

ФИЗИОЛОГИЯ

Г. Г. УРГАНДЖЯН

К ВОПРОСУ О РАБОТЕ ПАРНЫХ СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗ

Изучение механизма секреторной деятельности околоушной слюнной железы имеет серьезное теоретическое и практическое значение для понимания начальных процессов пищеварения, установления взаимосвязи между внешней и внутренней средой организма.

Специального внимания заслуживают слюнные железы не столько по важности их физиологической роли, сколько по той причине, что деятельность этих желез в известных специальных методиках используется в физиологическом эксперименте как показатель работы других функций (условные рефлексы по Павлову, восстановление по Фольберту).

Весьма многочисленные исследования, произведенные по методу условных рефлексов, имеют своим количественным показателем величину секреторной деятельности околоушной слюнной железы. Из этого явствует, что детальное изучение как нормальной, так и патологической функции этого органа является весьма важным.

В литературе нет единого мнения относительно совместной деятельности парных слюнных желез. Некоторые исследователи считают, что как безусловнорефлекторное, так и условнорефлекторное отделение слюны происходит не одинаково [3, 4, 5, 8, 10, 13, 14]. По мнению других авторов парные слюнные железы функционируют «строго одинаково» [2, 6, 11, 12].

По предложению проф. А. М. Алексаняна мы занялись исследованием совместной деятельности околоушных слюнных желез при условном (положительном и отрицательном) и безусловном раздражении, а также при действии хлоралгидрата и кофенна.

Изучалось безусловнорефлекторное слюноотделение на сахарный порошок. Применяемый сахарный порошок перед опытом разводился водой (1 часть воды на 4 части сахарного порошка). После такого незначительного разведения порошок оставался достаточно сухим и при еде всегда вызывал обильную секрецию. Разовая порция сахарного порошка составляла 20 г.

При обычном методе работы с условными пищевыми рефлексами условный раздражитель сочетался с безусловным раздражителем, действующим на всю слизистую оболочку ротовой полости. В ответ на действие этих раздражителей отделение слюны происходило одновременно из обеих околоушных желез. Опыты проводились на шести взрослых собаках с выведенными с обеих сторон протоками околоушных слюнных желез по методу Павлова-Глинского.

В процессе работы было установлено, что безусловнорефлекторное слюноотделение из околоушных слюнных желез происходит одинаково справа и слева. Однако иногда наблюдается некоторая неравномерность выделения слюны. Разница выделившейся слюны обеих сторон иногда достигает 3—5 каплям. Например, у собаки по кличке Араб безусловнорефлекторное слюноотделение почти одинаково, но иногда наблюдается неравномерность.

В опыте 89 (30. IX. 1954 г.) после применения условного раздражителя (звонка), который стоит на первом месте стереотипа, безусловнорефлекторное слюноотделение на пищу равняется 74 делениям шкалы за 2 минуты с каждой стороны, а при подкреплении других раздражителей—86 с правой и 82 с левой стороны, а затем—89—90, 85—84, 64—65, 75—77 делениям.

Как видно из приведенных цифр, это незначительное преобладание слюноотделения из первой слюнной железы может сменяться преобладанием его из левой железы, и наоборот. Так, например, у собаки Араб в опыте 89 наблюдалось преобладание слюноотделения с правой стороны (74 : 74, 86 : 82, 85 : 84, 3 : 3, 89 : 91), а в опыте 97 (8. X. 1954 г.) наблюдалось обратное явление, т. е. преобладание безусловнорефлекторного слюноотделения с левой стороны (64 : 65, 75 : 77, 1,5 : 1,5, 79 : 80, 79 : 81) и т. д.

Следует отметить, что подобные же данные мы получили и у всех остальных собак.

На основании полученных данных мы не можем согласиться с мнением Бирюкова о преобладании безусловных рефлексов только с правой стороны.

