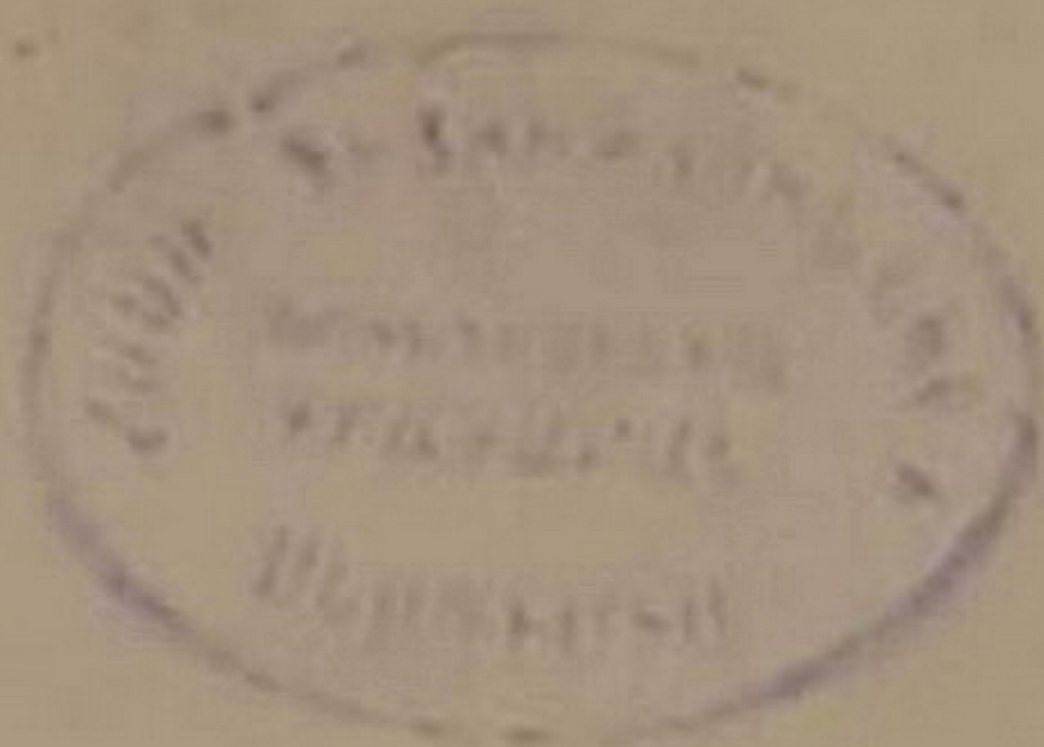


ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР

ՏԵՂԵԿԱԳԻՐ ИЗВЕСТИЯ

ԲԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ԵՎ ԳՅՈՒՂԱՏՆՏԵՍԱԿԱՆ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ
БИОЛОГИЧЕСКИЕ И СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ НАУКИ



ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱԿԻ ՀՐԱՏԱՐԱԿՁՈՒԹՅՈՒՆ

ԵՐԵՎԱՆ

1957

ЕРЕВАН

Э. А. АСРАТЯН, Т. Н. НЕСМЕЯНОВА, Н. М. ШАМАРИНА

ЛЕОН АБГАРОВИЧ ОРБЕЛИ

(к 75-летию со дня рождения)

Наша отечественная физиология последних 50 лет неотделима от имени Л. А. Орбели, который своими блестящими экспериментальными исследованиями и глубокими теоретическими обобщениями вписал в нее новую главу.

Встреча на студенческой скамье с великим русским ученым И. П. Павловым определила научные интересы молодого исследователя. Начав научную работу еще студентом, он продолжает ее и после окончания Военно-Медицинской академии.

Будучи молодым врачом, Леон Абгарович включается в небольшую группу учеников И. П. Павлова, под руководством которого закладываются основы будущего учения о высшей нервной деятельности. Часть своего времени, при этом, он уделяет для работы по физиологии пищеварения и морфологии. Являясь одним из наиболее талантливых учеников И. П. Павлова, Леон Абгарович воспитывается в коллективе, где индивидуальные интересы подчиняются общей руководящей идее учителя. Пройденная им школа, при его личных высоких качествах ученого, дает ему возможность в дальнейшем успешно разрабатывать глубокие идеи своего учителя.

В 1908 году Леон Абгарович заканчивает свою диссертацию на тему: «Условные рефлексы с глаза у собаки», в которой дает богатый материал по физиологии условных рефлексов.

После успешной защиты диссертации, И. П. Павлов представляет Леона Абгаровича в качестве кандидата на заграничную поездку для дальнейшего усовершенствования по своей специальности, направляя в Академию следующую характеристику: «Д-р Орбели представил три экспериментальных работы, из которых одна относится к физиологии пищеварения и две к учению об условных рефлексах.

Эти работы, потребовавшие от автора продолжительного и упорного труда, отличаются крупными научными достоинствами.

Во-первых, они безукоризненны в методическом отношении, причем некоторые приемы и способы исследования, которые автор применял впервые, подвергнуты им самой тщательной разработке и проверке. Поэтому результаты исследований Орбели имеют характер полной научной достоверности.

Во-вторых, как это видно из приведенных рефератов, работы Орбели отличаются богатством добытого им нового фактического научного ма-

териала. В первой работе он дает новые интересные факты, относящиеся к вопросу об иннервации пищеварительных желез. Во второй работе новые данные содержатся в таком количестве, что этому труду Орбели по справедливости нужно отвести одно из самых видных мест в учении об условных рефлексах. Наконец, и в третьей работе, посвященной вопросу о локализации условных рефлексов в центральной нервной системе, также содержатся очень интересные фактические данные.

Третье крупное достоинство трудов Орбели заключается в том, что в них сквозит постоянная и напряженная работа мысли как критической, так и обобщающей, причем в деле критики автор отличается серьезностью и спокойствием, в деле обобщений — осторожностью и обоснованностью. Ко всему этому следует прибавить, что автор обладает способностью к сжатому и в то же время ясному изложению как фактического, так и идейного научного материала.

На основании сказанного следует признать, что доктор Орбели является одним из достойнейших кандидатов на заграничную командировку».

Двухлетняя заграничная командировка молодого ученого оказалась необыкновенно плодотворной. За этот период им выполнено восемь экспериментальных исследований, относящихся к различным областям физиологии. Работая в Англии у знаменитого Ленгли — основоположника учения о вегетативной нервной системе — Леон Абгарович приобретает те знания, которые послужили толчком к созданию, в дальнейшем, учения об адаптационно-трофической роли симпатической нервной системы. Работа у известного немецкого физиолога Геринга положила начало его дальнейшим многочисленным работам в области физиологии органов чувств. Работа с Гартенем по электрофизиологии, с Баркрофтом по биохимии крови дополнили его знания, которые уже в то время выделяли его, и в совокупности с теми знаниями, которые он получил у И. П. Павлова, создали монолитный научный фундамент и все предпосылки для дальнейшей бурной и плодотворной самостоятельной творческой деятельности.

Вернувшись в 1910 г. в Россию, Леон Абгарович работает вместе с И. П. Павловым в Институте экспериментальной медицины, а также в Военно-Медицинской академии, где с 1913 года начинает читать доцентский курс по нервно-мышечной физиологии и физиологии органов чувств. В ИЭМ-е он оперирует большинство экспериментальных животных и приобретает навыки, сделавшие его тонким знатоком хирургического эксперимента. В этом же году он получает отдел в Петербургской биологической лаборатории им. Лесгафта, где начинает самостоятельную деятельность как научный руководитель. В 1920 году он избирается профессором физиологии 1-го Ленинградского медицинского института, где осуществляется цикл замечательных работ по физиологии симпатической нервной системы.

Творческий синтез идей И. П. Павлова о трофической функции нервов с теми представлениями о вегетативной нервной системе, которые были восприняты Леоном Абгаровичем в лаборатории Ленгли, привели уче-

ного к созданию оригинальной концепции об адаптационно-трофической роли симпатической нервной системы.

На кафедре медицинского института вокруг Леона Абгаровича группируется талантливая молодежь, с помощью которой он, в короткий срок, собирает большой экспериментальный материал, на основании которого создает свою концепцию об адаптационно-трофической роли симпатической нервной системы. Роль последней в иннервации гладкой мускулатуры внутренних органов была известна. В работе И. П. Павлова была установлена трофическая роль симпатической нервной системы для деятельности сердца. Неясным оставался вопрос относительно иннервации симпатической системой — скелетной мускулатуры. Ленгли, как известно, отрицал эту возможность, несмотря на то, что начиная с 1913 года все больше и больше накапливалось морфологических данных о наличии в мышце особых нервных окончаний, не связанных с двигательными нервными волокнами.

Большая эрудиция во всех областях биологических наук и глубокое понимание закономерностей развития животного мира позволили Леону Абгаровичу правильно определить роль симпатической нервной системы, как универсального регулятора функций организма. Он высказал предположение, что если сердечная мышца, являющаяся поперечно-полосатой, подвержена влиянию симпатической нервной системы, то и скелетная мускулатура, являясь тем же типом мышечной ткани, но еще более специализированной, также в той или иной форме должна находиться под влиянием симпатической нервной системы. И действительно, в 1922 году, в совместной работе со своим учеником, тогда студентом 1-го ЛМИ, — А. Г. Гинецинским, Леоном Абгаровичем было показано, что раздражение симпатического нерва повышает работоспособность утомленной мышцы, т. е. не будучи «пусковой» симпатическая нервная система может менять функциональное состояние соматической мускулатуры.

На основании этого факта, имевшего исключительное значение, был сделан вывод, что симпатическая нервная система оказывает влияние не только на вегетативные функции организма, но и на «анимальные функции». Это открытие было открытием кардинальной важности и имело общеприкладное значение. Оно явилось началом цикла блестящих работ, доказывающих, что симпатическая нервная система оказывает регулирующее влияние на протекание физико-химических процессов, которые определяют функциональные свойства ткани и органа. Эта роль симпатической нервной системы была названа адаптационно-трофической. Трофической — в павловском понимании этого слова, — т. е. регулирующей тканевые обменные процессы; адаптационной — названа потому, что по представлению Леона Абгаровича роль симпатической нервной системы заключается в изменении функционального состояния органа и ткани для лучшего приспособления организма к изменениям в окружающей среде.

В результате дальнейших исследований было установлено адаптационно-трофическое влияние симпатической нервной системы на органы чувств, рецепторные аппараты кожных покровов. Было выявлено, что сим-

патическая нервная система может менять уровень возбудимости спинного мозга, показана ее связь с мозжечком, и, наконец, установлено ее влияние на функциональное состояние высших отделов ц. н. с., в том числе и на кору больших полушарий головного мозга. Эти новые данные об адаптационно-трофической роли симпатической нервной системы имели большое значение и для клинической медицины: представление о том, что симпатическая нервная система влияет не только на внутренние органы, но и на периферическую нервно-мышечную систему, органы чувств и даже центральную нервную систему позволило врачам, особенно невропатологам, по-новому подходить к пониманию, а следовательно, и лечению целого ряда заболеваний.

Учение Леона Абгаровича об адаптационно-трофической роли симпатической нервной системы открыло новую главу в физиологии и завоевало заслуженную широкую известность как в СССР, так и за границей.

В 1925 году Леон Абгарович возглавляет оставленную И. П. Павловым кафедру физиологии Военно-Медицинской академии, где наряду с прежним широким кругом вопросов начинает изучать проблемы, имеющие оборонное значение — электротравмы, глубоководные спуски, высотные подъемы и др.

Приблизительно к этому времени определяется линия его основных интересов в науке — принцип эволюционной физиологии, с позиций которой он подходит к разработке физиологических проблем.

Можно выделить три главных методических направления, по которым ведутся исследования.

1. Изучение одного и того же органа и его функций у представителей, стоящих на различных ступенях филогенетического развития, т. е. сравнительно-физиологический метод изучения функций.

2. Изучение органа и его функций в онтогенезе, когда, по предположению Леона Абгаровича, организм должен в миниатюре повторить многовековой путь, проделанный данным видом.

3. Метод повреждений, разобщения с ц. н. с. и отравления. Этот последний метод, применявшийся Леоном Абгаровичем и его учениками особенно часто, дает возможность выявить функции органа, которые были ему когда-то присущи, а затем подавлены в процессе филогенетического развития дальнейшим приобретением новых свойств.

Исторический аспект в исследовании физиологических явлений стал основным приемом изучения в школе Леона Абгаровича и дал плодотворные результаты.

Большое значение в разрабатываемых в эволюционном аспекте проблемах в этот период, имеют работы по исследованию физиологии ц. н. с. и, в частности, о механизме возникновения спинно-мозговых координаций.

По представлению Леона Абгаровича филогенетически древние отделы центральной нервной системы, как например, спинной мозг, представляли из себя когда-то неспециализированную систему, по которой возбуждение irradiировало диффузно, в результате чего возникали недифференцированные, суммарные реакции.

Только в процессе эволюции в спинном мозге выработались точные, строго локализованные двигательные акты. Это представление Леона Абгаровича подтвердилось в 1921 году, когда в совместной работе с К. И. Кунстман, ему удалось показать, что выключение потока импульсов, падающих на интактный спинной мозг с рецепторов конечности, путем деафферентации этой конечности, влечет за собой значительные изменения в характере функционирования спинного мозга. Деафферентированная конечность начинает отвечать движениями на совершенно неадекватные раздражения, идущие из верхних отделов ц. н. с., как например, на импульсы с дыхательного центра.

По представлению Леона Абгаровича в основе механизма формирования врожденных рефлексов лежат те же процессы, которые имеют место при формировании условных рефлексов. «Готовые координационные отношения, с которыми мы родимся, образовались в течение тысячелетий по тем же основным законам, по которым образуются новые условные координационные отношения в течение недель, а иногда и дней и часов в нашей индивидуальной жизни», пишет Леон Абгарович*.

Эволюционный принцип изучения нервной системы приводит Леона Абгаровича к концепции о смене типов иннервационных влияний в мышечной ткани. По представлению Леона Абгаровича в процессе филогенетического развития происходит постепенная смена иннервации, характерной для ранних форм развития мышечной ткани на более совершенную форму иннервации, свойственную скелетной мускулатуре.

Многочисленными работами на примерах филогенетического и онтогенетического развития было убедительно показано, что эволюция функций мышечной системы находится в зависимости от уровня развития иннервационного аппарата. Эти исследования дали основание к широкому обобщению относительно путей эволюции мышечной ткани. Под влиянием развития нервной системы меняются функциональные свойства самой мышечной ткани, исчезают одни особенности и приобретаются другие. Подавляется собственный автоматизм мышечной ткани, исчезает реактивность к химическим агентам свойственная мышечным элементам на ранних этапах развития. Тоническая форма реакции мускулатуры переходит в тетаническую. Подтверждение этой концепции Леон Абгарович видит в данных, полученных при исследовании денервированных структур, а именно при изучении тономоторного феномена. Отключение от нервного влияния приводит мышцу как бы к старой форме функционирования, находящей свой прообраз в фило- и онтогенезе. Денервированная мышечная структура приобретает чувствительность к химическим агентам, фазный характер сокращения сменяется тоническим и, даже после денервации некоторых органов может развиваться собственный автоматизм, подавленный в процессе эволюции функции.

Леон Абгарович выдвигает предположение, что смена функций в про-

* Л. А. Орбели, «Вопросы высшей нервной деятельности». Лекции и доклады, Изд. 1949 г., стр. 13.

цессе развития организма происходит в результате не уничтожения старых свойств, а в результате их подавления за счет усиленного развития новой функции.

Очень важный раздел работ представляет изучение локомоторной функции опять таки в фило- и онтогенетическом разрезе. Леон Абгарович не ограничивается исследованиями периферических нервно-мышечных образований. Эволюция этой функции изучается во всех ее звеньях, начиная с коры и подкорки больших полушарий головного мозга и кончая спинно-мозговыми координациями.

С позиций эволюционной физиологии решается Леоном Абгаровичем и его учениками вопрос о роли мозжечка. Устанавливается адаптационно-трофическое влияние мозжечка на органы пищеварения, сердечно-сосудистую систему, мышечную функцию и т. д. Выясняется, что мозжечок и симпатическая нервная система имеют однозначное влияние на органы и ткани и это влияние осуществляется не только нервным, но и гуморальным путем.

В 1931 году Леон Абгарович по представлению И. П. Павлова избирается членом-корреспондентом АН СССР, а в 1936 году — академиком. Его научные интересы не ограничиваются описанными выше. Существенный вклад в науку он дает в области физиологии органов чувств. Его интерес к этому разделу физиологии имеет исторические корни. Еще в диссертации на тему: «Условные рефлексy с глаза у собаки», им детально разбирается роль зрительного анализатора в формировании условного рефлекса. В результате многолетнего изучения органов чувств, был получен большой, по своей значимости, экспериментальный материал. Леон Абгарович показал, что, исследуя деятельность органов чувств, можно изучать закономерности функционирования корковых процессов. Он высказал также мысль, давшую толчок для работы ряда физиологов, что состояние одного анализатора изменяется при функционировании другого, т. е. в организме существует зависимость между афферентными системами.

Работа Леона Абгаровича и его учеников в области физиологии органов чувств заложила основу для новой главы в физиологии, которая до сего времени в России почти не разрабатывалась.

После смерти И. П. Павлова, в 1936 году на Леона Абгаровича была возложена трудная, но почетная задача — заменить ушедшего учителя. Ему было поручено возглавить ряд физиологических учреждений: созданные И. П. Павловым Колтуши, Физиологический институт АН СССР им. Павлова и кафедру Военно-Медицинской академии. По-прежнему он остается также бессменным руководителем лаборатории в Институте им. Лесгафта, с которой его связывала долголетняя творческая работа.

В широкий план научных исследований И. П. Павлова входили задуманные, но далеко не завершенные им исследования по развитию нервной системы, постепенной смене примитивных форм деятельности все более и более усложняющейся и, изучении при этом, влияний, которые оказывают

условия среды и наследственные черты на формирование нервного склада животного.

Леон Абгарович поставил перед собой задачу поднять эту важнейшую в теоретическом и практическом отношениях проблему, чтобы воплотить в жизнь идеи учителя.

И вот, наряду с классическим павловским направлением в физиологии — изучением условных рефлексов на собаке, продолжаемым другими учениками Ивана Петровича, под общим руководством Леона Абгаровича, в Колтушах и Физиологическом ин-те им. Павлова и ВИЭМ-е проводится интенсивное и многостороннее исследование проблемы филогенетической эволюции нервной деятельности, в том числе и высшей нервной деятельности.

Особенное внимание, при этом, уделяется Леоном Абгаровичем и его сотрудниками исследованию нервной системы насекомых и птиц, представляющих особый интерес для изучения формирования нервной деятельности в процессе филогенеза, ввиду того, что у насекомых чрезвычайно выражены врожденные рефлексы, а у птиц — врожденные и приобретенные рефлексы выражены примерно одинаково. Продолжается интенсивная разработка высшей нервной деятельности обезьян, начатая еще Иваном Петровичем; изучается нервная система различных представителей низших позвоночных.

Большой интерес проявляет Леон Абгарович к вопросу исследования условных рефлексов, разработка которого была начата И. П. Павловым. «В высшей степени вероятно», говорит Иван Петрович (и на это имеются уже отдельные фактические указания), что новые, возникающие рефлексы, при сохранности одних и тех же условий жизни в ряде последовательных поколений, непрерывно переходят в постоянные. Это было бы, таким образом, одним из действующих механизмов развития животного организма». Изучение проблемы наследования ведется Леоном Абгаровичем в двух направлениях: 1) исследование наследственного закрепления индивидуальных условных рефлексов и 2) исследование изменчивости врожденных координаций.

