физиологии им. И. П. Павлова, т. II, М.—Л., 479, 1953.
 31. Щербаков А. К. К методике условных рефлексов у лягушек. Сб. „Пробл. нервн. физиол. и поведения“. Тифлис, 137, 1936.
 32. Ярошевский Я. М. Двигательно-оборонительные условные рефлексы у аксолотля. 9-е совещание по физиологическим проблемам, Л., 1911.
 33. Evans L. T. and Quaranta J. V. Patterns of cooperative Behaviour in a Herd of 14 Giant Turtles at the Bronx Zoo. I bid., 506, 1949.
 34. Carr Archie Handbook of Turtles. 1953.
 35. Casteel D. B. The Discriminative ability of the Painted turtle. Journal „Animal Behavior“, 1—28, 1911.
 36. Quaranta J. V. The color Discrimination of Testudo Vicina. Anat. Rec., 105:510, 1949.