Безусловнорефлекторное слюноотделение на фоне применения хлоралгидрата и кофеина заметно не меняется, иногда создается даже впечатление, что безусловнорефлекторное слюноотделение даже в некоторой степени увеличивается. Например, если у собаки Овчарка в контрольном опыте (25. VI. 1954 г.) безусловнорефлекторное слюноотделение равнялось 49 : 49, 41 : 49, 5 : 4, 49 : 47, 54 : 53 делениях шкалы, то после дачи 0,6 г кофеина (опыт 26. VI. 1954 г.) оно равнялось 58 : 55, 54 : 44, 12 : 9, 52:40, 62:59. У собаки по кличке Чалик в контрольном опыте (9. X. 1954 г.) безусловнорефлекторное слюноотделение было: 37:42, 40:42, 2 : 4, 44 : 44, 40 : 42, а после дачи 2,0 г хлоралгидрата в опыте 11. X. 1954 г. безусловнорефлекторное слюноотделение было равно 50:53, 46 : 53, 2 : 1, 60 : 64, 62 : 61.

При применении малых доз как кофеина, так и хлоралгидрата выделение безусловной слюны с обеих сторон почти одинаково. Следует указать, что большие дозы хлоралгидрата (3—4 г) и кофеина (0,6 г) у всех собак приводят к появлению неравномерного слюноотделения с левой и с правой стороны.

На основании полученных данных можно заключить, что безусловнорефлекторное слюноотделение с обеих сторон почти одинаково. Дача ко-

феина и хлоралгидрата в малых дозах не меняет нормальный фон безусловнорефлекторного слюноотделения.

Важнейшим разделом павловского учения о высшей нервной деятельности является учение об анализаторной и синтетической деятельности больших полушарий, об анализе и синтезе многочисленных раздражений, проникающих в организм из внешнего мира.

В лабораториях И. П. Павлова одним из приемов изучения аналитико-синтетической деятельности больших полушарий является выработка стереотипа, дифференцирование внешних раздражений и т. д.

В наших опытах дифференцировка вырабатывалась на акустические раздражители путем постоянного подкрепления сильного звонка безусловным рефлексом (пищей) и неподкрепления слабого звонка. Таким способом была изучена аналитико-синтетическая деятельность слухового анализатора при одновременной регистрации как условнорефлекторной, так и безусловнорефлекторной деятельности (слюноотделения) с обеих сторон.

Далее у всех шести собак был выработан стереотип условных рефлексов на следующие раздражители: звонок, свет, касалка. У трех собак первый условный рефлекс на звонок образовался на 39—48-ом сочетании, а у двух собак—на 10—18-ом сочетании.

Первый условный рефлекс на свет образовался на 6—17-ом сочетании, а на касалку—на 6—12. Прочные условные рефлексы с двух сторон были получены на звонок через 50—60 сочетаний, на свет—через 25—30 и на касалку—через 12—25 сочетаний.

Следует указать, что у всех собак выработка условного рефлекса производилась сначала на звонок, а затем на другие раздражители (свет и касалка).

После упрочения положительных условных рефлексов был введен новый раздражитель—слабый звонок, который не подкреплялся сахарным порошком. Первый раз отрицательный эффект, т. е. наличие дифференцировки было обнаружено на 15—25-ом применении слабого звонка. Дифференцировка упрочилась на 30—40-ом применении. Отрицательный условный раздражитель постоянно применялся в середине системы стереотипа. Поставленная задача по изучению нервной системы собак заключалась в дифференцировании сильного звонка от слабого. В первые дни применения отрицательного звонка собаки стали реагировать на него как слюноотделительной, так и пищевой двигательной реакцией (принцип генерализации). После выработки прочного отрицательного условного рефлекса был выработан стереотип условных раздражителей, состоящий из нескольких условных сигналов: звонок сильный (положительный), касалка (положительная), звонок слабый (дифференцировка), свет (положительный), звонок сильный (положительный), у 3 собак за отрицательным звонком следовал положительный звонок.