Существенным разделом работ являются исследования по развитию центральной нервной системы в онтогенезе, в результате которых устанавливаются различные стадии функционирования центральной нервной системы на ранних этапах развития организма, а также зависимость деятельности центральной нервной системы от уровня развития рецепторных аппаратов.

Помимо перечисленного цикла работ Леон Абгарович развертывает еще более широкие исследования по адапционно-трофической роли симпатической нервной системы. Так, ведутся исследования по выяснению адапционно-трофической роли симпатической нервной системы на условнорефлекторную деятельность высших млекопитающих; опыты с экстирпацией симпатической нервной системы, ее раздражением, введе-

* И. П. Павлов, т. III, стр. 222, 1949 г.

нием возбуждающих вегетативную нервную систему веществ. Одновременно изучается зависимость деятельности коры больших полушарий головного мозга от состояния эндокринной системы организма. Значительное развитие в это время получили работы по изучению физиологии анализаторов. Детальное электрофизиологическое исследование различных звеньев анализаторных систем даст существенный материал как для выяснения функции рецепторов, так и для физиологии высшей нервной деятельности. Успешно продолжают работы по взаимодействию афферентных систем.

Наряду с экспериментальными исследованиями продолжается начатая И. П. Павловым работа в психиатрических и нервных клиниках, где изучается высшая нервная деятельность человека. В результате, сформировывается представление о выявлении в патологии прежних, подавленных в норме форм функционирования центральной нервной системы, что помогает находить методы лечения психических заболеваний.

Помимо этого, Леон Абгарович продолжает цикл работ, являющихся продолжением его прежних исследований. В институте им. Павлова проводятся работы по изучению взаимодействия эндокринного аппарата и симпатической нервной системы, выясняется роль высших вегетативных центров. Проводится цикл работ по изучению, в эволюционном аспекте, механизма синаптического проведения периферического нервно-мышечного аппарата. Продолжаются работы по сравнительно-физиологическому исследованию биохимических процессов, в частности, ферментативных систем крови и мозговой ткани.

Этот период в жизни Леона Абгаровича характеризуется тем, что он объединяет научной мыслью большой круг физиологов. Его способность помнить и сопоставлять разрозненные факты отдельных работ, обобщать их — подводя теоретический фундамент — поставила Леона Абгаровича во главе физиологической мысли страны.

Маститый ученый, он не жалеет себя, отдавая все свое время и силы любимой науке в родной стране. Читает курсы лекций для врачей, физиологов, делает многочисленные доклады на съездах, в обществах. Он ведет огромную редакционную работу в ряде биологических журналов и трудов. Возглавляет Ленинградское общество физиологов им. И. М. Сеченова, а с 1937 года и Всесоюзное общество физиологов, биохимиков, фармакологов. Леон Абгарович состоит членом-корреспондентом и почетным членом многих иностранных научных обществ и учреждений. В течение ряда лет работает председателем или членом ряда комиссий, как, например, Комиссии по присуждению Сталинских премий, Военно-санитарной комиссии и др.

Колоссальная работоспособность и изумительная способность к синтезу помогает ему обобщать разрозненные факты и создавать новые разделы физиологии, обогащенные научной теорией.

Необыкновенная плодотворность работы Леона Абгаровича находит объяснение, с одной стороны, в чрезвычайно благоприятных для развития науки условиях, которые имеют место в нашей стране, и, с другой сторо-

ны, в больших научно-организационных способностях ученого. Через его школу проходит чрезвычайно большое количество молодых ученых. Необыкновенное богатство тематики, разрабатываемой его учениками — физиологами, врачами, зоотехниками, биологами, физиками, инженерами и др., дает ему богатый материал для обобщений.

Помимо научного авторитета, которым обладает Леон Абгарович, своим личным примером, своей сердечностью и обаянием, он умеет создать вокруг себя научный коллектив, где отношения между сотрудниками основаны на доверии, уважении и доброжелательном отношении. Благодаря его качествам ученого и человека им создана мощная физиологическая школа — школа Л. А. Орбели, плодотворно разрабатывающая основные проблемы физиологии.

В годы Отечественной войны Леон Абгарович и его многочисленные сотрудники принимают непосредственное участие в разработке важнейших научных проблем, имеющих оборонное значение.

За выдающиеся заслуги в развитии отечественной науки Леон Абгарович награждается тремя премиями: в 1937 году Президиумом АН СССР ему присуждается премия им. И. П. Павлова за работы по физиологии симпатической нервной системы, в 1941 г. за книгу «Лекции по физиологии нервной системы» он получает Сталинскую премию 1-й степени, а в 1947 году за работы по эволюционной физиологии ему присуждается Мечниковская премия.

Президиумом Верховного Совета Союза ССР Л. А. Орбели награждается тремя орденами Ленина, Орденом Красного Знамени, Орденом Трудового Красного Знамени, Орденом Красной Звезды и рядом медалей.

В 1945 году ему присваивается звание Героя Социалистического Труда.

Большая, яркая и чрезвычайно плодотворная жизнь Леона Абгаровича в науке не была свободна от трудностей, шероховатостей и отдельных неудач, причинивших ему немало переживаний. Однако необычайное мужество в преодолении моральных трудностей, подкрепляемое самоотверженной любовью к науке, всегда помогала ему преодолевать эти трудности и с присущим ему энтузиазмом и мастерством блестяще развивать отечественную физиологию.

Коллектив сотрудников руководимого Леоном Абгаровичем нового Института эволюционной физиологии АН СССР, с возрастающим успехом продолжает развивать основные направления его учения.

7-го июля 1957 года Леону Абгаровичу исполнилось 75 лет. За выдающиеся заслуги в области физиологической науки, в связи с пятидесятилетием научно-педагогической деятельности Указом Президиума Верховного Совета СССР от 1 августа 1957 г. академик Л. А. Орбели награжден орденом Ленина.

Леон Абгарович по-прежнему полон юношеского энтузиазма и творческих замыслов. Можно не сомневаться, что он, с присущим ему мастерством, претворит в жизнь также и эти новые большие научные замыслы и обогатит горячо любимую им отечественную физиологию новыми крупными достижениями.

Х. С. КОШТОЯНЦ

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ НЕРВНОЙ РЕГУЛЯЦИИ И ДЕЙСТВИЯ «МЕДИАТОРОВ» У МОЛЛЮСКОВ

Данные сравнительной физиологии, биохимии и фармакологии нервной системы различных животных являются иллюстрацией сходства и различий в функциях нервной системы на разных этапах филогенетического развития. Многочисленные факты, накопленные многими исследователями в этом направлении приведены в нашей сводке, посвященной сравнительной физиологии нервной системы [1].

В настоящем сообщении излагаются итоги экспериментальных исследований, проведенных мною и моими сотрудниками в течение последних 20 лет для выяснения особенностей физиологии и фармакологии нервной регуляции и действия так называемых «медиаторов» у моллюсков. Ряд фактов, приводимых в сообщении, получены в нашей лаборатории в самое последнее время и публикуются впервые.

В 1936 году мною было показано, что ритмически сокращающийся бич полового аппарата виноградной улитки является весьма чувствительным тест-объектом к низким концентрациям ацетилхолина, который вызывает резкое угнетение ритмической активности бича.

Используя этот тест-объект я имел возможность убедиться в том, что характерная реакция этого типа гладкой мускулатуры моллюска на действие ацетилхолина не снимается атропином (как это имеет место для ацетилхолина у позвоночных животных) и, что действие ацетилхолина в этом случае снимается никотином. Эти данные позволили нам высказать предположение об отличии рецепторных субстанций для соответствующих фармакологически активных веществ у беспозвоночных (моллюсков) по сравнению с позвоночными [2, 3].

Турпаев в нашей лаборатории позже показал, что типичное угнетающее действие ацетилхолина на ритмическую деятельность сердца виноградной улитки не снимается атропином [4], что совпадало с данными некоторых зарубежных исследователей [5] и подчеркивало специфические функциональные особенности сердца моллюсков по сравнению с сердцем позвоночных.

За последние годы в работах ряда исследователей была выявлена еще одна важная особенность химической чувствительности сердца моллюсков, имеющая большое значение для сравнительной физиологии. Было показано, что сердца ряда морских и пресноводных моллюсков весьма чувствительны к серотонину или 5-окситриптамину [6, 7, 8, 9]; высокая чувствительность к серотонину отмечена, в частности, для сердца виноградной улитки [9, 10] и анодонты [11].

Эти данные приобретают двойной научный интерес: с одной стороны, сердца моллюсков оказываются чувствительными тест-объектами для определения серотонина — вещества, которое привлекает к себе все большее внимание физиологов и врачей ввиду его активного участия в химической регуляции, деятельности центральной нервной системы (в частности, стволовой части головного мозга) млекопитающих животных и человека в норме и патологии [12, 13]. С другой стороны, не без основания ставится вопрос о том, что серотонин или 5-окситриптами является специфическим «медиатором» осуществления нервной регуляции деятельности сердца у моллюсков наряду с холинэргическим механизмом, осуществляемым с участием ацетилхолина. По мнению Уэлша (Welsh [6, 7, 8]) серотонин является «медиатором стимулирующего действия экстракардиальных нервов моллюсков. Последний вывод Уэлш основывает, в частности, и на том, что вещества, снимающие стимулирующее действие серотонина на сердце улитки (производные лизерговой кислоты) снимают также эффект раздражения нерва на сердце.

Совместно со студентом О. А. Гомазковым в текущем году мы поставили серию опытов с действием серотонина на изолированное сердце виноградной улитки. Эти опыты показали высокую чувствительность сердца улитки к серотонину и стимулирующее влияние серотонина. Это стимулирующее (положительно инотропное) действие имело резкую пикобразную форму. Порог чувствительности к серотонину в наших опытах равнялся 1 мл раствора серотонина в разведении $1 : 10^{12}$; ярко выраженный стимулирующий эффект вызывает серотонин в разведениях $1 : 10^{11}$, $1 : 10^9$, $1 : 10^8$, $1 : 10^7$.

В специальной контрольной серии опытов Гомазков показал, что серотонин в концентрациях $1 : 10^9$ и $1 : 10^5$ вызывал резко выраженное угнетение ритмической деятельности сердца лягушки. Это ясно указывает на функциональные особенности сердец, изучаемых нами позвоночных и беспозвоночных животных в их отношении к определенным химически активным веществам, в частности, к серотонину.

Наши опыты показали также, что адреналин, вызывающий на сердце позвоночных животных весьма характерный стимулирующий эффект, не оказывает действия на ритмическую деятельность сердца улитки в концентрациях от $1 : 10^4$ до $1 : 10^{10}$.

Что касается ацетилхолина, то во всех испытанных эффективных концентрациях от $1 : 10^5$ до $1 : 10^{12}$, это вещество на сердце виноградной улитки также, как и на сердце позвоночных вызывает эффект угнетения сердечной деятельности. Пороговой концентрацией ацетилхолина, по нашим данным, является раствор $1 : 10^{13}$.

В этой связи интересно отметить, что по нашим опытам, проведенным с В. А. Шидловским в 1943 г., ацетилхолин оказывает стимулирующее действие на сердце речного рака [4].

На основании весьма убедительных литературных данных и нашего экспериментального материала, мы можем прийти к выводу о двух типах регуляторного влияния на сердце улитки — угнетающего и стимулирующего.

шего. В опытах, проведенных в 1956 году совместно с Н. Смирновой и Р. Попковой, мы убедились в том, что при раздражении церебральных ганглиев виноградной улитки в зависимости от силы раздражения можно вызвать как угнетающее (при сильных раздражениях), так и стимулирующее (при слабых раздражениях) действия на ритмику сердца.

Опыты Гомазкова, проведенные в условиях электрического раздражения интестинального нерва, показали, что в зависимости от силы раздражения этого нерва можно получить на сердце улитки как стимулирующий (сильное раздражение), так и угнетающий (слабое раздражение) эффекты.

Наши опыты показали также, что стимулирующий эффект раздражения интестинального нерва и серотонина, также как угнетающий эффект раздражения названного нерва и ацетилхолина не нарушается при введении в сердце улитки атропина ($1 : 10^4$, $1 : 10^5$), никотина ($1 : 10^5$) и дибенамина ($1 : 10^4$, и $1 : 10^5$). Последнее вещество мы применяли в качестве антагониста серотонина, на что имелись указания в литературе.

Из литературных данных можно сделать вывод, что на путях фармакологического анализа проблемы в отношении моллюсков (как и других беспозвоночных) должны применяться специфические фармакологические агенты. С помощью этих агентов можно будет подойти к центральному вопросу о том — в какой мере тот или иной химически активный агент является действительно участником физиологического процесса стимуляции или угнетения сердечной деятельности моллюсков при действии нервов.

По мнению Проссера (Prosser [5]) ацетилхолин является «медиатором» угнетающего влияния нервов на сердце моллюсков, а по мнению Уэлша [7] «медиатором» стимулирующего влияния нервов является серотонин. Важный для сравнительной физиологии вывод об особом «медиаторе» стимуляторного влияния нервов на сердце моллюсков был сделан на том основании, что как действие серотонина, так и стимулирующий эффект нервного раздражения снимаются одним и тем же фармакологическим агентом (бром-дериватом диэтиламида лизерговой кислоты) [8].

Дальнейшие исследования в этом направлении должны представить большой интерес для конкретного анализа проблемы становления и развития различных форм гумморальной реализации нервных воздействий в эволюции животных.

Поступило 31 V 1957

Б. О. ГОНЧАРОВ

ՆԵՐՎԱՅԻՆ ԿԱՐԳԱՎՈՐՄԱՆ ԵՎ ՄԵԴԻԱՏՈՐՆԵՐԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅԱՆ
ԱՌԱՆՋՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ ԽԵՈՒՆՋՆԵՐԻ ՄՈՏ

Ա Վ Փ Ո Փ Ո Ն Վ

Ներկա հոդվածում, հեղինակի և նրա աշխատակիցների ստացած տրվյալների հիման վրա (1936—1957 թթ.), ցույց է տրված ներվային գրգռիչումն ու ճանապարհով փոխանցման զարգացումը կենդանիների էվոլյուցիայի ընթացքում:

Բերվում են փաստեր, որոնք ստացված են փորձնական ճանապարհով և խոսում են այն մասին, որ խաղողի խխունջի (*Helix pomatia*) տարբեր օրգանները տարբեր զգացողություն են ցուցաբերում աղետիլսոլինի, ադրենալինի և սերոտոնինի հանդեպ. վերջինը Ուելշի կողմից համարվում է որպես սպեցիֆիկ մեդիատոր՝ սրտի աշխատանքը արագացնող էրոտրակարգիչ ներվաթելերի համար: Նշվում են նաև այն փաստերը, որոնք ցույց են տալիս խխունջի օրգանների և ողնաշարավոր կենդանիների օրգանների զգացողության աստիճանը աղետիլսոլինի ու ատրոպինի հանդեպ և նրանց ազդեցության օրակական տարբերությունը այդ կենդանիների մոտ: Հեյլնակի և նրա աշխատակիցների փորձերը ցույց են տվել, որ խխունջի ցերեքրալ հանգույցի և սրտի պերիֆերիկ ներվաթելի (*n. Intestinalis*) գրգռման դեպքում տեղի է ունենում սրտի բարախման խիտանում և արգելադրում: Հեյլնակը առաջ է քաշում համեմատական ֆիզիոլոգիայի կարևորագույն հարցերից մեկը, այն է՝ վերը հիշված ներվերի տարբեր ազդեցությունների շնորհիվ ինչպիսի մեդիատորներ են իրականանում:

ЛИТЕРАТУРА

1. Коштоянц Х. С. Сравнительная физиология нервной системы (Основы сравнит. физиологии, том II), изд. АН СССР (в печати).
2. Коштоянц Х. С. Бюлл. exper. биол. и мед. 2, 185—186, 1936.
3. Коштоянц Х. С. „Природа“, 5, 77—83, 1936.
4. Коштоянц Х. С. Основы сравнительной физиологии, т. I, 1950.
5. Prosser G. L. Biol. Bull. 78, 92, 1940.
6. Welsh J. H. Arch. exp. Pathol. Pharmacol. 219, 23, 1951.
7. Welsh J. H. Nature, 173, 955, 1954.
8. Welsh J. H. Science, 125, 348, 1957.
9. Gaddum J., Paasonen T. Brit. J. Pharmacol. 10, 474, 1955.
10. Zetler G., Schlosser L. Arch. exp. Pathol. Pharmacol. 222, 345, 1954.
11. Fänge R. Experientia 11, 156, 1955.
12. Коштоянц Х. С. Успехи совр. биол. 42, 255, 1956.
13. Коштоянц Х. С. Журн. невропат. и психиатрии им. Корецкого, 57, 260, 1957.

А. М. АЛЕКСАНИЯН и Е. А. ХУДОЯН

УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СЕРДЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ И ДЫХАНИЯ*

В предыдущей работе [1] нами были описаны реакции со стороны сердца при действии положительных и отрицательных условных раздражителей. В настоящей работе, являющейся продолжением начатых исследований, мы частично повторили прежние опыты на новых подопытных животных и, кроме того, провели ряд новых проб.

Наряду с этим для более полной оценки эффектов, наблюдаемых при развитии коркового торможения, кроме регистрации сердечной деятельности, мы вели также регистрацию двигательной реакции и дыхания. Таким образом, о влиянии условных раздражителей мы могли судить одновременно по трем показателям: по изменениям частоты сердцебиений, ритмики и амплитуды дыхательных движений и по двигательной реакции (сгибанию левой задней конечности, на которую наносился безусловный раздражитель — электрический ток).

Для записи сердечной деятельности применялась уже описанная нами методика [2], запись дыхательных движений и движений конечности производилась обычно принятым методом (с воздушной системой передачи и мареевской капсулой), поэтому мы находим возможным в данной статье не останавливаться на подробном описании методики.

Опыты ставились на трех собаках (Марс, Тарзан и Боб).

Сравнение результатов, полученных на трех собаках, показывает большую разницу. Обычно условные оборонительные рефлексy образуются сравнительно быстро, что нами и было установлено на двух собаках (Марс и Боб). Однако у третьей собаки (Тарзан) двигательная реакция на условный раздражитель — сгибание конечности — появилась после относительно большого числа подкреплений и часто отсутствовала. Специально предпринятые опыты с многократным подкреплением условного раздражителя с отставлением, равным 2—3 секундам, убедили нас в том, что мы имеем дело с индивидуальными особенностями собаки — условная двигательная реакция продолжала быть нестойкой и часто отсутствовала. Такая же картина, но менее выраженная, наблюдалась и со стороны сердечной деятельности, тогда как реакция со стороны дыхания всегда была налицо. Что же касается безусловного раздражителя, то эффекты его всегда и отчетливо проявлялись по всем трем показателям.

Естественно, что если бы мы ограничивались регистрацией одной

* Экспериментальная часть работы выполнена в Институте физиологии АН АрмССР.

лишь функции, эти особенности животного ускользнули бы от нашего внимания. Ценность многостороннего изучения особенно отчетливо обнаруживается при оценке эффектов тормозного раздражителя. При работе с двигательной методикой, как известно, эффект тормозного раздражителя проявляется в отсутствии двигательной реакции. Однако при этом всегда можно задать вопрос: что это, отсутствие реакции вообще или активный тормозный процесс? Если это торможение, то какова его сила? Непосредственное наблюдение за эффектом заторможенной функции в этом случае ничего не дает, так как видимой двигательной реакции нет. Для определения наличия и степени торможения в таких случаях прибегают к косвенным приемам. В частности, критерием глубины торможения служит последовательное торможение положительных условных раздражителей.

Регистрируя одновременно деятельность трех функциональных систем, мы смогли установить, что в то время как при действии тормозных раздражителей двигательная система показывает однообразную картину отсутствия реакции, сердечная и дыхательная системы обнаруживают ряд изменений, раскрывающих картину последовательной смены функциональных сдвигов. При этом величина этих сдвигов позволяет нам судить как о глубине торможения, так и о динамике его развития. В этом смысле, как нами уже было подчеркнуто, для изучения физиологии торможения известные выгоды представляют методики исследования, регистрирующие функции такого органа, который и в норме, вне воздействий тех или иных раздражителей, обнаруживает какой-то определенный уровень деятельности.

Как правило, дыхательные движения и сердечные сокращения изменяются однозначно — учащение одного сопровождается учащением другого и наоборот. Однако абсолютного параллелизма нет. В наших опытах мы смогли установить, например, что в то время как в ответ на тормозные раздражители сердечная деятельность не изменяется или почти не изменяется, со стороны дыхания наблюдается как замедление, так и учащение. Такое же расхождение деятельности этих двух систем можно отметить и вне действия раздражителей или в последствии.

Для иллюстрации сказанного приводятся рисунки 1 и 2, из которых видно какое сложное влияние оказывает раздражитель. На рис. 1 показано влияние положительного условного раздражителя — звонка (зв I) и подкрепления на сердечную деятельность, дыхание и двигательную реакцию. На рис. 2 — влияние отрицательного раздражителя — тоже звонка, но отличающегося от первого по своему звуку (зв II). На рис. 2, например, спустя 4 секунды после прекращения раздражителя можно отметить 5—6 сердечных сокращений в учащенном ритме, после чего наступает резкое урежение ритма. На 15—16 секунде редкий ритм на короткое время уступает место учащенному, после чего вновь наблюдается значительное урежение ритма. Своеобразно изменяется и дыхание, однако фазы изменения дыхания и сердечной деятельности не совпадают друг с другом.

Описанная реакция на раздражитель нами наблюдалась сравнительно редко, но отдельные компоненты ее можно видеть гораздо чаще. Нет сомнения, что здесь мы имеем дело с явлением, известным под наз-

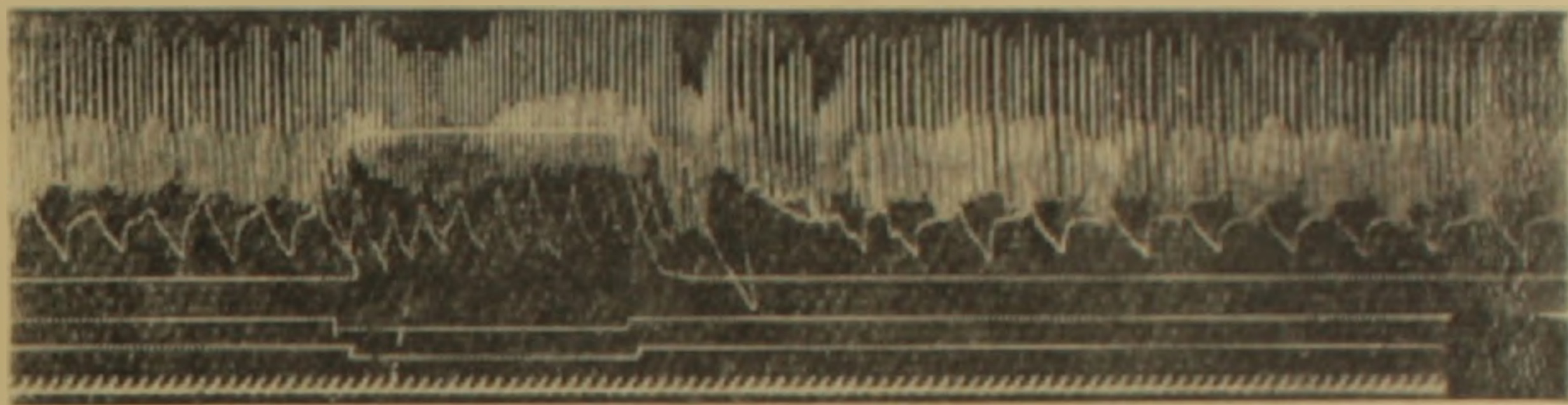


Рис. 1. Влияние условного (звонок 1) и безусловного раздражителей. Верхняя кривая—запись сердца, ниже—дыхания, затем—движения конечности, отметчика условного раздражителя, отметка безусловного раздражителя и отметка времени (в секундах). Объяснение в тексте.

На всех последующих рисунках обозначения те же.

ванием феномена отдачи, однако для объяснения всей сложности разыгрывающихся процессов едва ли достаточно одно лишь указание на феномен отдачи.

Таким образом, условный раздражитель по ходу выработки условного рефлекса связывается со всеми теми многочисленными компонентами, которые входят как составная часть в общий комплекс реакции, вы-

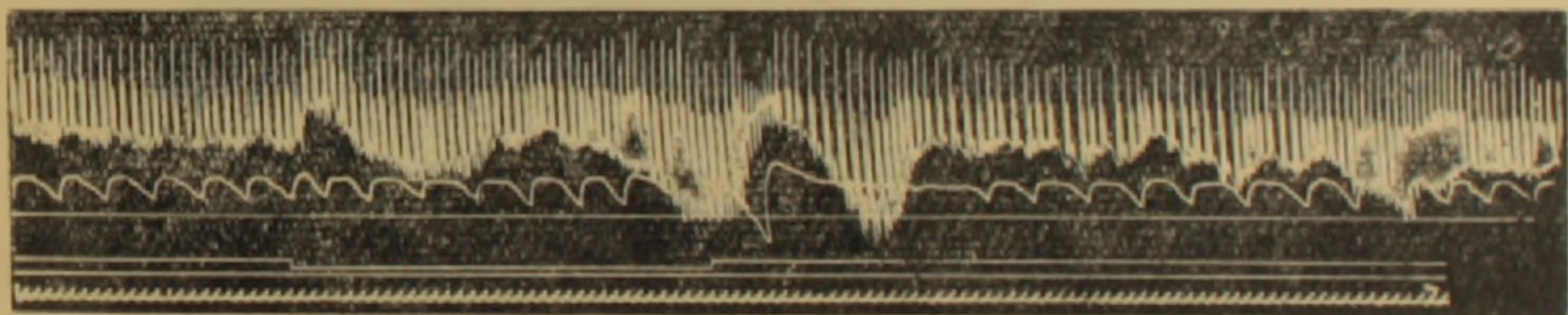


Рис. 2. Влияние тормозного раздражителя (звонок 2).

зываемой безусловным раздражителем. Каждая из этих составных реакций имеет своеобразное течение, свою временную характеристику, в зависимости от лабильности той функциональной системы, к которой она относится.

В предыдущей статье, касающейся сердечных условных рефлексов, мы указывали, что при выработке внутреннего торможения наблюдается определенный ход его развития, который, как нам кажется, проливает свет на механизм его возникновения. Основная мысль, высказанная нами, заключалась в том, что внутреннее торможение начинает развиваться в последствии. По мере его выработки и упрочения, однако, торможение начинает проявляться и во время действия раздражителя.

К аналогичному выводу мы пришли, наблюдая за изменениями дыхательных движений в процессе выработки дифференцировки. Для иллюстрации ниже приводится серия кривых, полученных в различных стадиях выработки дифференцировки. На рис. 3 представлены кривые

записи изучаемых функций при действии положительного условного и безусловного раздражителей. Учащение дыхательных движений и увеличение их амплитуды — обычный эффект положительного условного и

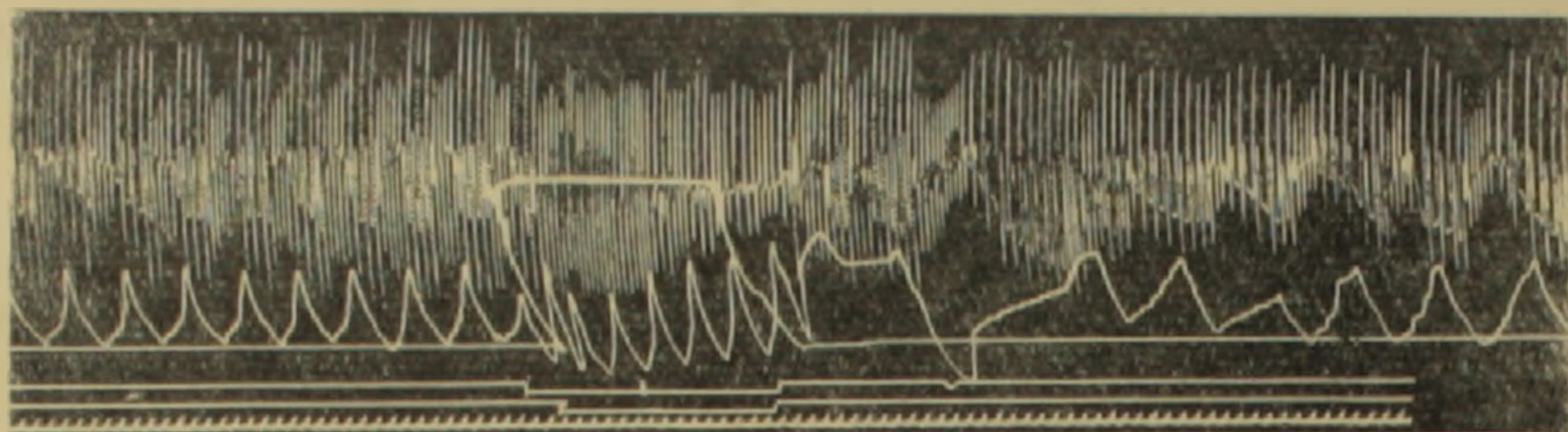


Рис. 3. Влияние условного (зв. 11 и безусловного раздражителей.

безусловного раздражителей — отчетливо видны на рисунке. На рис. 4 представлен результат действия дифференцировки при пятом ее применении. Как видно из рисунка, по всем трем показателям функциональные сдвиги пока аналогичны сдвигам, наблюдаемым во время действия

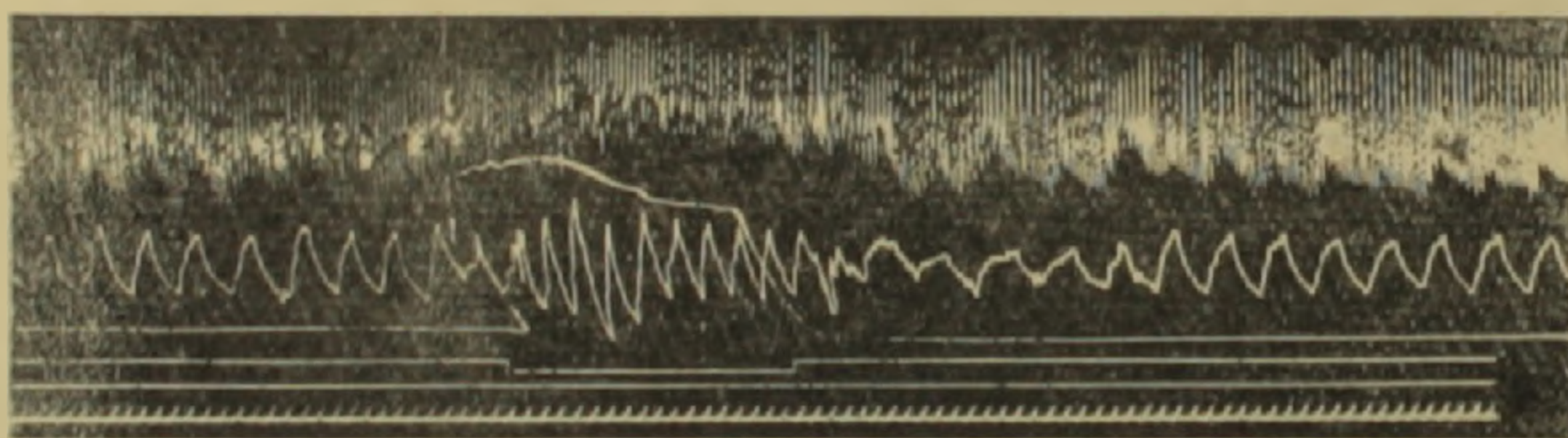


Рис. 4. Влияние дифференцировки — 5-ое применение.

условного положительного раздражителя. На следующем рисунке (14-ое применение дифференцировки) уже намечаются изменения, характерные для развивающегося торможения — замедление сердечной деятельности к концу действия дифференцировки и abortивная двигательная реакция.

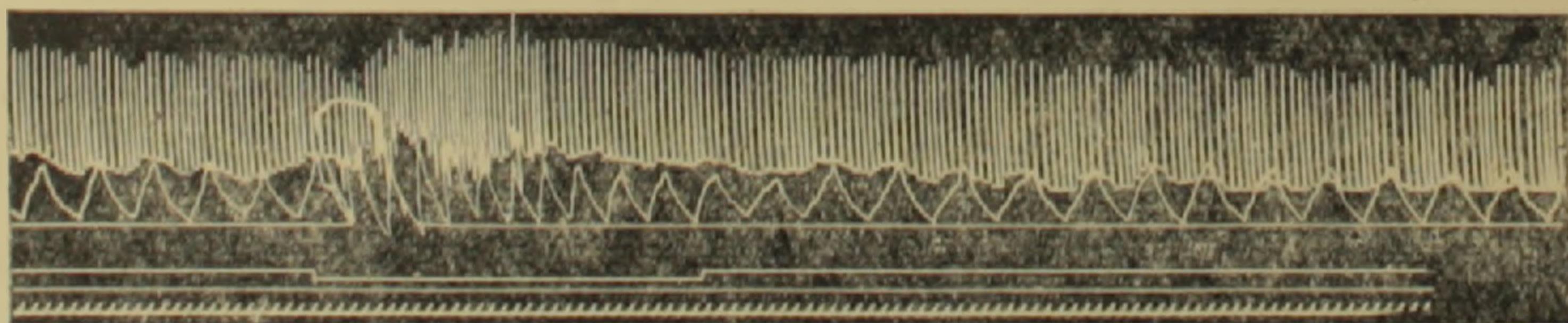


Рис. 5. Влияние дифференцировки — 14-ое применение.

На рис. 6 (38-ое применение дифференцировки) двигательная реакция совершенно отсутствует, дыхание и сердечная деятельность в начале действия раздражителя еще показывают небольшое учащение, но к концу раздражения уже отчетливо проявляется торможение функций, хорошо выраженное в последствии. Более поздние пробы показывают постепенное перемещение торможения к началу действия раздражителя.

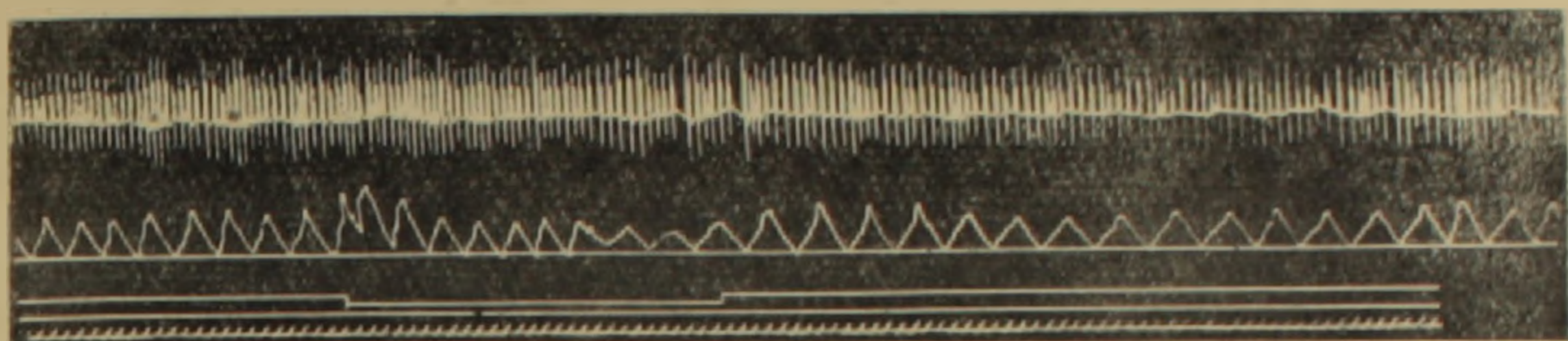


Рис. 6. Влияние дифференцировки—33-ое применение.

Подсчеты записей дыхания, полученных в опытах, представленных на рисунках 3—6, приводятся в таблице 1. Цифровые данные показывают, что во всех случаях в последствии имеется значительное торможение дыхания. Аналогичное действие оказывает также и положительный условный раздражитель. В этом можно убедиться по влиянию дифференцировки в стадии генерализации. Далее из таблицы видно, что по мере выработки дифференцировки торможение распространяется и на конец действия раздражителя, в то время как в начале раздражения все еще наблюдается учащение дыхания. Наконец, в стадии полной диф-

Таблица 1

Изменения количества дыхательных движений под влиянием дифференцировочного раздражителя по ходу выработки и упрочения дифференцировки

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
№№ рисунков	порядковый № раздражителя	исходная частота дыхания (до раздражения)	частота дыхания во время раздражения	частота дыхания в конце раздражения	частота дыхания в последствии	% изменчивости дыхания во время раздражения (IV/III)	% изменения дыхания в конце раздражения (V/III)	% изменения дыхания в последствии (VI/III)
3	Положительный и безусловный раздражитель	5	7,3	6,7	3,2	140	134	64
4	5	6	10	10	5,6	166	166	93
5	14	4,7	8	5	4	170	106	85
6	38	7	8	5,7	5,5	114	83	79

Данные таблицы 1 показывают количество дыхательных движений за 20 секунд. В тех случаях, где время отсчета составляло меньше 20 секунд, мы сделали соответствующий расчет с тем, чтобы унифицировать таблицу.

В графе V отдельно взята продолжительность только одного (последнего перед концом раздражения) цикла дыхания и пересчитано, сколько было таких дыхательных движений за 20 секунд.

Графы VII, VIII, IX показывают величины изменений, выраженные в процентах по отношению к исходной частоте дыхания.

ференцировки торможение распространяется еще дальше, к началу действия раздражителя. Однако и в этой стадии, в самом начале действия дифференцировки, можно отметить нечто напоминающее остаток прежнего учащения, какую-то заминку в дыхании, а во многих случаях и ясно выраженное укорочение одного или двух циклов дыхания, совпадающее с началом действия дифференцировки.