Слюноотделение из слюнных желез обеих сторон при действии условных раздражителей, адресуемых к разным анализаторам, происходит одновременно с обеих сторон. Так, например, у собаки Овчарка в опы-

те 102 (11. XI. 1954 г.) при 15-секундном действии как положительных, так и отрицательных условных раздражителей наблюдается слюноотделение: на звонок + 10 : 10, на касалку + 8 : 8, на звонок — 0 : 0, на свет + 6 : 5,5 и на звонок + 7 : 7. У собаки Араб в опыте 97 (8. X. 1954 г.) получены следующие данные: звонок + 10 : 10, касалка + 6 : 6, звонок — 0 : 0, звонок + 8 : 8 и свет + 7 : 7. У собаки Чалик наблюдалась следующая картина величин слюноотделения: звонок + 10 : 10, касалка + 6 : 6, звонок — 0 : 0, свет + 6 : 6, звонок + 10 : 10.

Следует отметить, что подобные данные были получены и у остальных собак. Однако в отличие от вышесказанного, иногда наблюдается неравномерность слюноотделения как в количестве, так и в скорости появления первой капли (латентный период) на условный раздражитель с обеих сторон. Так, например, у собаки Арчук в опыте 112 (10. I. 1955 г.) получены такие данные: звонок + 7 : 7, касалка, + 6 : 5,5, звонок — 0 : 0, свет 6 : 6, звонок + 10 : 9.

У собаки Чалик в опыте 107 (11. XI. 1954 г.) имели: звонок + 10 : 10, касалка + 7 : 6, звонок — 0 : 0, свет + 6 : 6, звонок + 9 : 10.

На основании полученных данных можно сделать заключение, что условнорефлекторное слюноотделение с обеих сторон почти одинаково. В связи с этим мы не можем согласиться с предположением А. Н. Савинской [10] и остальных авторов о неравномерности слюноотделения при действии условного раздражителя.

Поскольку известно, что кофеин и хлоралгидрат действуют преимущественно на кору больших полушарий головного мозга, интересно было исследовать условнорефлекторную деятельность собак на фоне действия кофеина в дозах — 0,3—0,45—0,6 г и хлоралгидрата в дозах 0,5—1,0—2,0—3,0—4,0 г.

В наших опытах дача кофеина в дозах 0,3 г.—0,45 г у собак вызывала повышение слюноотделения одинаково с обеих сторон. Так, например, у собаки Чалик в опыте 22. VI. 1954 г. при даче кофеина в дозе 0,3 г условнорефлекторное слюноотделение имело такой характер: звонок + 12 : 12, касалка 3 : 3, звонок — 0 : 0, свет 10 : 9, звонок + 14 : 13, т. е., по сравнению с контрольным опытом, имело место повышение условнорефлекторного слюноотделения на 50%.

Применение кофеина в дозе 0,6 г у всех собак приводило к снижению положительных условных рефлексов с обеих сторон. У собаки Овчарка в опыте от 26. VI. 1954 г. дача кофеина в дозе 0,6 г вызывала понижение условнорефлекторного слюноотделения на 25—55%, по сравнению с контрольным опытом.

Следует отметить, что на фоне больших доз кофеина наблюдалось углубление у некоторых собак имели место неравномерности величин условных рефлексов правой и левой стороны. Применение хлоралгидрата в дозах 1,0—2,0 г вызывало растормаживание дифференцировки и незначительное повышение положительных условных рефлексов, однако было обнаружено, что у некоторых собак эти дозы не вызывали изменения условнорефлекторной деятельности. Так, например, у собаки Чалик в

контрольном опыте имелась нулевая дифференцировка, после применения хлоралгидрата в дозах 1,0—2,0 г наблюдалось растормаживание дифференцировки, тогда как положительные условные рефлексy почти остались неизменными, у другой собаки Араб эти дозы не вызывали заметного изменения в условнорефлекторной деятельности. Можно предполагать, что указанные различия зависят от типологических особенностей подопытных собак. Хлоралгидрат в дозах 3—4 г вызывал почти полное угнетение условнорефлекторной деятельности. Так, например, у собаки Чалик в опыте от 28. X. 1954 г. дача хлоралгидрата в дозе 3 вызывала резкое угнетение условнорефлекторной деятельности, а именно: на звонок выделялось 0 : 1, на касалку + 0 : 0, на звонок — 0 : 0, на свет 0 : 1, на звонок + 0 : 0.