В таблице 2 приводятся аналогичные подсчеты частоты сердечного ритма. Следует отметить, что в ряде случаев наряду с замедлением ритма дыхания наблюдается также уменьшение его амплитуды, иногда до-

Т а б л и ц а 2

Изменения частоты сердечных сокращений под влиянием дифференцировочного раздражителя по ходу выработки и упрочения дифференцировки

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
№№ рисунков	порядковый номер раздражителя	исходная частота сердечного ритма (до раздражения)	средняя частота до раздражения	частота сердечного ритма в начале раздражения	частота сердечного ритма в конце раздражения	частота сердечного ритма в последствии	% изменения в начале раздражения (V/IV)	% изменения в конце раздражения (VI/V)	% изменения в последствии (VII/IV)
3	Положительный условный и безусловный раздражитель								
4		17,5 18; 21	18,8	26	20	20; 16; 14; 14; 14	138	106	74,5
4	5	23; 23; 24	23,3	28	24	23; 21; 22; 21; 20	120	103	86
5	14	18; 16	17	23	16	16; 16; 16,5; 16; 15	135	94	88
6	38	18; 17	17,5	18	14	15; 14,5; 14; 14,5; 13	103	80	74,5

Данные таблицы 2 показывают количество сердечных ударов за 10 секунд. Графы VIII, IX и X показывают величины изменений, выраженные в процентах по отношению к исходной частоте сердечного ритма. В графе X для выведения процентного отношения частоты ритма в последствии взята (из VII графы) наименьшая цифра за 50 секунд т. е. цифра, отражающая максимальную глубину торможения.

вольно значительное. Таким образом, наблюдая ход выработки отрицательных условных рефлексов, мы установили ту же картину, которая была описана нами ранее.

На основании ранее полученных данных, касающихся изменения сердечной деятельности под влиянием дифференцировки и учащения, нами было высказано предположение о генетической связи между индукционным и внутренним торможением. Это предположение подкрепляется данными, полученными при изучении дыхания. В самом деле, из таблицы 1 видно, что вначале дифференцировочный раздражитель вызывает

замедление ритма дыхания только в последствии. Можно думать, что тот же механизм, который приводит к торможению дыхания в последствии, при систематическом неподкреплении раздражителя, от опыта к опыту все более и более усиливается или что индукционное торможение в каждом последующем опыте наступает раньше, чем в предыдущем. Возможно, что оба процесса протекают одновременно. В результате этих изменений индукционное торможение с последствия постепенно надвигается на время действия дифференцировки, и тогда (в стадии упрочения) тормозный раздражитель как бы с места вызывает торможение функции.

Ранее нами было отмечено также, что при действии даже хорошо выработанной дифференцировки в самом начале действия тормозного раздражителя часто удается наблюдать мимолетное учащение сердечной деятельности, после чего наступает замедление ритма сердца. То же самое наблюдается и в отношении дыхания. Как уже указывалось выше в самом начале своего действия дифференцировка вызывает какой-то перебой в дыхании, а иногда и явное укорочение времени цикла дыхания. Нам кажется, что это явление следует рассматривать как рудиментарное проявление того самого учащения ритма дыхания, которое в полной мере наблюдалось при действии дифференцировки в начальных стадиях его выработки (в стадии генерализации рефлекса).

Таким образом, тормозный раздражитель, подобно положительному раздражителю, оказывает двойное действие: вначале он вызывает возбудительный процесс, за которым следует, по закону последовательной индукции, тормозный процесс. Анализ полученных нами экспериментальных данных, а также данные литературы привели нас к мысли, что при развитии внутреннего торможения мы по существу имеем дело с переделкой положительного раздражителя в отрицательный и что вся эволюция превращения тормозного условного раздражителя из положительного в отрицательный проходит через три стадии, каждая из которых характеризуется определенным временем возникновения и определенным соотношением силы и продолжительности двух основных нервных процессов — возбудительного и тормозного. В начальной стадии выработки отрицательного рефлекса, в стадии генерализации условный тормозный раздражитель вызывает преимущественно возбудительный процесс. В более поздней стадии (переходной) оба процесса — и возбудительный и тормозный — одинаково дают себя знать. Наконец, в еще более поздней стадии — тормозной, на первый план выступает тормозный процесс. Однако и в этой последней стадии, как показывают экспериментальные данные, нередко удается обнаружить мимолетное проявление возбудительного процесса. Очевидно, что последний является необходимым и обязательным результатом действия тормозного раздражителя.

Любой афферентный стимул, быть может, за исключением очень сильных, вызывает в центральной нервной системе одновременно и процесс возбуждения и процесс торможения. Из лекций И. П. Павлова о ра-

боте больших полушарий головного мозга можно сделать вывод, что и тормозное состояние может быть вызвано тем или иным условным раздражителем. И, действительно, в лаборатории И. П. Павлова Г. В. Фольборт [4] впервые доказал, что временные связи могут быть образованы и на тормозные состояния.

Если любой афферентный стимул создает в центральной нервной системе одновременно и очаги возбуждения и очаги торможения и, если временные связи могут быть образованы как с очагами возбуждения, так и торможения, то отсюда вытекает, что условный раздражитель одновременно вызывает как возбудительный, так и тормозный процесс, что в процессе выработки условного рефлекса одновременно образуются как положительные, так и отрицательные условные связи, причем вероятнее всего, что эти отрицательные связи, главным образом, представляют связи с антагонистическими центрами. При таком взгляде на предмет переделки положительных условных рефлексов в отрицательные следует рассматривать как перемену знаков обеих этих связей на противоположные на основе механизма последовательной индукции, без чего трудно представить выработку внутреннего торможения.

Такое представление хорошо согласуется с многочисленными фактами, известными из физиологии условных рефлексов. Затронутый нами вопрос имеет существенное значение для физиологии торможения. Однако имеющиеся в нашем распоряжении экспериментальные данные не дают нам права высказать определенное суждение относительно более интимного механизма развития внутреннего торможения. Что же касается вопроса о генетической связи внутреннего торможения и последовательной индукции, то здесь факты, полученные нами, хорошо укладываются в те представления, которые в свое время были развиты академиком Л. А. Орбели в одной из своих лекций, посвященных учению И. П. Павлова о высшей нервной деятельности.

Излагая явление последовательной индукции, академик Л. А. Орбели [5] говорил: «Ту же картину вы можете видеть и при изучении условных рефлексов. Если вы применили какой-нибудь возбуждающий агент, вызвали очаг возбуждения и не сопровождаете его едой, начинается выработка внутреннего торможения. Можно и даже нужно эту выработку внутреннего торможения рассматривать как индукционный процесс, как процесс, основанный на последовательной индукции. Без этой сукцессивной индукции нельзя было бы себе представить ни выработку условного тормоза, ни выработку угасания, ни выработку дифференцировки. Это — явление, разыгрывающееся внутри одних и тех же очагов» (разрядка наша).

Ա. Մ. ԱԼԵՔՍԱՆՅԱՆ, Ե. Ա. ԽՈՒՒՆՅԱՆ

ՍՐՏԻ ԵՎ ՇՆՉԱԹՈՒԹՅԱՆ ԳՈՐԾՈՒՆԵՈՒԹՅԱՆ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵՔՏՈՐ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ

Ա մ փ ո փ ու մ

Տվյալ աշխատությունում, որը հանդիսանում է նախորդ [1] աշխատության շարունակությունը, մասամբ կրկնվել են անցյալ փորձերը նոր կենդանիների վրա և կատարվել են մի շարք այլ հետազոտություններ:

Սրտի աշխատանքի գրանցման հետ միաժամանակ գրանցվել են նաև ոտքի շարժողական ռեակցիան և շնչառությունը:

Այսպիսով պայմանական գրգռիչների ազդեցության մասին մենք կարող էինք դատել պուլսի հաճախականության փոփոխմամբ, շնչառական շարժումների ռիթմով ու ամպլիտուդայով և շարժողական ռեակցիայով:

Շնչառության և ոտքի շարժման գրանցումը կատարվել է օդային հաղորդման սխեմայի միջոցով:

Դիտելով շնչառական ռիթմի փոփոխությունները դիֆերենցիրովկայի մշակման ընթացքում, մենք եկանք այն եզրակացության, որ ներքին արդելակումը զարգանում է գրգռիչի հետազդեցության ժամանակաշրջանում:

Բայց նրա մշակման և ամրապնդման ընթացքում ներքին արդելակումն սկսում է հանդես գալ նաև գրգռիչի ազդեցության ժամանակ:

Պետք է նշել նաև այն, որ դիֆերենցիրովկան իր ազդման սկզբնական շրջանում առաջ է բերում շնչառական ցիկլի ժամանակի կրճատում:

Հավանական է, որ այդ երևույթը պետք է դիտել որպես շնչառական ռիթմի նույն արագացման նախնական դրսևորում, որը հանդես է գալիս դիֆերենցիրովկայի մշակման սկզբնական շրջանում (ռեֆլեքսի գեներալիզացիայի ստադիա):

Այսպիսով, արդելակման գրգռիչը, նման դրական գրգռիչի հանդես ունի երկու ազդեցության՝ սկզբում նա առաջ է բերում դրդման պրոցես, որին հետևում է արդելակման պրոցեսը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алексанян А. М., Худоян Е. А. Изв. АН АрмССР (биол. и сельхоз. науки), VII, 11, 57, 1954.
2. Алексанян А. М., Григорян Г. Е. Изв. АН АрмССР (биол. и сельхоз. науки), V, 10, 71, 1952.
3. Павлов И. П. Полное собрание трудов, т. IV, 1949.
4. Фольбогт Г. В. Тормозные условные рефлексы. Диссертация, Издат. Воен.-Мед. акад., С.-Петербург, 1912.
5. Орбелн Л. А. Вопросы высшей нервной деятельности. Издательство Академии наук СССР, Москва—Ленинград, 1949.

А. И. КАРАМЯН

ВЛИЯНИЕ ЭКСТРАКОРТИКАЛЬНЫХ ФАКТОРОВ НА
РЕФЛЕКТОРНУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА*

В течение многих лет мы изучали функциональные взаимоотношения высших отделов центральной нервной системы, их роль в корреляции основных нервных процессов. Эти исследования, результаты которых обобщены в вышедшей недавно монографии (Карамян [6]) проводились в аспекте выяснения: каким образом в процессе эволюции позвоночных формируются функции высших отделов центральной нервной системы и каким образом та или иная система на разных ступенях эволюционного развития приобретает ведущее значение в приспособительной деятельности организма. Особое внимание было обращено на выяснение механизмов и путей постепенной эволюции индивидуально приобретенных нервных функций, то есть на развитие филогенетически наиболее молодого органа — коры головного мозга. Устанавливая, что одной из коренных особенностей эволюции нервной системы является смена замыкательных функций в восходящем ряду позвоночных и постепенное сосредотачивание основных регуляторных механизмов в высших отделах центральной нервной системы, мы вместе с тем могли подметить, что деятельность их, в том числе и коры головного мозга в значительной степени находятся в зависимости от функционального состояния других частей нервной системы. В настоящем сообщении приводятся факты относительно влияния среднего мозга, мозжечка и верхних шейных симпатических узлов на рефлекторную деятельность коры головного мозга.

Для изучения функциональных взаимоотношений среднего мозга и полушарий переднего мозга В. И. Багрянским была разработана методика, позволяющая у голубей в хронических условиях, без оперативного вмешательства, параллельно регистрировать электрическую активность зрительных долей и полушарий переднего мозга.

Регистрация электрических потенциалов изучаемых областей мозга осуществлялась с помощью игольчатых электродов, одна пара из которых вкалывалась в кость затылочной области, другая — в область латеральной поверхности черепа на уровне наружного слухового отверстия (каудально от него), т. е. в той части черепа, где зрительные доли среднего мозга (*Lobi optici*) максимально приближаются к его поверхности. Расстояние между электродами равнялось 3—6 мм. Опыты проводились в звукопроницаемой камере. Запись электрических потенциалов производилась

* Доложено на семнадцатом совещании по проблемам высшей нервной деятельности 26—28 ноября 1955 г.

на 8-ми шлефном осциллографе с диапазоном пропускной способности 0,5—1000 гц.

С целью исследования электрических реакций зрительных долей среднего мозга больших полушарий головного мозга, применялись световые и звуковые раздражители разной интенсивности. Помимо того, применялся ряд фармакологических веществ либо угнетающих либо возбуждающих функций переднего и среднего мозга.

Опыты проводились у интактных и бесполушарных голубей, которые были оперированы за 7—8 месяцев до проведения электрофизиологических исследований. Не имея возможности подробно остановиться на результатах всех этих экспериментов, — приведу лишь те опыты, которые имеют непосредственное отношение к настоящему сообщению.

В этой связи следует обратить внимание на следующие факты. Применение светового раздражителя в 100 люкс вызывало совершенно отчетливую реакцию угнетения медленных ритмов в полушариях головного мозга. Свет же в 400 люкс вызывал первичную реакцию в зрительных долях и реакции угнетения в полушариях. Важно подчеркнуть, что по мере увеличения первичной реакции в зрительных долях в определенных условиях наблюдалось значительное ослабление реакции угнетения в полушариях. Чтобы усилить это явление и проследить зависимость активности полушарий от функционального состояния зрительных долей, мы применили ритмический свет с частотой 8—10 мельканий в секунду. Опыты показали, что когда в зрительных долях имеется высокая активность в виде первичной реакции на каждое включение света, в полушариях резко падает активность, показателем которой является некоторое усиление медленных ритмов. Когда же эти первичные ответы исчезают, т. е. снижается активность в зрительных долях, сразу же исчезают медленные ритмы в полушариях, т. е. активность их повышается.

Результаты опытов, таким образом, показывают, что между полушариями переднего мозга и зрительными долями среднего мозга складывается определенная функциональная взаимозависимость, которая, по всей вероятности, протекает по типу непрерывной синхронизации и дисинхронизации нервных процессов. Для анализа этих сложных межнейрональных отношений, конечно, еще необходимы дальнейшие экспериментальные исследования, которые могли бы способствовать выявлению соотношений физиологических процессов в определенных структурных единицах. Однако даже эти общие данные, дают достаточное основание считать, что функциональная способность нервных клеток полушарий головного мозга, может изменяться в том или ином направлении, в зависимости от текущего состояния подкорковых систем. Что касается влияния полушарий на электрическую активность зрительных долей среднего мозга, то опыты, проведенные на бесполушарных голубях, показали, что у них электрическая активность среднего мозга значительно усиливается — повышается общая фоновая активность и усиливается реакция на свет. Так, например, если у интактных голубей реакция на свет в 400 люкс

имела амплитуду в 60—80 мкв, у бесполушарных голубей тот же раздражитель постоянно вызывал реакции с амплитудой 100—120 мкв.

Об усилении электрической активности зрительных долей у бесполушарных голубей, можно было судить и по действию пентотала. В опытах было обнаружено, что при применении пентотала (из расчета 2 мл. 5% раствора на кг веса) у интактных голубей почти полностью подавляется как фоновая электрическая активность, так и электрические ответы в зрительных долях; у бесполушарных же голубей несмотря на то, что полностью подавляется фоновая электрическая активность, однако первичная электрическая реакция в ответ на световой раздражитель сохраняется.

Изложенные факты, таким образом, показывают, что регуляция функциональных взаимоотношений между полушариями переднего мозга и зрительными долями среднего мозга осуществляется взаимно-индукционными механизмами, действующими как по восходящему направлению от зрительных долей к полушариям, так и по нисходящему направлению, от полушарий к зрительным долям. Такая межцентральная, кольцевая взаимозависимость устанавливается не только между полушариями и средним мозгом, но и с другими отделами центральной нервной системы, в частности с мозжечком. Н. Ф. Попов [10], Н. Н. Лившиц [8], В. К. Красуцкий [7] после удаления мозжечка у собак наблюдали значительные изменения в их условнорефлекторной деятельности. В этих исследованиях были использованы методики образования электрооборонительных и пищевых слюнных условных рефлексов. Наши исследования проводились на кошках и голубях, причем в отличие от указанных работ, вырабатывались двигательно-пищевые и вегетативные (дыхательные и сердечные) условные рефлексы. Опыты В. И. Воротниковой показали, что после удаления мозжечка у кошек положительные двигательно-пищевые условные рефлексы вырабатываются с такой же скоростью как и у интактных, что касается дифференцировочного торможения, то оно у безмозжечковых кошек вырабатывалось медленно, характеризуясь при этом не постоянством и неполнотой.

Более определенные результаты были получены в проведенных в течение последних лет систематических исследованиях К. Я. Яворской. Вырабатывая дыхательные и сердечные условные рефлексы, Яворская показала, что у безмозжечковых кошек дифференцировочное торможение не могло быть выработано через 60—80 применений отрицательного раздражителя, в то время как у интактных кошек оно вырабатывалось с легкостью. У кошек, у которых до операции была выработана прочная дифференцировка, после же удаления мозжечка несмотря на то, что положительные рефлексы не претерпевали особых изменений, выработать дифференцировку не удалось. Аналогичные результаты были получены по выработке угасательного торможения. Эти исследования, таким образом, показали что после удаления мозжечка, наблюдалось резкое ослабление коркового торможения. Следует подчеркнуть, что ослабление внутреннего торможения при образовании вегетативных условных

рефлексов было выражено более отчетливо, чем при двигательных пищевых условных рефлексах. В опытах, проведенных на голубях, Яворская обнаружила, что после удаления мозжечка у этих животных со стороны как положительных, так и отрицательных условных рефлексов не отмечается никаких нарушений.

Сопоставление фактов, полученных на кошках и голубях, подтверждает наше прежнее представление о том, что непосредственная, межцентрально-связь между мозжечком и полушариями головного мозга, впервые в эволюционном ряду животных устанавливается у млекопитающих. Таким образом, наша точка зрения, что по мере развития неocerebellарной системы, по мере усиления внутрицентральных связей, между этой, филогенетически наиболее молодой частью мозжечка и корой головного мозга, устанавливаются качественно новые взаимоотношения, приобретает определенное фактическое обоснование.

Не останавливаясь на этой стороне наших исследований и, воздерживаясь от попыток анализа физиологических механизмов влияния мозжечка на интимные процессы корковой деятельности, следует, однако, отметить, что приведенные факты все же являются убедительными относительно признания того, что мозжечок у млекопитающих оказывает определенное влияние на рефлекторную деятельность коры головного мозга.

Я не хотел бы создать впечатление, что эти наши факты являются совершенно новыми. Результаты наших исследований дополняют, может быть несколько в ином плане, известные исследования Лючиани [18], Л. А. Орбели [3] и его сотрудников, Снейдера, Мак-Кулича и Мэгоуна, [20, 21] и др., которые в условиях как острых, так и хронических экспериментов установили, что мозжечок оказывает определенное влияние на функциональную способность коры головного мозга. Известно, однако, что согласно точки зрения Лючиани [11] и Л. А. Орбели [3], кора головного мозга в свою очередь оказывает существенное влияние на функции мозжечка. Эта точка зрения нашла полное фактическое подтверждение в электрофизиологических исследованиях Снейдера и Олриджа [20], Гапсона [16] и др., а также в наших исследованиях, проведенных в течение последних лет.

Следовательно, кольцевая взаимозависимость устанавливается также между корой головного мозга и мозжечком, с помощью которой осуществляются все сложные нервные интеграции как врожденные, так и приобретенные в процессе индивидуальной жизни.

Следующая группа фактов, которую я хотел бы привести, относится к взаимоотношению симпатической нервной системы и коры головного мозга. Используя методы образования условных рефлексов и электроэнцефалографии, Т. Н. Соллертинская показала, что удаление верхних шейных симпатических узлов у кроликов сопровождается глубокими изменениями рефлекторной деятельности коры головного мозга.

На рис. 1 представлена вся динамика нарушений условнорефлекторной деятельности у кролика и после одновременного удаления обоих шейных симпатических узлов. Как видно из приведенного рисунка, после опе-

рации, в течение длительного времени наступает резкое нарушение двигательных условных и безусловных рефлексов. Эти нарушения в дальнейшем постепенно компенсируются, но не полностью.

Проведенные некоторые функциональные пробы: удлинение изолированного действия положительных и отрицательных раздражителей от 3 до 5 минут вместо 6—10 секунд, тонкая дифференцировка, увеличения силы раздражителей обычно сопровождались отчетливыми нарушениями баланса возбуждения и торможения в сторону некоторого превалирования последнего. Все эти факты хорошо известны из опубликованных работ Э. А. Асратяна [1], Б. В. Павлова [4], Ф. П. Майорова, М. Н. Неменова, Л. С. Васильевой [2] и др. поэтому нет необходимости в подробном их изложении. Следует лишь отметить, что сравнение результатов наблюдений указанных авторов, проведенных на собаках, с результатами наших исследований показывает, что у кроликов нарушения, наступающие после десимпатизации, более глубоки и более длительны чем у собак.

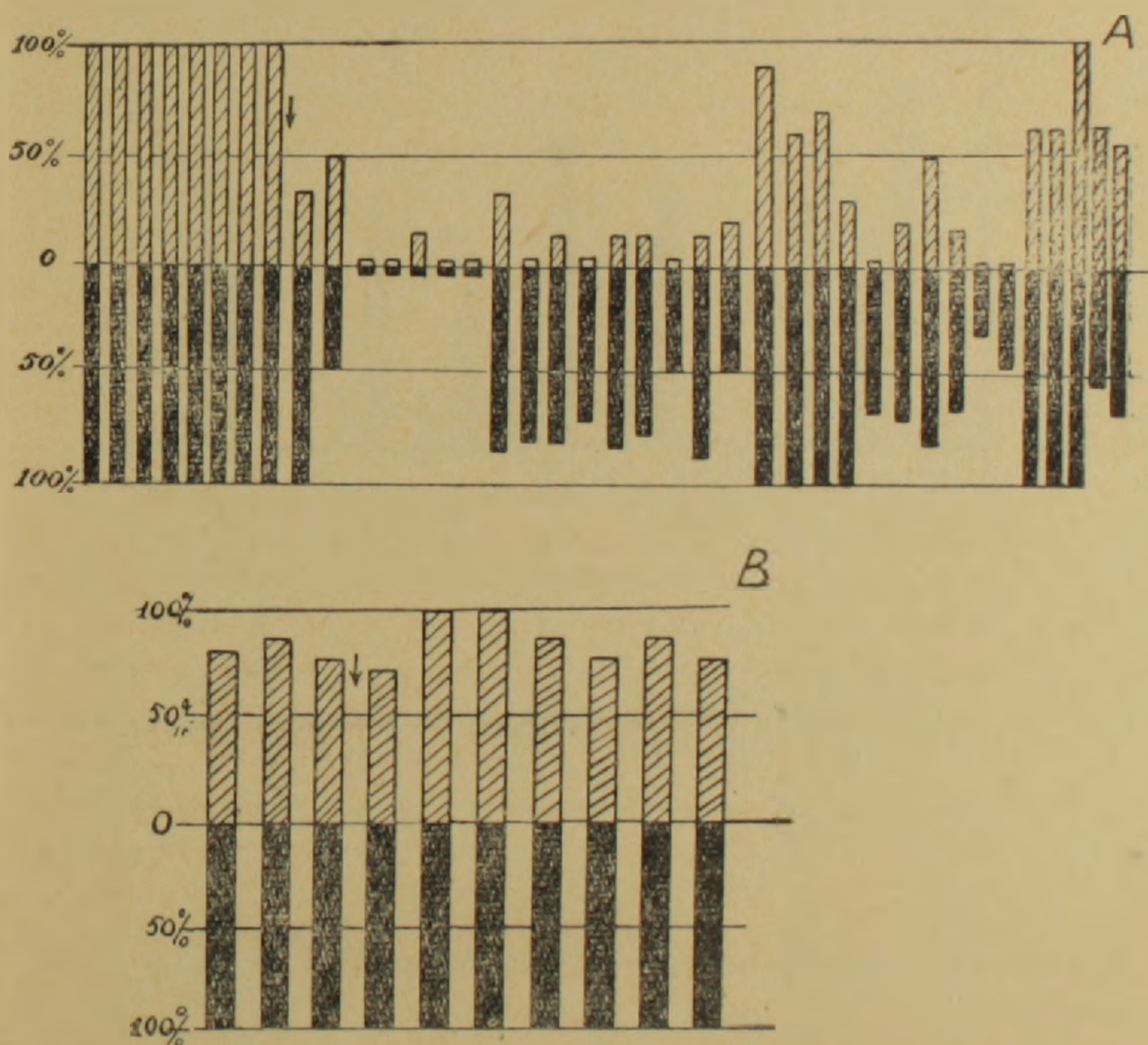


Рис. 1. Динамика высшей нервной деятельности у кролика после одновременного двустороннего удаления верхних шейных симпатических узлов.

А — оперированный кролик.

В — контроль.

Заштрихованные столбики показывают процент положительных реакций на условный раздражитель в каждый опытный день. Черные столбики — процент положительных реакций на безусловный раздражитель.

На эту особенность физиологии шейных симпатических узлов различных видов позвоночных впервые обратил внимание А. Л. Поленов [5], который, изучая влияние экстирпации шейных симпатических узлов на экспериментально вызванную эпилепсию, установил, что у кроликов и морских свинок нарушения, связанные с десимпатизацией, выражены в большей степени чем у собак. Четкие результаты влияния симпатической нервной системы на корковую деятельность получены в электрофизиологических исследованиях Соллертинской. Опыты показали, что после двухстороннего удаления шейных симпатических узлов, наблюдается резкое падение биопотенциалов коры. На рис. 2 «А» и «В» приведены результаты изменения напряжения электрических колебаний до операции (черные столбики) и после десимпатизации (полосатые столбики). Если до

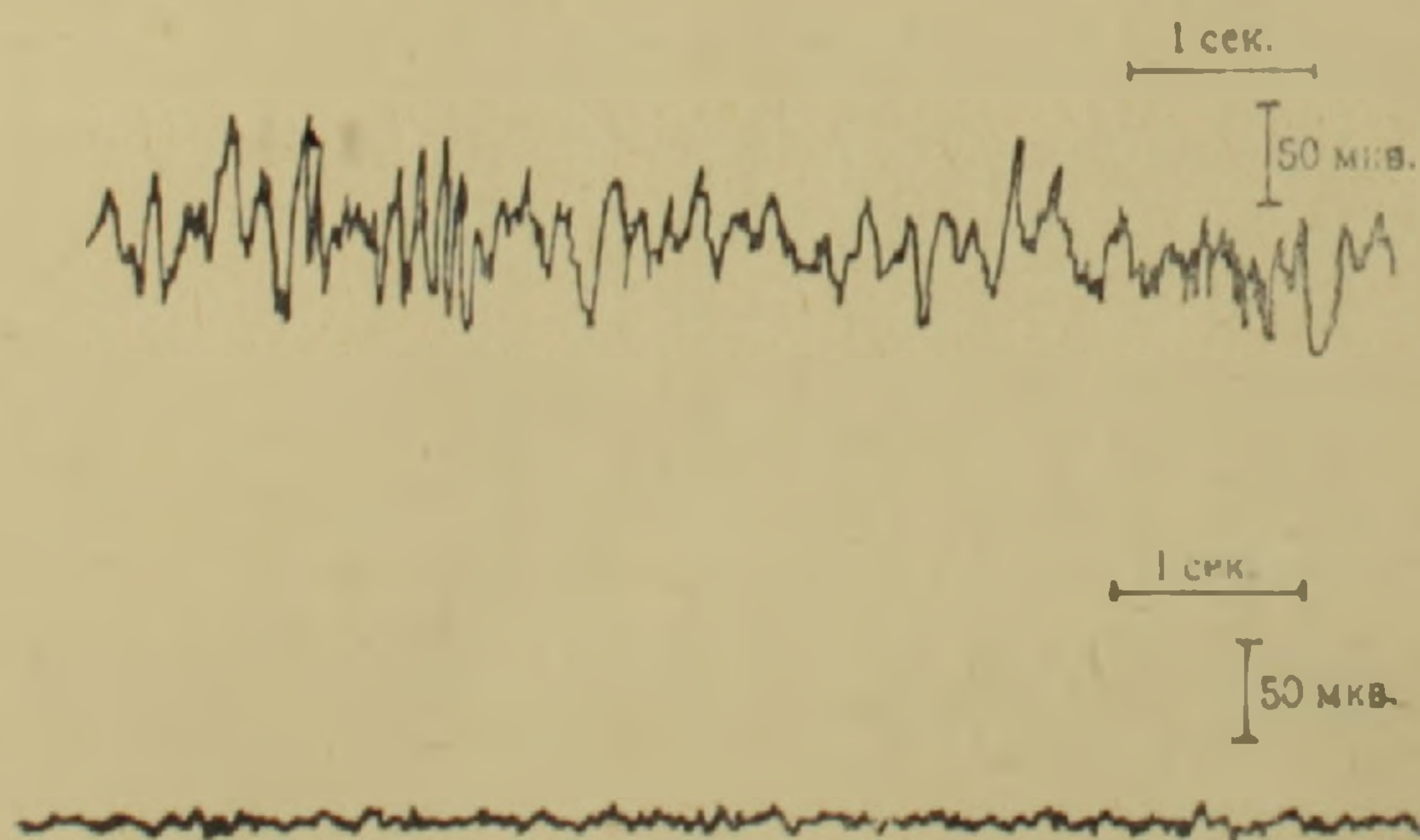
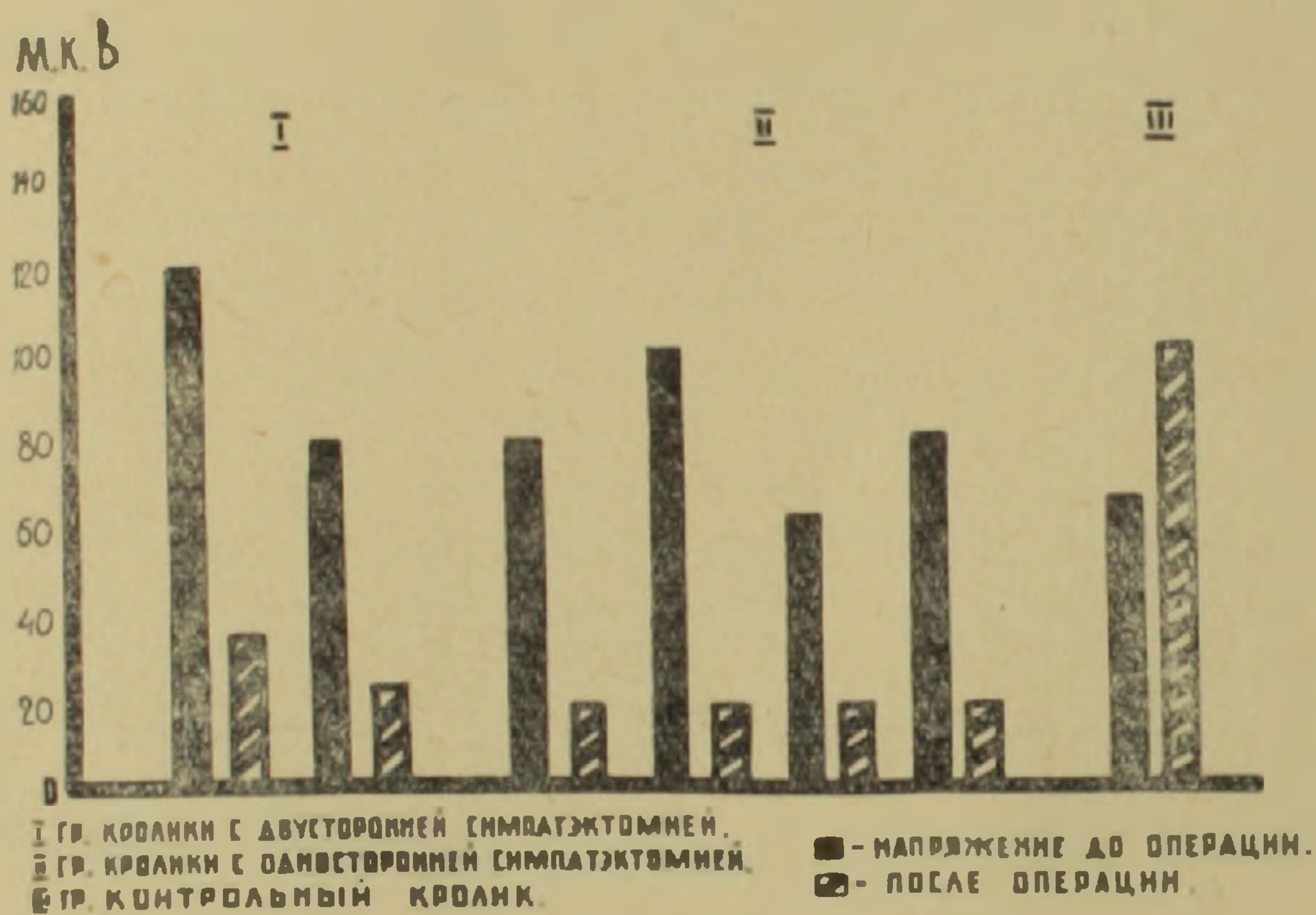


Рис. 2 — А уменьшение интенсивности фоновой электрической активности коры головного мозга у кроликов после двустороннего (I) и одностороннего (II) удаления верхних шейных симпатических узлов (III контрольный кролик); а — до операции; б — после операции; в — энцефалограммы до операции; г — энцефалограммы после операции.

операции электрические потенциалы коры были выражены в пределах от 60 до 100 мкв, то после удаления верхних шейных симпатических узлов уровень напряжения снизился до 18—35 мкв.

В контрольных опытах, проведенных с целью исключения влияния операционной травмы (последний столбик), подобных изменений не наблюдалось, наоборот, в этих опытах имелись кратковременные усиления биоэлектрических потенциалов коры мозга. Помимо снижения электрической активности коры, после десимпатизации наблюдались также резкие изменения реакции на световые и звуковые раздражители. Применение звукового или светового раздражителей, которые обычно вызывали совершенно отчетливую реакцию угнетения медленных ритмов после операции, в течение нескольких месяцев не вызывали никаких изменений в энцефалограмме. Этот факт ранее был «установлен» Н. Ф. Поповым [10] и Т. М. Загорюлько [11] при односторонней перерезке шейного симпатического нерва.

Довольно наглядными оказались результаты изменения электрической активности после односторонней экстирпации шейного симпатического узла. Одновременная регистрация симметричных точек коры обоих полушарий показала, что указанные выше изменения наблюдались на стороне операции, на противоположной же стороне эти изменения если и были выражены, то в незначительной степени. В дальнейшем, через несколько месяцев, когда нарушения частично компенсировались, «пораженная» и «непораженная» половины коры на звуковой раздражитель стали реагировать совершенно по-разному — первая обычно давала длинную, затянувшуюся реакцию, вторая сохраняла почти нормальную реакцию. Помимо этого, «пораженная» кора становилась чрезвычайно лабильной. Высокоамплитудная, доходящая до нормы и даже значительно превышающая ее, электрическая активность чередовалась с очень низкой, почти полным падением активности (рис. 3). Эта чрезмерная лабильность усиливалась при эмоциональных возбуждениях подопытных животных, особенно при нанесении тех или иных болевых раздражителей. Предполагая, что все эти колебания, неустойчивость электрической активности «пораженной» коры связаны с усилением или ослаблением выделения адре-

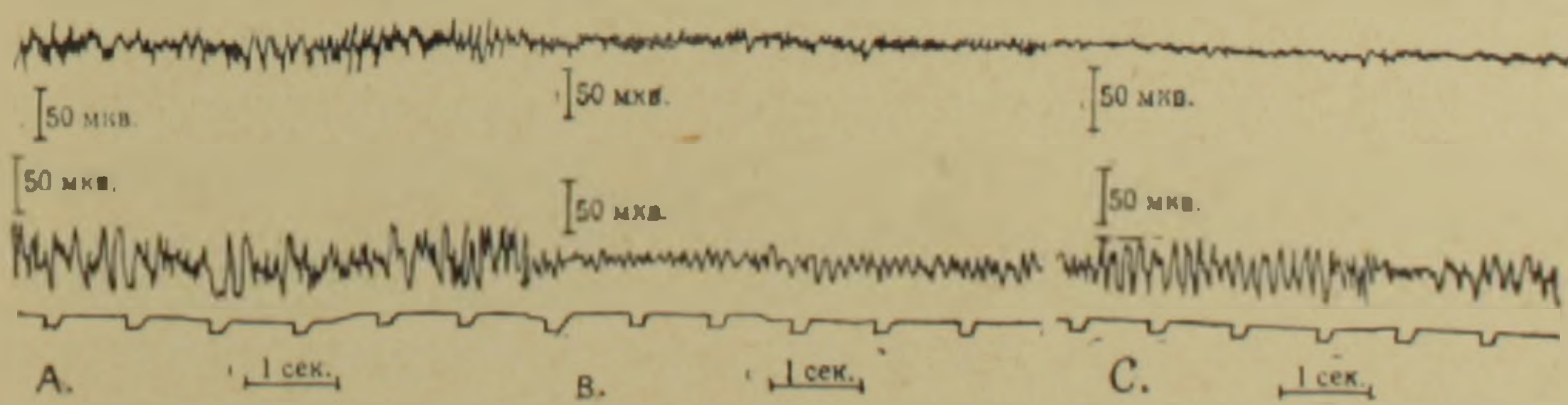


Рис. 3. ЭЭГ — пар. тальной области у кролика с односторонней симпатэктомией после восстановления фона основной электрической активности.

А — начало опыта

В — через 20—25 м

С — конец опыта

Сверху вниз: ЭЭГ со стороны операции
ЭЭГ противоположного операции полушария

налина. В ряде опытов мы пытались, выяснить влияние адреналина на электрическую активность коры у десимпатизированных кроликов, в других опытах помимо десимпатизации удаляли мозговую часть подпочечников. Опыты показали, что адреналин действительно повышал активность десимпатизированной коры, но, как и следовало ожидать, действие адреналина оказалось весьма кратковременным (рис. 4).