Подобные же данные были получены и у остальных собак. Наблюдаемые при действии хлоралгидрата изменения условнорефлекторной деятельности правой и левой сторон шли параллельно.

После указанных опытов были проведены исследования с угашением условных рефлексов. Было испытано угашение условного рефлекса как на сильный раздражитель (звонок), так и на слабый (свет). Было изучено также и активное восстановление угашенных условных рефлексов. Давно известный и хорошо изученный факт угашения условных слюноотделительных рефлексов рассматривался И. П. Павловым как один из видов образования и проявления внутреннего торможения.

Еще в первые годы изучения условных рефлексов сотрудники И. П. Павлова выявили особенности угашения пищевых слюноотделительных рефлексов: быстрое угашение при небольших (1—2 минуты) паузах и сравнительно медленное угашение при более длительных паузах. О. А. Вицдельбанд и Ю. Н. Фролов [7] установили волнообразный ход угашения. В. П. Протопопов [9] еще в 1909 г. показал, что свежеработанные условные рефлексy довольно быстро угашаются.

В наших опытах полученные данные можно обобщить так: при паузах в 2 минуты между раздражителями рефлекс угасал довольно быстро, примерно через 10—15 применений условного раздражителя без подкрепления. При этом эффект угашения условного рефлекса обнаруживался одновременно с обеих сторон.

Как показали наши опыты, угашение идет волнообразно и наступает одновременно с обеих сторон. Было найдено, что через 24 часа после угашения условного рефлекса восстановление происходит самостоятельно. Угашенные условные рефлексy с обеих сторон восстановились одновременно. В опытах с активным восстановлением угашенных условных рефлексов была обнаружена и другая закономерность. После угашения условного рефлекса безусловный раздражитель не сразу вызывал слюноотделение. Иногда безусловные рефлексy усиливались как после угашенного, так и после применения дифференцировочного раздражителя. Совершенно очевидно, что в этих случаях мы имеем дело с индукционным влиянием условных рефлексов на безусловные. Эти факты целиком совпадают с

подобными данными, ранее полученными Э. А. Асратяном [1] по электрооборонительной методике.

При угашении слабого условного раздражителя (свет) эффект от сильного раздражителя (звонок) в ослабленном виде сохранился с обеих сторон. При угашении звонка, как сильного условного раздражителя, исчезали также условные рефлексы на свет и касалку.

Убедительные и интересные опыты Э. А. Асратяна показали, что при основательном угашении электрооборонительного двигательного рефлекса (появление нулевых эффектов несколько раз), удвоение и даже утроение паузы между применениями угашенного условного сигнала не приводит к его восстановлению.

Следует указать, что и в наших опытах при основательном угашении пищевых условных рефлексов при паузе известной длительности (2 минуты), удвоение и утроение паузы между применениями угашенного условного сигнала не приводили к его восстановлению. С обеих сторон эффект оставался односторонне нулевым.

Было испытано также и непрерывное угашение положительных условных рефлексов. Непрерывное угашение вызывало одностороннюю отрицательную реакцию с обеих сторон.

На следующий день угашенные условные рефлексы восстанавливались самопроизвольно с обеих сторон.

Институт физиологии
Академии наук Армянской ССР

Поступило 14.IX.1955 г.

Տ. Գ. ՈՒՐԳԱՆԶՅԱՆ

ՀԱՐԱԿԱՆՋԱՅԻՆ ԶՈՒՅԳ ԹՔԱԳԵՂՁԵՐԻ ԳՈՐԾՈՒՆԵՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու մ

Գրականության մեջ չկա ընդհանուր մի կարծիք հարականջային զույգ թքազեղձերի համատեղ գործունեության մասին: Հեղինակների մի մասը գտնում է, որ զույգ թքազեղձերն արտադրում են անհավասար քանակությամբ թուք: Հեղինակների մյուս մասը գտնում է, որ զույգ թքազեղձերը գործում են խիստ համահավասար: Ելնելով վերոհիշյալ ասրակարծություններից, հարկ համարեցինք ուսումնասիրելու զույգ թքազեղձերի գործունեությունը ինչպես պայմանական, այնպես էլ ոչ պայմանական գրգռիչների նկատմամբ: Խիստ հետաքրքրական էր ուսումնասիրել նաև կոֆեինի ու քլորալիդրատի ազդեցությունը զույգ հարականջային թքազեղձերի գործունեության վրա:

Ստացված էքսպերիմենտալ ավելիների հիման վրա կարելի է անել հետևյալ եզրակացությունները.