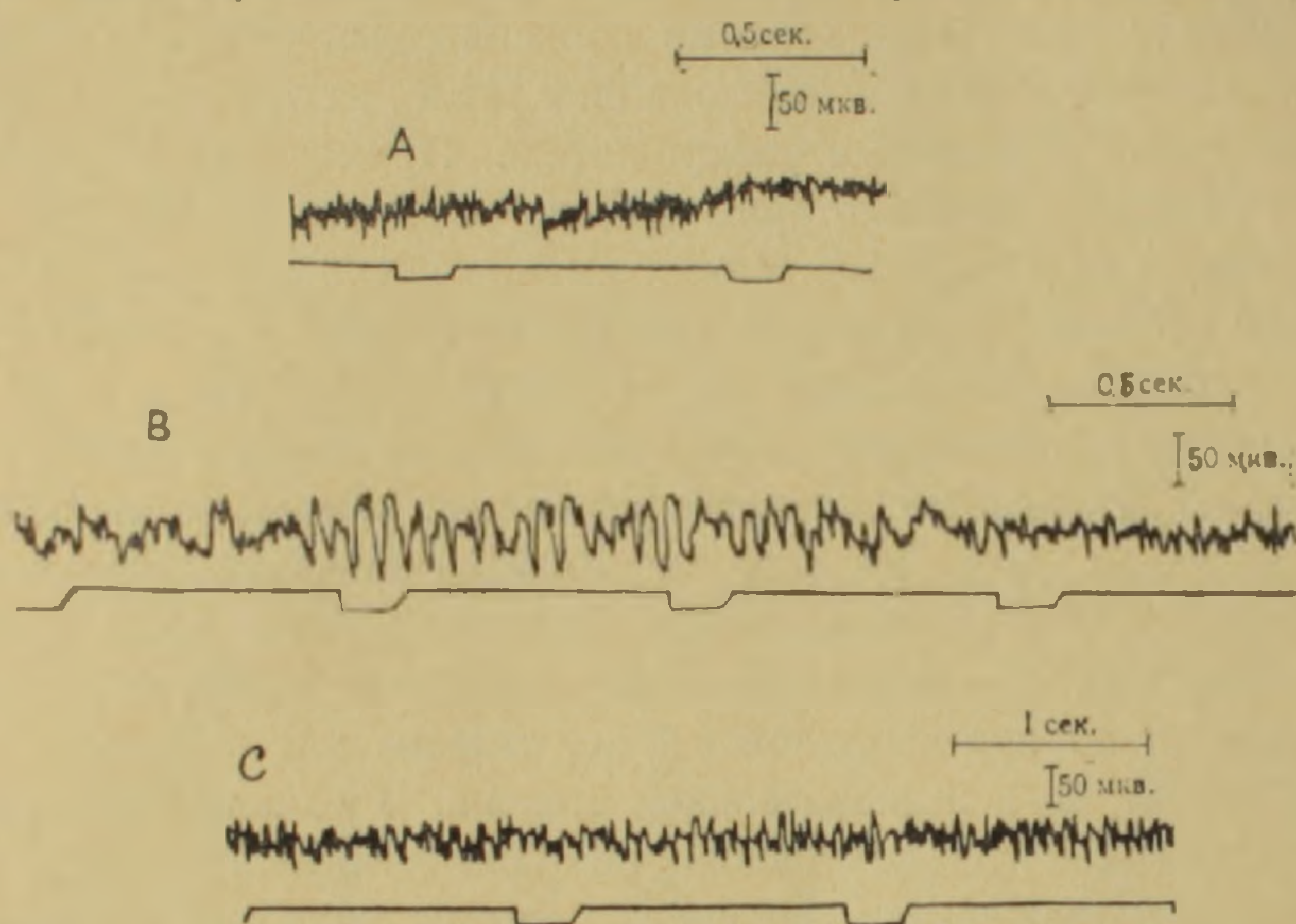


Рис. 4. Электрическая активность височной области коры головного мозга кролика с удаленными верхними шейными симпатическими узлами.

А — начало опыта

В — через 10 мин. после инъекции адреналина
(1 мл 0,1%-го раствора подкожно)

С — конец опыта.

Приведенные факты как изменения условнорефлекторной деятельности, так и в особенности изменения электрической активности коры головного мозга после десимпатизации, дают достаточное основание считать, что точка зрения о том, что симпатическая нервная система оказывает определенное влияние на функциональную способность коры головного мозга вполне обоснована. Если учесть ранее опубликованные нами факты (Карамян, 1946) о влиянии коры головного мозга на возбудимость шейного симпатического нерва, то и здесь теория кольцевой взаимозависимости получает фактическую аргументацию.

Из довольно схематической формы изложенных выше фактов, можно было сделать целый ряд, по-видимому, даже в некоторых случаях достаточно обоснованных общих выводов.

Есть, по-видимому, основание говорить о неспецифических функциях мозжечка, о его активизирующей роли, активизирующих систем стволовых частей мозга, более того, есть основание дополнить схему Лаиде-лейя, Шрейнера и Мэгоуна [17] об усиливающей и угнетающей функции мозжечка. Но все эти вопросы нуждаются еще в дальнейших детальных исследованиях. Пока что можно ограничиться подчеркиванием важного

значения мозжечка, вернее его неocerebellарной части на протекании основных корковых нервных процессов, в особенности, в регуляции высшими отделами центральной нервной системы вегетативных функций. В этом отношении полученные нами при помощи метода условных рефлексов факты приобретают определенное значение, в связи с исследованиями функций мозжечка Баумгартен и Моллика [13], Баумгартен, Моллика и Морucci [14], которые при помощи микроэлектродной техники установили тесную функциональную связь между определенными областями мозжечка и коры головного мозга, в регуляции функций стволовых отделов мозга. Следует отметить, что и в отношении симпатической нервной системы, ее влияния на корковую деятельность, результаты наших исследований согласуются с проведенными в течение последних лет электрофизиологическими исследованиями Делла [15], Ибеля и Бонвалле [12], Ротбаллера [19]. Изучая электрическую активность коры головного мозга в условиях повышенной или пониженной секреции адреналина, указанные авторы установили совершенно отчетливые изменения в корковой деятельности. Далее, производя перерезки на различных уровнях сетевидной формации, они показали, что изменения активности коры осуществляются через мезенцефалическую область сетевидной формации.

Подытоживая результаты многолетних исследований Делл, Бонвалле и Ибель [12] пришли к заключению, что кортикальное возбуждение (активация) осуществляется двумя механизмами: путем непосредственного нервного возбуждения при посредстве ретикулярной активирующей системы и «гуморальное» возбуждение, осуществляемое не на уровне коры, а на уровне по томезанцефалитической части ретикулярной формации. Возможно, что изменения рефлекторной деятельности коры головного мозга после удаления верхних шейных симпатических узлов, установленных в наших исследованиях, связаны с указанными механизмами. Это предположение является весьма вероятным, если учесть результаты исследований Е. М. Моисеева, М. А. Обуховой и А. В. Тонких [9], показавших, что сонное состояние, вызываемое путем раздражения гипоталамуса у кошек, после удаления верхних шейных симпатических узлов получить не удастся. Не исключается, однако, и другая возможность. Возможно, что симпатическая нервная система через верхние симпатические узлы непосредственно оказывает адаптационно-трофические влияния на кору головного мозга. Таким образом, есть достаточное основание полученные нами факты по влиянию мозжечка и симпатической нервной системы на рефлекторную деятельность коры головного мозга рассматривать с точки зрения учения Л. А. Орбели об адаптационно-трофической роли указанных нервных систем, осуществляющих свое влияние либо через ретикулярную формацию, либо через те нервные пути, которые связывают эти системы с корой головного мозга. Какой из указанных механизмов следует считать достоверным и ведущим — является задачей наших дальнейших исследований.

Ա. Ի. ՔԱՐԱՄՅԱՆ.

ԱՐՏԱԿԵՂԵՎԱՅԻՆ ԳՈՐԾՈՆՆԵՐԻ ԱԶԻԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԳԼԽՈՒՂԵՂԻ
ԿԵՂԵՎԻ ՌԵՅԼԵԿՏՈՐ ԳՈՐԾՈՒՆԵՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

Ա մ փ ո փ ու մ

Ներկա հաղորդման մեջ փաստեր են բերվում գլխուղեղի կեղևի ռեֆլեկտոր գործունեություն վրա միջին ուղեղի, ուղեղիկի և վերին պարանոցային սիմպատիկ հանգույցների ազդեցություն վերաբերյալ:

Ուղեղի ուսումնասիրվող շրջանների էլեկտրական պոտենցիալների գրանցումն իրագործվել է ասեղնավոր էլեկտրոդների օգնությամբ: Էլեկտրոդների միջև հեռավորությունը կազմել է 3—6 մմ: Փորձերը կատարվել են անձայնանցիկ կամերայում: Էլեկտրական պոտենցիալների գրանցումը կատարվել է 0,5—1000 գց. թողունականությամբ դիսպազոն ունեցող 8-շեյֆման օսցիլոգրաֆի վրա:

Փորձերը կատարվել են խնտակտ և կիսազնդերից զրկված ադամանդների նկատմամբ, որոնք վիրահատվել են էլեկտրաֆիզիոլոգիական հետազոտություններ կատարելուց 7—8 ամիս առաջ:

Փորձերի արդյունքները ցույց տվեցին, որ առջևի ուղեղի կիսազնդերի և միջին ուղեղի տեսողական ընկալիչների միջև առաջանում է որոշ փոխկախվածություն, որը, ամենայն հավանականությամբ, բնթանում է բառներվային պրոցեսների անընդհատ սինխրոնիզացման և գիտինխրոնիզացման տիպի:

Այնուհետև, փորձերը ցույց տվեցին, որ միջին ուղեղի տեսողական ընկալիչների էլեկտրական ակտիվությունն զգալիորեն ուժեղանում է՝ ընդհանուր ֆոնային ակտիվությունը բարձրանում է և հակազդումը լույսի նկատմամբ ուժեղանում է:

Այսպիսով, առջևի ուղեղի կիսազնդերի և միջին ուղեղի տեսողական ընկալիչների միջև ֆունկցիոնալ փոխհարաբերությունների կարգավորումն իրագործվում է փոխադարձ-ինդուկցիոն մեխանիզմներով, որոնք ներգործում են ինչպես վերընթաց ուղղությամբ՝ տեսողական ընկալիչից դեպի կիսազնդերը, այնպես էլ վարընթաց ուղղությամբ՝ կիսազնդերից դեպի տեսողական ընկալիչները: Այդպիսի փոխկախվածություն հաստատվում է նաև կենտրոնական ներվային սիստեմի մյուս բաժինների, մասնավորապես, ուղեղիկի հետ:

Փաստերի հաջորդ խումբը վերաբերում է սիմպատիկ ներվային սիստեմի և գլխուղեղի կեղևի փոխհարաբերությանը: Բավական ակնառու էին էլեկտրական ակտիվության փոփոխության արդյունքները պարանոցային սիմպատիկ հանգույցի միակողմանի արմատահանումից հետո:

Գլխուղեղի կեղևի ռեֆլեկտոր գործունեություն վրա ուղեղիկի ու սիմպատիկ ներվային սիստեմի ազդեցության ուղղությամբ մեր կատարած փորձերի արդյունքները պետք է դիտարկել վերոհիշյալ ներվային սիստեմների ազապտացիոն-տրոֆիկ դերի մասին Լ. Ա. Օրբելյու ուսմունքի տեսակետից, այն ներվային սիստեմների, որոնք իրենց ազդեցությունն իրագործում են կամ ուստիկուլար ֆորմացիայի միջոցով, կամ էլ այդ սիստեմները գլխուղեղի կեղևի հետ կապող ներվային ուղիների միջոցով: Թե վերը

նշված մեխանիզմներից որը պետք է համարել արժանահավատ և անալի-
տար, այդ հարցը հանգիստանում է մեր հետագա հետազոտությունների
խնդիրը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Асратян Э. А. Физиол. журн. СССР, XVIII, 5, 739, 1935. Арх. биол., 30, 243 (1930).
2. Майоров Ф. П., Неменов М. Н., Васильева Л. С. Тез. докл. юбил. научн. сессии, посвящ. 100-летию со дня рождения акад. И. П. Павлова, М. 1949, стр. 85.
3. Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы, М.-Л., 1938.
4. Павлов Б. В. Тез. докл. научн. сессии Ленинград. гос. унив., Л., 1955, стр. 25.
5. Поленов А. Л. Медицинское прибавление к Морскому сборн., 1—5 (1901).
6. Карамян А. И. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга. Л., 1956. Физиол. журн. СССР, XXIV, 1, 12, (1948).
7. Красуский В. К. Условные рефлексы у собак после оперативного поврежде-
ния мозжечка. Автореферат. 1955.
8. Лившиц Н. Н. Тр. Ин-та физиологии им. И. П. Павлова, 2, 11, 1947.
9. Моисеев Е. А., Обухова М. А., Тонких А. В. Физиол. журн. СССР, т. 33, 563, 1947.
10. Попов Н. Ф. Сов. невропатол., психиатр., психогигиена, 3, в. 11—12, 168, (1934).
Сб. тр. Ин-та высш. нервн. деят. комм. акад. 141, 1929.
11. Загорулько Т. М. Электрофизиологический анализ зрительного анализатора
лягушки; кандид. дисс., т. Л., 1954.
12. Bonvallet M., Dell P. et Hubel G. C. R. de la Soc. de Biol. 147, 166, 1953.
J. Physiol. 45, 46, 1953.
13. Baumgarten R. und Mollica A. Pfl. Arch. 259, 79, 1954.
14. Baumgarten R., Mollica A., Moruzzi G., Pfl. Arch. 259, 56, 1954.
15. Dell P., J. Physiol., 44, 471, 1952.
16. Hampson J. L., J., Neurophysiol 12, 1, 1949.
17. Lindsley D. B., Schreiner L. H. and Magoun H. W. J. Neurophysiol.,
12, 197, 1949.
18. Luciani L. Das Kleinhirn, Leipzig, 1893.
19. Rotballer A. B. J. EEG and Klin. Neurophysiol., 8, 4, 1956.
20. Snider R. S. and Eldred E., J. Neurophysiol., 1, 27, 1952.
21. Snider R. S., McCulloch W. S. and Magoun H. W. J. Neurophysiol., 12,
5, 1949.

В. В. ФАНАРДЖЯН

К ЭВОЛЮЦИИ МЕХАНИЗМОВ НЕРВНЫХ СЛЕДОВ

Истоки исследования вопроса закрепления следов в больших полушариях восходят к раннему периоду работы по условным рефлексам, когда в павловской школе был установлен факт ритмического слюноотделения, возникавшего в тех случаях, когда подкрепление производилось через равные промежутки времени (Г. П. Зеленый [16] и др.). В более отчетливой форме это явление впервые выявилось в работе К. Н. Кржишковского [19], посвященной изучению условного тормоза. Условный тормоз автором применялся через равные промежутки времени, что в дальнейшем привело к тому, что поставленный на его место положительный условный раздражитель давал сильно уменьшенный эффект. Положительный результат дополнительных экспериментов, в которых наблюдалось ритмическое слюноотделение как следствие раздражения полости рта собаки через определенные промежутки времени, подтвердил закономерность данного явления.

Эта работа, установившая возможность образования условных рефлексов на время как положительных, так и тормозных, положила начало целому ряду исследований этого вопроса (Ю. П. Фиокритова [45]; М. М. Стукова [42]; В. С. Дерябин [12]; Ф. Д. Васильченко [7]; Э. Г. Вацуро [8] и др.).

Вне связи с указанными исследованиями, но фактически являясь логическим их продолжением в смысле изучения вопроса фиксации и систематизации центральной нервной системой следов раздражения, явились работы, направленные на разработку одного из важнейших законов высшей нервной деятельности — принципа «функциональной мозаики» как принципа функциональной дробности в работе коры больших полушарий.

Еще в ранних работах Д. И. Соловейчика [40] и др. было показано, что изменения привычных условий опыта влекут за собой нарушения нормальной деятельности больших полушарий. Помимо того, имелись наблюдения, говорившие о возникновении в определенных условиях эксперимента чрезвычайной стойкости тормозного или раздражительного процессов (Ю. П. Фролов [46] и др.).

Эти факты стали вполне понятными лишь после исследований В. В. Сирятского [37, 38], П. С. Купалова [20, 21] и др., исходивших из ранее открытого закона взаимной индукции (Д. С. Фурсиков [48] и др.), которые позволили рассматривать последнюю не только как фактор, способствующий тонкому и многогранному разграничению коры больших полушарий на возбудимые и заторможенные пункты, но и как действенный механизм, связующий всю эту дробность работы коры в единое целое и

тем самым обуславливающий взаимосвязь ее функциональных элементов.

Уже в этих исследованиях довольно рельефно выступила целостность в работе коры. И лишь в дальнейшем, когда обнаружилось, что картина условнорефлекторной деятельности собаки может воспроизводиться при действии только одного раздражителя из всей системы, было создано учение о системности — стереотипной и динамической работы высших отделов центральной нервной системы (Э. А. Асратян [1, 2]; Г. В. Скипин [39]; Л. О. Зевальд [15] и др.). Перечисленные исследования со всей четкостью обнаружили свойство коры фиксировать в строго определенном порядке следы нанесенных раздражений.

К третьей большой группе фактов, говорящих о способности центральной нервной системы удерживать следы предшествующих раздражений, реализация которых выражается в изменении характера реакций, вызываемых применением последующих раздражений, следует отнести работы по переключению в условнорефлекторной деятельности (Э. А. Асратян [3]; Э. Г. Вацура [9] и др.).

Однако более ясное физиологическое выражение понятие следовости в нервной системе получает в связи с работами по следовым условным рефлексам.

П. П. Пименовым [33], а в дальнейшем Ф. Г. Гроссманом [11], В. М. Добровольским [13], В. И. Павловой [31] и М. Ф. Белиц [5] было показано и подробно изучено образование условных рефлексов на следы от раздражения. Это позволило выделить особую группу условных рефлексов — группу следовых рефлексов — в отличие от ранее известных наличных условных рефлексов.

Одной из главных черт следовых рефлексов оказалось то, что они слагаются из двух фаз: из первоначальной фазы торможения и сменяющей ее фазы возбуждения. Такая конструкция их обуславливалась тем, что само действие раздражителя, оставаясь постоянно неподкрепленным, приобретало тормозное значение, в то время как след от нанесенного раздражителя, сочетаясь с безусловной реакцией, становился истинным условным возбудителем корковой деятельности.

Таким образом, на примере следовых условных рефлексов представился конкретный механизм становления и протекания выработанных следовых реакций в высших отделах центральной нервной системы.

Дальнейшая разработка этого вопроса шла по линии изучения следовых рефлексов при коротком применении условного раздражителя, что основывалось на работах, обнаруживших общее свойство нервной системы приходить в состояние возбуждения преимущественно в начальный момент приложения раздражения и отвечать на укороченное действие условного раздражителя долго длящейся секрецией слюнной железы (Л. А. Орбели [29]; В. М. Добровольский [13]; М. К. Петрова [32]).

Прежде всего была показана различная длительность следового условного возбуждения у собак с различными типами нервной системы (П. С. Купалов и Б. Н. Луков [24]; С. П. Пышина [36]). Помимо того обнаружилось, что функционирование корковых клеток, обуславливаю-

щих растянутую секреторную реакцию при коротких условных раздражителях, ограничивается определенным временем (Б. И. Стожаров [41]; Б. Н. Луков [27]). Анализируя эти данные, П. С. Купалов [22] объяснял их как результат формирования в коре замкнутых, повторно возбуждающихся круговых нервных путей по типу кольцевого ритма возбуждения, предполагая о параллельном существовании в корковой динамике и механизма прямого замыкания по образованному условнорефлекторному пути.

В других исследованиях сравнение эффектов, полученных при постепенном и экстренном переводе наличных условных рефлексов в следовые (Д. П. Капустник [17]), позволило прийти к важному теоретическому положению о том, что стереотипия нервного процесса свойственна самому условному рефлексу (П. С. Купалов [23]).

Если в свое время кора представлялась как многогранная функциональная мозаика с чередующимися полями возбуждения и торможения и со стереотипно и динамично протекающей деятельностью ее, то теперь тот же принцип вкладывался в механизм протекания одиночного условного возбуждения в виде сцепленности его отдельных фрагментов. Возникновение одного из фрагментов, в результате короткого раздражения, способно было воспроизвести всю картину в целом.

Конструкция следового возбуждения изучалась и в работах, посвященных анализу механизма запаздывания следовых условных рефлексов. Сходство последних с запаздывающими рефлексам (И. В. Завадский [14]; С. И. Потехин [35]; Э. Л. Гори [10] и др.), послужив причиной сравнения этих двух видов условнорефлекторных актов, оказалась чисто внешним. Произведенные исследования говорили о существенном отличии механизмов запаздывающего и следового рефлексов (П. С. Купалов и Н. Н. Павлов [25]; А. М. Павлова [30]).

Все сказанное позволяет следовые условные рефлексy характеризовать с двух сторон: во-первых, как рефлекторные акты, имеющие непосредственное отношение к следовым реакциям и, во-вторых, как рефлекторные акты, следовые ответы которых обусловлены механизмом перехода одного нервного процесса в другой, что позволяет рассматривать их как элементарную модель выработанных следовых реакций высших отделов центральной нервной системы.

Поэтому следовые условные рефлексy представляют больший интерес с точки зрения механизма протекания нервных следов, чем как тест для определения степени ретенции таковых.

Помимо того, методологически необходимым является рассмотрение следовых условных рефлексов в ряду с другими фактами и закономерностями, имеющими то или иное отношение к функции сохранения следов корой больших полушарий, а не механическое обособление их. За это говорит, как было показано выше, вся история развития научной мысли в павловских лабораториях, priemственность ее отдельных этапов. Последнее также вскрывает всю несостоятельность того взгляда, который рассматривает следовые рефлексy как уникальную физиологическую осно-

ву запоминания, тем более, что широкий подход к явлению следовости нервной системы позволяет ее показателем считать сам факт образования временной связи, ее характер.

Большое значение на данном этапе приобретает эволюционное исследование этой проблемы при использовании метода условных рефлексов, ибо изучение эволюции функций открывает широкие перспективы не только в отношении вскрытия закономерностей развития, но и в смысле правильного и углубленного понимания уже установленных физиологических механизмов.

Такое исследование явилось целью нашей работы. В литературе изучение этого вопроса в основном носит несистематический характер (С. И. Кириллов [18]; Е. Ф. Ларин [26] и др.) или же проводилось в несколько ином аспекте (А. В. Бару [4] и др.). Перед нами стояла задача, сравнивая и сопоставляя данные, полученные у животных, стоящих на различных уровнях эволюционного развития (собаки, кошки, кролики, голуби, рыбы, миноги), вскрыть у каждого из них характерные особенности, наиболее важные для уяснения развития общих механизмов. Этим объясняется разнообразие и несхожесть экспериментов, направленных, в конечном счете, к единой цели.

* * *

Двухфазный характер следовых условных рефлексов является одним из основных предметов в изучении этого вида временной связи. Особое значение имеет исследование образования этих двух фаз и перехода одной фазы в другую.

Далее необходимо отметить, что в случае следовых условных рефлексов с более сильным раздражением (с наличным действием) связан тормозной процесс, с более же слабым (со следом) — возбудительный. Такое различное силовое значение действия раздражителя и следа от него является, как известно, одним из моментов, затрудняющих выработку следового рефлекса у животного и вызывающих гипнотическое состояние у последнего. В свете этих данных важное значение приобретает роль продолжительности действия наличного раздражителя и длительность паузы между действием условного и безусловного раздражителей, в частности, при использовании условных раздражителей с различной силовой характеристикой.

С целью анализа указанных моментов проводились исследования на собаках. На свет и метроном вырабатывались пищевые следовые условные рефлексы. Действие условного раздражителя продолжалось 20 сек; пауза между концом действия условного раздражителя и подачей кормушки равнялась 30 секундам.

Образование следовых рефлексов происходило медленно, часто отмечалось нарушение хода запаздывания условной секреции.

Сигнальное значение наличного действия условного раздражителя изучалось в опытах с переводом следовых условных рефлексов в запаздывающие (что достигалось путем постепенного удлинения действия услов-

ного раздражителя за счет укорочения паузы). Обнаружилось, что в первые дни продления действия условных раздражителей наблюдается падение величин условных рефлексов. Чем продолжительнее действовал условный раздражитель, тем менее выраженным становился запаздывающий эффект условного слюноотделения. В дальнейшем запаздывающий эффект восстановился лишь в следовом условном рефлексе на метроном.

При обратном переводе запаздывающих условных рефлексов в следовые условная секреция в метрономном рефлексе сильно возросла во время паузы; на свет восстановление запаздывающего эффекта происходило медленно и не было столь отчетливым. Разница секреторных эффектов при последнем переводе характеризовала силу тормозного процесса.

Анализ полученных фактов, произведенный с точки зрения силовых характеристик применяемых условных раздражителей, позволил говорить о том, что тормозный процесс в следовом условном рефлексе на сильный раздражитель (метроном) является более интенсивным, напряженным и менее стойким, чем таковой в следовом условном рефлексе на слабый раздражитель (свет). Подобная зависимость обнаружена и при изучении других видов внутреннего торможения (Ю. П. Фролов [46]; В. В. Яковлева [49]; Ф. П. Майоров [28]; В. К. Федоров [44]).

Этот вывод подтвердился и в следующей серии экспериментов, направленной на изучение сигнального значения паузы в следовых условных рефлексах. В этих опытах производилось постепенное удлинение паузы между концом действия условного раздражителя и подачей кормушки (продолжительность действия условного раздражителя оставалась равной 20 сек.). Удлинение паузы от 30 сек. до 60 привело к нарушению запаздывания условной секреции только в условном рефлексе на метроном. В следовом рефлексе на свет процесс запаздывания не нарушился и даже стал более отчетливым.

Таким образом, следовой условный рефлекс при паузе в 60 сек. оказался на сильный раздражитель менее стойким, чем на слабый, показав, что степень прочности следового условного рефлекса не может являться показателем степени ретенции нервных следов. Это явилось одним из вариантов, подтверждающих правильность положения о том, что на примере следовых условных рефлексов можно изучить именно механизм протекания следов в высших отделах нервной системы.

Давая физиологический анализ условным рефлексам на время и следовым условным рефлексам, И. П. Павлов писал: «Когда раздражитель прекращается, то сначала он чувствуется еще очень резко, а затем все бледнее и бледнее, и, наконец, мы совсем его не замечаем. Значит, ... имеется ряд различных состояний нервной клетки»*. По И. П. Павлову тот факт, что безусловная реакция сочетается только с определенным «состоянием нервной клетки» делает последнее моментом возникновения условного возбуждения. Остальные же моменты действия условного раздражения (вернее «состояния нервной клетки»), постоянно неподкрепляе-

* И. П. Павлов, Полн. собр. соч., т. IV, стр. 57, 1951.

мые, приобретают тормозное значение. Во время действия условного раздражителя нервной клетке сообщается большое количество энергии и «состояние» ее сильно отличается от того «состояния», которое обычно сочетается с безусловной реакцией. Однако в паузе «все бледнее и бледнее» становится след от нанесенного раздражения, все меньше и меньше становится разница между имеющимся в данный момент «состоянием нервной клетки» и тем «состоянием» ее, при котором происходит подкрепление. Таким образом, в приведенном, по существу, мы имеем анализ, дифференцирование ряда различных «состояний нервной клетки». Когда разница наиболее рельефна и анализ представляется относительно легким, то и способность нервной системы дифференцировать выступает более отчетливо. В этих условиях действие условного раздражителя затормаживается. Однако чем дальше, тем тоньше и сложнее делается анализ, тем труднее становится дифференцировать — торможение постепенно уступает процессу возбуждения, который с наибольшей силой проявляется в конце паузы. Внешне это выражается в двухфазном протекании следового условного рефлекса.

Удлинение паузы в следовом условном рефлексе до определенного предела, очевидно, приводит к облегчению дифференцирования различных моментов действия условного раздражителя, поскольку более четко выступает разница между соответствующими «состояниями нервных клеток», что и видно на примере следового условного рефлекса на свет, в котором процесс запаздывания становится более отчетливо выраженным. Однако удлинение паузы осложнено другим конкурирующим обстоятельством, усложняющим процесс дифференцирования — перенапряжением тормозного процесса во времени и изменением стереотипии нервного процесса: заменой возбуждения надвигающимся тормозным процессом. И в том следовом условном рефлексе, в котором торможение более напряжено, более нестойкое, второе обстоятельство приобретает доминирующее значение: процесс запаздывания нарушается, что мы и видим на примере следового рефлекса на метроном.

Таким образом, в основе образования и протекания следового условного рефлекса лежит свойство высших отделов центральной нервной системы дифференцировать различные интенсивности раздражения в разные промежутки времени. Отсюда следует, что качественными показателями этого свойства у различных животных должны являться характерные особенности выработанных у них следовых условных рефлексов. Последующие эксперименты представляют сравнительно физиологическое подтверждение этого положения.

Опыты, произведенные на голубях, показали, что у них при выработке следовых условных рефлексов помимо развертывания условнорефлекторной реакции по типу следовых рефлексов, условный ответ возникает и во время наличного действия условного раздражителя. Как известно, такая форма ответа у собак наблюдается лишь в начальном этапе становления следовых рефлексов, когда еще не полностью выявились все ресурсы нервной системы дифференцировать; у голубей же она при-

нимает постоянный характер, демонстрируя более низкую дифференцировочную способность нервной системы последних.

Несколько отклоняясь от общего хода изложения следует сказать, что наблюдаемые рефлексy (или формы условнорефлекторных ответов), строго говоря, нельзя было отнести ни к условным следовым (ибо в качестве условного возбудителя выступало наличное действие раздражителя), ни к обычным наличным рефлексам (так как безусловная реакция сочеталась со следом от раздражения), что позволило выделить их под названием условных рефлексов, выработанных на след от раздражения. Надо полагать, что определение максимальной длины паузы между действием условного и безусловного раздражителей, при которой еще возможна выработка описанной формы условного рефлекса, является наиболее адекватным методом изучения степени фиксации следов в центральной нервной системе.

Возвращаясь к характеристике следовых рефлексов у голубей, следует указать на специальные опыты с удлинением паузы, показавшие возможность повышения дифференцировочной способности нервной системы; по мере удлинения паузы наблюдалось увеличение количества условных ответов в паузе следовых рефлексов. Фактически здесь мы имеем подтверждение данных, полученных на собаках.

В свете описанных фактов представляло также интерес выяснить природу торможения в следовых условных рефлексам у голубей. Этот вопрос изучался путем выработки следовых рефлексов на раздражители с различной силовой характеристикой (метроном и свет). Произведенные до этого опыты показали, что действие метронома, как более сильного раздражителя, осложнено элементами внешнего торможения, что, в частности, выявилось при угашении ориентировочных реакций, а также при выработке наличных условных рефлексов: на метроном, как правило, в результате появления запредельного торможения, условные рефлексy были менее прочные, чем на свет. Обратная зависимость наблюдалась при выработке следовых условных рефлексов: на метроном запаздывание оказалось более прочным и постоянным, чем на свет. Это позволило предположить об участии внешнего, безусловного торможения в осуществлении тормозной фазы следовых рефлексов. Сказанное подтверждает мысль И. П. Павлова о том, что «Кроме чистых случаев условного и безусловного торможения, имеется и смешанное»*, нашедшую свою разработку в ряде специальных исследований (К. П. Болоховский, С. В. Клещев, В. Ф. Плешков, З. В. Трошихина [6], В. Ф. Плешков [34] и др.).

За подобное понимание природы тормозного процесса следовых рефлексов у голубей говорит и легкое возникновение запредельного торможения у них — факт, имеющий непосредственное отношение к идее И. П. Павлова** о возможности единства внутреннего и запредельного торможения.

* „Павловские среды“, „Среда“ 30 янв. 1935, т. III, стр. 51, 1949.

** И. П. Павлов, Полн. собр. соч., т. 3, кн. 2, стр. 225, 1951.

Взаимоотношения филогенетически старых и более молодых форм тормозных регуляций, процесс смены одной формы другой приводит на определенном этапе эволюции к тому, что участие внешнего торможения в осуществлении выработанных тормозных реакций становится настолько явным и ощутимым, что оно может быть рассмотрено как составная общего механизма приобретенного торможения; в частности, это проявляется и в наличии элементов внешнего торможения в фазе задерживания следовых условных рефлексов.

Богатый фактический материал по закономерностям формирования высшей нервной деятельности в филогенезе, а также наши данные, полученные на рыбах, подтверждают этот вывод.

Другой отличительной чертой следовых рефлексов у голубей является их специализированность. В наших опытах к следовым рефлексам была выработана дифференцировка, которая по скорости образования и стойкости не отличалась от таковой при наличных условных рефлексах. Следовые условные рефлексы у голубей не характеризуются той обобщенностью, которая присуща собакам при наличии у них прочных следовых рефлексов.

Как известно, у собак уже двух-трехкратное неподкрепление следового рефлекса приводит к его угасанию. Совершенно иная картина наблюдается при угашении следовых условных рефлексов у голубей. В наших опытах условный раздражитель, применяемый десятки раз, не велик торможению двигательной реакции на его действие. Это еще раз демонстрирует слабость условного торможения у птиц.

Выработку следовых условных рефлексов можно считать наиболее точным и специальным способом определения подвижности нервных процессов. Это позволяет говорить о малой их подвижности у голубей. Последнее обнаруживается и в других экспериментах (при угашении условных рефлексов, в факте сохранности условного рефлекса при отсутствии безусловного и т. д.). Инертность нервных процессов у голубей выявилась при переводе наличных условных рефлексов в следовые. Такой способ образования следовых условных рефлексов, являясь наиболее адекватным для собак, оказался совершенно неприемлемым в работе с голубями. Это касается не только чрезвычайно поздней выработки и нестойкости следовых условных рефлексов, но и нарушения высшей нервной деятельности голубей (особенно при использовании электрооборонительной методики). В данном случае инертность препятствовала ломке старого стереотипа больших полушарий, сложившегося при работе с наличными условными рефлексам.

Класс высших рыб нами изучался на примере карповых. Чтобы не повторяться, остановимся на наиболее характерных особенностях следовых условных рефлексов у представителей этого класса животных. Прежде всего наблюдается еще большее непостоянство и непрочность следовых рефлексов по сравнению с таковыми у голубей. Реакция, возникающая во время наличного действия раздражителя, становится доминирующей формой условного ответа в следовых рефлексах. Параллельно с этим

отмечается быстрое достижение предела работоспособности нервных клеток, чрезвычайная инертность и еще большая слабость условного торможения. Интересен тот факт, что у рыб мы вновь встречаемся со склонностью к генерализации, причем последняя содействует выработке не только следовых, но и наличных условных рефлексов.

Чем менее организовано животное, тем более несостоятельным становится процесс дифференцирования различных интенсивностей раздражения во времени, что сопровождается примитивизацией других индивидуально приобретенных форм нервной деятельности. Попытка изучить этот вопрос на примере более чувствительного, «отзывчивого» индикатора высшей нервной деятельности привела нас к специальной серии опытов по выработке дыхательных следовых условных рефлексов у кошек и кроликов. К тому же практическое отсутствие открытого периода в дыхательных условных рефlekсах делало весьма заманчивым исследование механизма запаздывания при использовании дыхательного аппарата в качестве эффектора.

Произведенные опыты показали, что следовые рефlekсы, их совершенство, в конечном счете, обуславливаясь уровнем развития высших отделов центральной нервной системы изучаемого объекта (кошки или кролика), в различной степени выявляются в зависимости от кортикальной регуляции той системы или органа, который служит эффектором при их исследовании. Дыхательные следовые условные рефlekсы, обладая рядом свойств секреторных и двигательных следовых рефlekсов, характеризовались укороченным латентным периодом. Последнее, очевидно, говорит о том, что развитие процесса запаздывания обязано более сложным внутрицентральным взаимоотношениям, чем до сих пор это нами представляется.

Объектом последнего этапа нашего исследования служили миноги. Интерес к этим животным, к сожалению, до сих пор остающимся вне поля зрения физиологов, определяется тем, что у них впервые в ряду позвоночных появляются такие важные образования как передний мозг, мозжечок, статорецептор, периферические нейроны кожно-мышечной чувствительности и т. д. Эволюция на стадии миног делает большой скачок — переход к новому высшему типу живых существ. Опыты на миногах дали следующие результаты. Прежде всего обнаруживалось, что сочетание действия электрического тока с такими биологически адекватными раздражителями, как свет и вибрация, не приводит не только к образованию следовых рефlekсов, но и условных рефlekсов как таковых. На указанные раздражители отмечалась лишь частичная и временная стабилизация двигательной реакции. Подобное повышение возбудимости нами было воспроизведено в специальных хронических опытах, в которых изучались классический *Bahnung* рефлекс и доминанта А. А. Ухтомского [43 и др.]. Считая природу всех описанных реакций единой, мы их объединили в общий механизм образования суммационного рефlekса. В таком понимании суммационный рефлекс, возникший в результате сочетания внешнего раздражителя с безусловной оборонительной реакцией ми-

ноги, выступает как определенный этап, стадия образования условного рефлекса, подтверждая положение И. П. Павлова о том, что «Благодаря иррадированию раздражительного процесса во всей центральной нервной системе осуществляется суммационный рефлекс. Волна от нового раздражения, распространяясь, суммируется с существующим местным раздражением, явным или латентным, обнаруживая в последнем случае скрытый очаг раздражения. В больших полушариях, при их усложненной конструкции и чрезвычайной реактивности, запечатлеваемости, (разрядка наша — В. Ф.) иррадирование раздражительного процесса ведет к образованию временной условной связи, условного рефлекса, ассоциации. В то время как суммационный рефлекс есть моментальное и скоропереходящее явление, условный рефлекс есть постепенно укрепляющееся при вышеуказанном условии хроническое явление, представляющее характерный процесс коры (разрядка наша — В. Ф.)».

Здесь мы встречаемся с совершенно иным, примитивным механизмом фиксации нервных следов: слабая «запечатлеваемость» нервных клеток высших отделов центральной нервной системы миноги не дает возможности укрепиться суммационному рефлексу до прочности условного рефлекса. Важно отметить, как показали наши опыты, что животное, способное к осуществлению примитивной формы временной связи, обладает столь же примитивным тормозным процессом.

В современной физиологии существует преобладающее по числу сторонников положение, отождествляющее понятие временной связи и условного рефлекса. Надо думать такое отождествление правильно лишь с общебиологической точки зрения, в то время как с точки зрения физиологии эти понятия могут быть качественно разными явлениями. Отсутствие точного разграничения указанных двух точек зрения при классификации различных видов временных связей, очевидно, и приводит в ряде случаев к боязни отказа от термина «условный рефлекс».

Суммационный рефлекс как приспособительное явление также может быть назван условным рефлексом, ибо он возникает лишь при определенных условиях. В глазах же физиолога механизмы протекания суммационного и условного рефлексов совершенно иные.

Поэтому не отрицая возможности выработки у миног других видов временных связей (типа замедленных условных реакций, развертывание которых происходит в длинные промежутки времени), следует прийти к заключению, что суммационный рефлекс у этих животных может явиться одной из высших форм приспособления к изменяющимся условиям окружающей среды.

Это и есть один из элементарнейших механизмов фиксации нервных следов.