1. Ոչ պայմանական սեֆեկտոր թքատարադրությունը շների մոտ հարականջային զույգ թքազեղձերի կողմից լինում է հավասարաչափ: Սակայն երբևէ նկատվում է նաև անհավասարաչափ թքատարադրություն ինչպես աջ, այնպես էլ ձախ կողմից:

2. ԲլորալՏիդրատը (0,5—4,0) և կոֆեինը (0,3—0,6) զգալի չափով չի փոփոխում ոչ պայմանական սեֆլեկտոր թքարտադրությունը:

3. Դրական պայմանական սեֆլեքսները (զանգի, լույսի և կասալիսի նկատմամբ) հարականջային դույզ թքագեղձերից մշակվում են միաժամանակ: Պայմանական սեֆլեկտոր թքարտադրությունը երկու կողմերից լինում է գրեթե հավասար չափով, երբեմն նկատվում է աննշան տարբերություն:

4. Պայմանական սեֆլեքսների մարումը և վերականգնումը երկու կողմերից ընթանում էին միաժամանակ:

5. ԲլորալՏիդրատը (0,5—1,0—2,0) առաջացնում է ապարդիլակում և դրական պայմանական սեֆլեքսների աննշան բարձրացում: ԲլորալՏիդրատը (3,0—4,0) առաջացնում է պայմանական սեֆլեկտոր գործունեության թուլացում:

6. Կոֆեինը (0,3—0,45) առաջացնում է թքարտադրության բարձրացում երկու կողմից, իսկ կոֆեինը (0,6) առաջացնում է դրական պայմանական սեֆլեքսների ուժեղ թուլացում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы, 1953.
2. Бабкин Б. Н. Внешняя секреция пищеварительных желез, 1927.
3. Бирюков Д. А. К анализу феномена асимметрии слюнных рефлексов. Физ. журнал СССР, XXII, вып. 1, 1937.
4. Бирюков Д. А. Асимметрия безусловных слюнных рефлексов. Сборник, посвященный тридцатилетию А. И. Ющенко, 1928.
5. Вернеке О. В. Анализ некоторых колебаний, наблюдаемых в деятельности слюнных желез. Физ. журнал СССР, том IX, 6, 1935.
6. Введенская И. В. К вопросу об иррадиации возбуждения по центрам автономной нервной системы. Бюлл. эксп. биологии и медицины, вып. 6, 1937.
7. Виндельбанд О. А., Фролов Ю. П. Особый вид угасания искусственного условного рефлекса. Архив биолог. наук, том XXV, 1925.
8. Муликов А. И. Секреторная деятельность околоушных желез и выработка слюнных условных рефлексов у лошади. Физ. журнал СССР, том XVI, 3, 1933.
9. Протопопов В. П. О сочетательной двигательной реакции на звуковые раздражения. Дисс. СПб, 1909.
10. Савинская А. П. К вопросу о работе парных слюнных желез. Бюлл. эксп. биологии и медицины, 2, 1954.
11. Скляр Я. И. О параллелизме в работе правой и левой околоушных желез. Труды Украинского психо-неврологического ин-та, том XXI.
12. Травкина А. А. Условные рефлексы на почве раздражения пищевыми веществами выведенных наружу участков языка. Журнал в. н. д., том II, вып. 1, 1952.
13. Троицкий И. А. Механизм секреторной деятельности околоушной железы у лошади. Физ. журнал СССР, том XX, 3, 1936.
14. Эленберг и Шайнерт. Руководство сравнительной физиологии домашних животных, 1930.