В приведенных исследованиях была сделана попытка подойти к изучению вопроса фиксации следов раздражения в центральной нервной

И. П. Павлов, Полн. собр. соч., т. III, кн. 2, стр. 196—197, 1951.

системе сравнительно физиологическим путем, используя метод условных рефлексов. Но прежде всего мы сочли необходимым осветить всю проблему в целом и в том плане, в каком она вырисовывается из исследований павловской школы. Богатый фактический материал, накопленный в павловских лабораториях, ясные и четкие теоретические положения, высказанные самим И. П. Павловым, к сожалению, часто остаются неиспользованными, создавая односторонность в подходе к этой сложной и обширной проблеме. Этим объясняется то, что описанию экспериментального материала мы предпослали обзор основных работ павловской школы, выполненных в этом направлении. Поэтому настоящая статья носит характер теоретико-экспериментального анализа нервных следов с позиции метода условных рефлексов.

Отдел сравнительной физиологии и патологии

Института экспериментальной медицины

АМН СССР

г. Ленинград.

Поступило 28 V 1957.

Վ. Վ. ՖԱՆԱՐՋՅԱՆ

ՆՅԱՐԴԱՅԻՆ ՀԵՏՔԵՐԻ ՄԵԽԱՆԻԶՄՆԵՐԻ ԷՎՈԼՅՈՒՑԻԱՅԻ ՇՈՒՐՋԸ

Ա մ փ ո փ ու մ

Տվյալ հոդվածը համարվում է կենտրոնական նյարդային համակարգության գրգռման հետքերի ամրացման տեսական-էքսպերիմենտալ հարցի անալիզը, որը կատարվել է պայմանական ռեֆլեկտոր մեթոդի տեսանկյունով:

Պատվոյան դպրոցի կողմից հայտնաբերված բոլոր փաստերի և օրինաչափությունների մեջ հետքայնության պրոբլեմին ամենից մոտ են կանգնած հետքային պայմանական ռեֆլեքսները, որոնք բաղկացած են երկու փուլից՝ սկզբնական արգելակման և նրան փոխարինող գրգռման:

Այդ իսկ պատճառով հետքային ռեֆլեքսների օրինակով ներկայացվում է նյարդային համակարգության բարձր բաժիններում մշակվող հետքային սեպիաների առաջացման և ընթացքի կոնկրետ մեխանիզմը:

Աշխատության մեջ ցույց է տրված, որ հետքային պայմանական ռեֆլեքսի գոյացման և ընթացքի հիմքում ընկած է կենտրոնական նյարդային համակարգության բաժինների զանազան գրգռների ինտենսիվությանը տարբերակելու հատկությունը, տարբեր ժամանակամիջոցներում:

Այդ հատկությունն ուսումնասիրվել է համեմատական ֆիզիոլոգիայի էվոլյուցիոն զարգացման տարբեր աստիճանի վրա կանգնած կենդանիների մոտ (շների, կատուների, ճագարների, աղավնիների, ձկների և օձաձկան):

ЛИТЕРАТУРА

1. Асратян Э. А. ДАН СССР, 1, 8, 1934.
2. Асратян Э. А. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. 8, 1938.
3. Асратян Э. А. Физиол. журн. СССР, 30, 1, 1941.
4. Бару А. В. Сб. „Вопросы сравнит. физиол. и патологии в. н. д.“, 92, Медгиз, 1955.

5. Белиц М. Ф. О следовых условных рефлексах, Дисс., СПб, 1917.
6. Болоховский К. П., Клещев С. В., Плешков В. Ф., Трошихина З. В. 5-е совещ. по физиол. пробл., М., 1939.
7. Василенко Ф. Д. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. 4, в. 1—2, 1932.
8. Вацуро Э. Г. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. 13, 1948.
9. Вацуро Э. Г. Тр. Ин-та эволюц. физиол. и патологии в. и. д. им. И. П. Павлова, т. 1, 1947.
10. Горн Э. Л. Тр. общ. русск. врач. СПб, 79, 163, 1912.
11. Гроссман Ф. С. Материалы к физиологии следовых условных слюнных рефлексов, Дисс., СПб, 1909.
12. Дерябин В. С. Дальнейшие материалы к физиологии времени, как условного возбудителя слюнных желез, Дисс., СПб, 1916.
13. Добровольский В. М. О пищевых следовых рефлексах, Дисс., СПб, 1911.
14. Завадский И. В. Материалы к вопросу о торможении и растормаживании условных рефлексов, Дисс., СПб, 1908.
15. Зевальд Л. О. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. 10, 1941.
16. Зеленый Г. П. Материалы к вопросу о реакции собаки на звуковые раздражения, Дисс., СПб, 1907.
17. Капустник Д. П. 13-е совещ. по физиол. пробл., 1948.
18. Кириллов С. И. Арх. биол. наук, 42, 1—2, 1936.
19. Кржышковский К. Н. Тр. общ. русск. врач. СПб., 76, 1909.
20. Купалов П. С. Тр. 2-го Всесоюзн. съезда физиол., 172, М-Л., 1926.
21. Купалов П. С. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. III, в. 2—3, 1929.
22. Купалов П. С. Физиол. журн. СССР, 33, 699, 1947.
23. Купалов П. С. Физиол. журн. СССР, 35, 5, 1949.
24. Купалов П. С., Луков Б. Н. Арх. биол. наук, 33, 5—6, 1933.
25. Купалов П. С. и Павлов Н. Н. Физиол. журн. СССР, 18, 5, 1935.
26. Ларин Е. Ф. Тр. Томского мед. инст. т. 10, Томск, 1938.
27. Луков Б. Н. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. 15, 1949.
28. Майоров Ф. П. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. 8, 1938.
29. Орбели Л. А. Условные рефлексy с глаза у собак. Дисс., СПб, 1908.
30. Павлова А. М. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. 12, в. 2, 1945.
31. Павлова В. И. Тр. Общ. русск. врач., СПб, 81, 1914.
32. Петрова М. К. Арх. биол. наук, 20, 1—2, 1916.
33. Пименов П. П. Особая группа условных рефлексов. Дисс., СПб, 1907.
34. Плешков В. Ф. 5-е совещ. по физиол. пробл. М-Л., 1939.
35. Потехин С. И. К физиологии внутреннего торможения условных рефлексов. Дис., СПб, 1911.
36. Пышина С. П. Бюлл. exper. биол. и мед., 36, 6, 12, 1953.
37. Сирятский В. В. Русск. физиол. журн. 7, 1—6, 1924.
38. Сирятский В. В. Русск. физиол. журн. 9, 1, 1926.
39. Скипин Г. В. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. 8, 1938.
40. Соловейчик Д. И. Тр. 2-го Всесоюзн. съезда физиол., 170, М-Л., 1926.
41. Стожаров Б. И. 13-е совещ. по физиол. пробл., М-Л., 1948.
42. Стукова М. М. Дальнейшие материалы по физиологии времени как условного возбудителя слюнных желез. Дисс., СПб, 1914.
43. Ухтомский А. А. (1923) Собр. соч. т. 1, 163—172. Л., 1950.
44. Федоров В. К. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. 15, 1949.
45. Феокритова Ю. П. Время, как условный возбудитель слюнных желез. Дисс. СПб, 1912.
46. Фролов Ю. П. Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. 1, в. 2—3, 1926.
47. Фролов Ю. П. Тр. 2-го Всесоюзн. съезда физиол. М-Л., 1926.
48. Фурсиков Д. С. Арх. биол. наук, 23, 1—3, 1923.
49. Яковлева В. В. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. 2, в. 1, 1927.

Р. А. АБРАМОВА

РОЛЬ КИНЭСТЕЗИЧЕСКОГО РАЗДРАЖЕНИЯ В МЕХАНИЗМЕ ОБРАЗОВАНИЯ ЗРИТЕЛЬНОГО СЛЕДОВОГО УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА У СОБАК И НИЗШИХ ОБЯЗЬЯН

С о о б щ е н и е 1

Как известно, вся сложная деятельность животного организма в окружающей его среде обусловлена действием как наличных, так и следовых раздражений. В лабораториях И. П. Павлова секреторной методикой установлены основные физиологические закономерности протекания следовых искусственных условных рефлексов (П. П. Пименов [15]; Ф. С. Гроссман [7]; В. М. Добровольский [8]; В. И. Павлова [14]; М. Ф. Белиц [1]; Ю. П. Фролов [16] и др.).

Хотя с начала первых исследований следовых условных рефлексов прошло полвека (1907), физиология следовых рефлексов остается одним из наименее изученных вопросов.

Настоящее исследование проводилось с целью выяснения механизма образования, дифференцирования и взаимодействия условных рефлексов, образованных на следовые (зрительный, кинэстезический) раздражения.

В нашем исследовании мы пользовались пищевой двигательной методикой, представляющей собой вариант так называемого метода отсроченных реакций*.

Этот метод впервые применяли студенты Чикагского университета Хейм и Рид. В практику лабораторных исследований он вошел после соответствующих работ Гантера (Hunter [21, 22]) и Керра, (Carr [19]). У нас данный метод был применен Э. Г. Вацуру [5], Н. Войто-нисом [6] и Н. А. Шустиным [18].

Согласно литературным данным, значительную роль отсрочки в механизме, т. е. сохранения следов зрительных раздражений в центральной нервной системе животного, играет кинэстезический фактор (Гонцик (Honzik) [20], Э. Г. Вацуру [4,5]; Н. А. Шустин [18]; Н. Войтонис [6]).

Исследования, направленные на изучение взаимоотношения условнорефлекторных связей, образованных на базе различных анализаторов, указывают на сравнительно большую значимость временных связей, адресованных к кинэстезическому анализатору (Э. Г. Вацуру, [4,5]; А. И. Емченко [9]; Н. А. Шустин, [18 и др.]).

* Подробный обзор литературы по этому вопросу дан в монографии Э. Г. Вацуру „Исследование высшей нервной деятельности антропоида (шимпанзе)*, 1948 г

Как известно, в основе взаимоиндукционных отношений лежит движение процессов как возбудительного, так и тормозного. Согласно указанию И. П. Павлова [13] как раздражение, так и задерживание сначала иррадиируют, а затем концентрируются, сосредотачиваются.

«...По мере упрочения координационных отношений,— отмечает Л. А. Орбели,— волна иррадиаций в коре дает знать себя все меньше и меньше, так что, наконец, некоторые очаги как бы совершенно обходит»...*.

В лабораториях И. П. Павлова было произведено большое число работ по изучению иррадиирования и концентрирования нервных процессов в коре больших полушарий собак (Д. С. Фурсиков [17]; К. М. Быков [2], Е. М. Крепс [10, 11]; А. В. Вальков [3] и др.). Авторы пришли к заключению, что с установлением корковых координационных отношений нервные процессы подвергаются концентрации.

Настоящая работа велась на 4-х обезьянах и трех собаках.

Условия и метод экспериментирования с собаками. Работа с собаками велась в манеже (рис. 1), где находились экспериментальные кормушки и будка для собаки (рис. 2-а, б и 3). Зарядка пищей одной из кормушек производилась на виду у животного, находящегося в будке. Положительный двигательный условный рефлекс вырабатывался в результате сочетания вида пищи с подкармливанием собаки. Корм помещался каждый раз в одну из трех экспериментальных кормушек. После зарядки кормушки пищей животное получало доступ к кормушкам: в ответ на зрительный натуральный раздражитель собака подбегала к кормушке с пищей и после поедания её** возвращалась в исходное место — в будку. Таким образом, был выработан четкий двигательный условный рефлекс — бег животного к кормушке с пищей и возвращение на исходное место. Во избежание образования у животных условного рефлекса на место кормления, пространственное расположение кормушки с пищей по отношению к другим кормушкам постоянно менялось.

В качестве натурального условного раз-

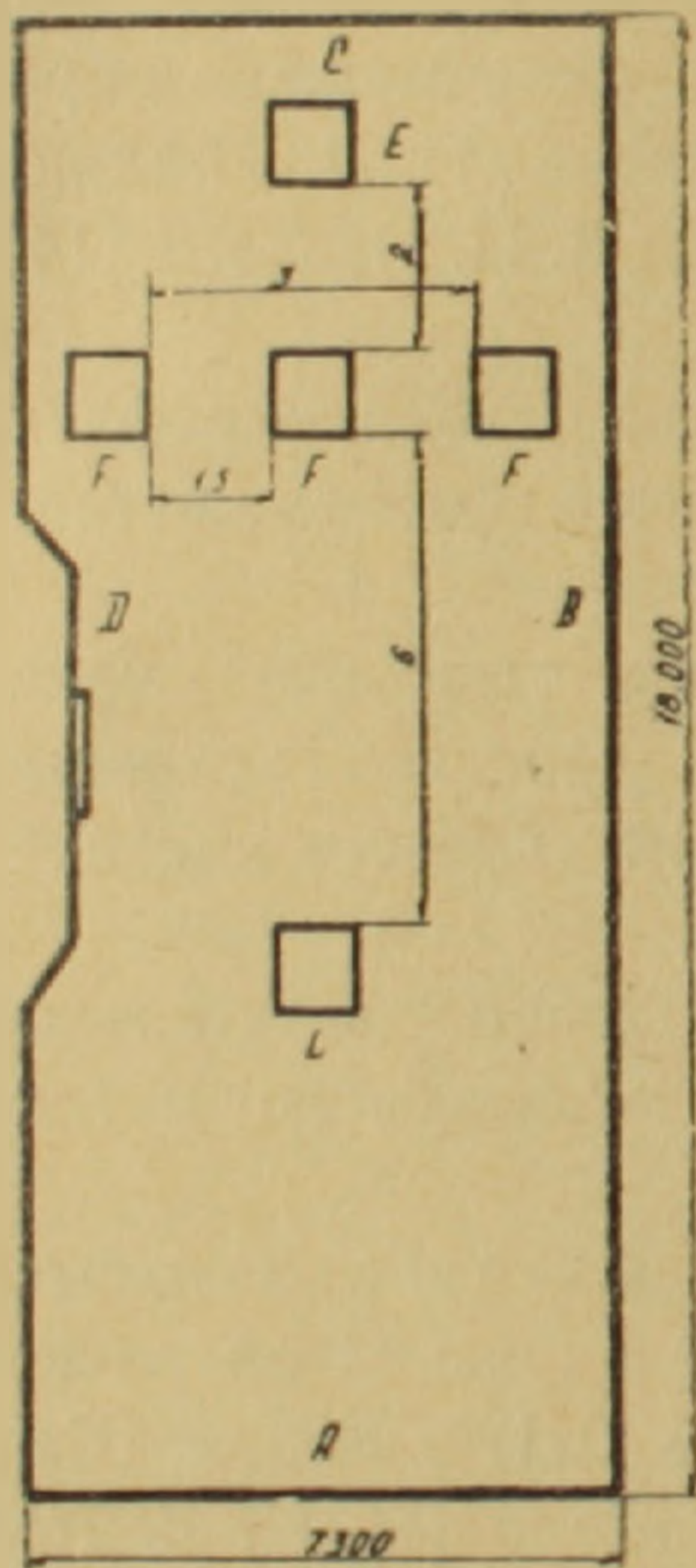


Рис. 1

Условные обозначения: А, Б, С, Д — четыре стены экспериментального помещения.

1 — будка для подопытного животного Р, Р, Р, — 3 кормушки; Е — стол для экспериментатора.

* Л. А. Орбели. О механизме возникновения спинномозговых координаций. Известия Научного института им. П. Ф. Лесгафта, т. V, Петроград, стр. 207, 1923 [12].

** Животное надавливало одной или обеими передними лапами особую педаль, в результате чего открывалась крышка кормушки, на дне которой находилась пища.

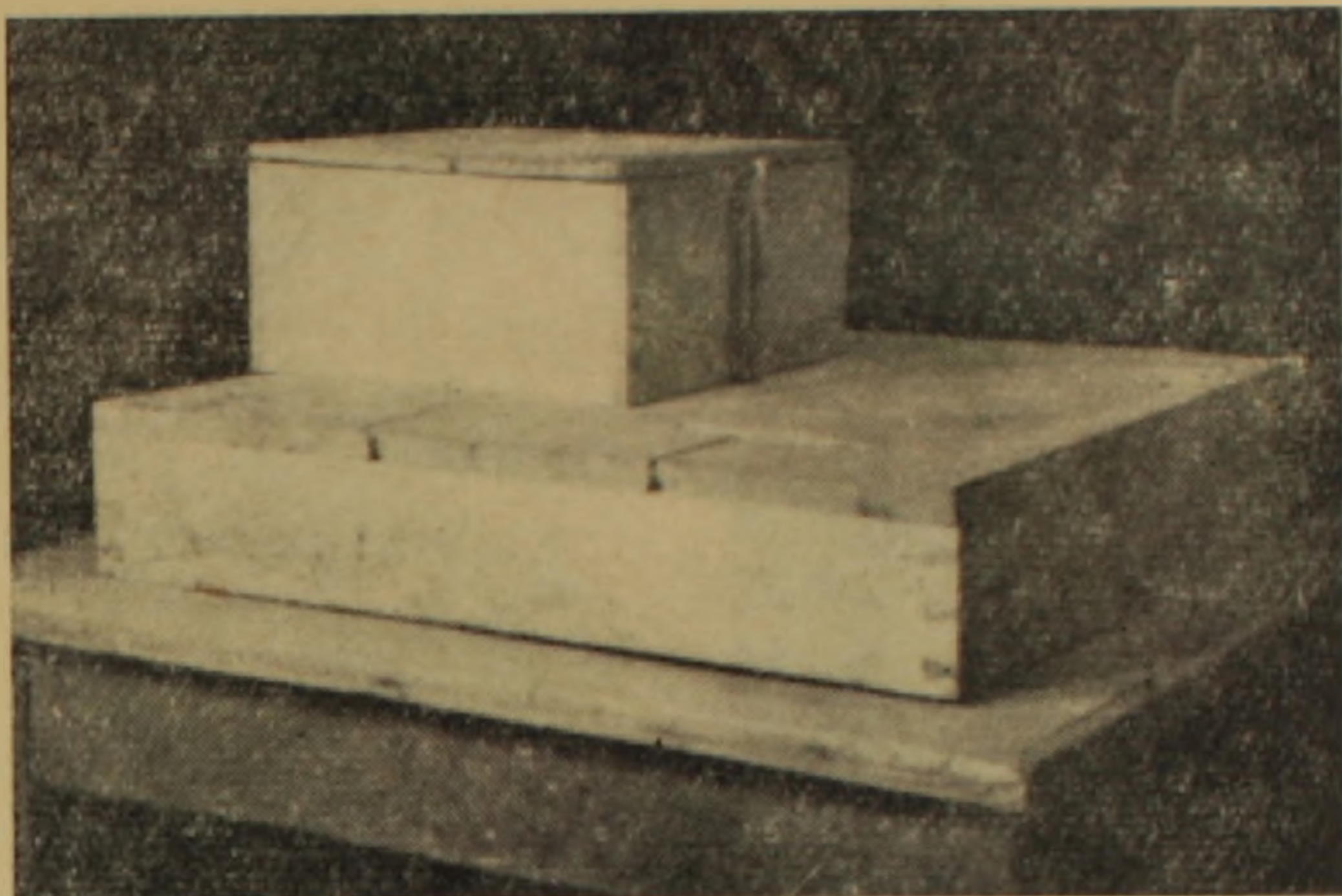


Рис. 2а. Экспериментальный ящик (в закрытом виде).

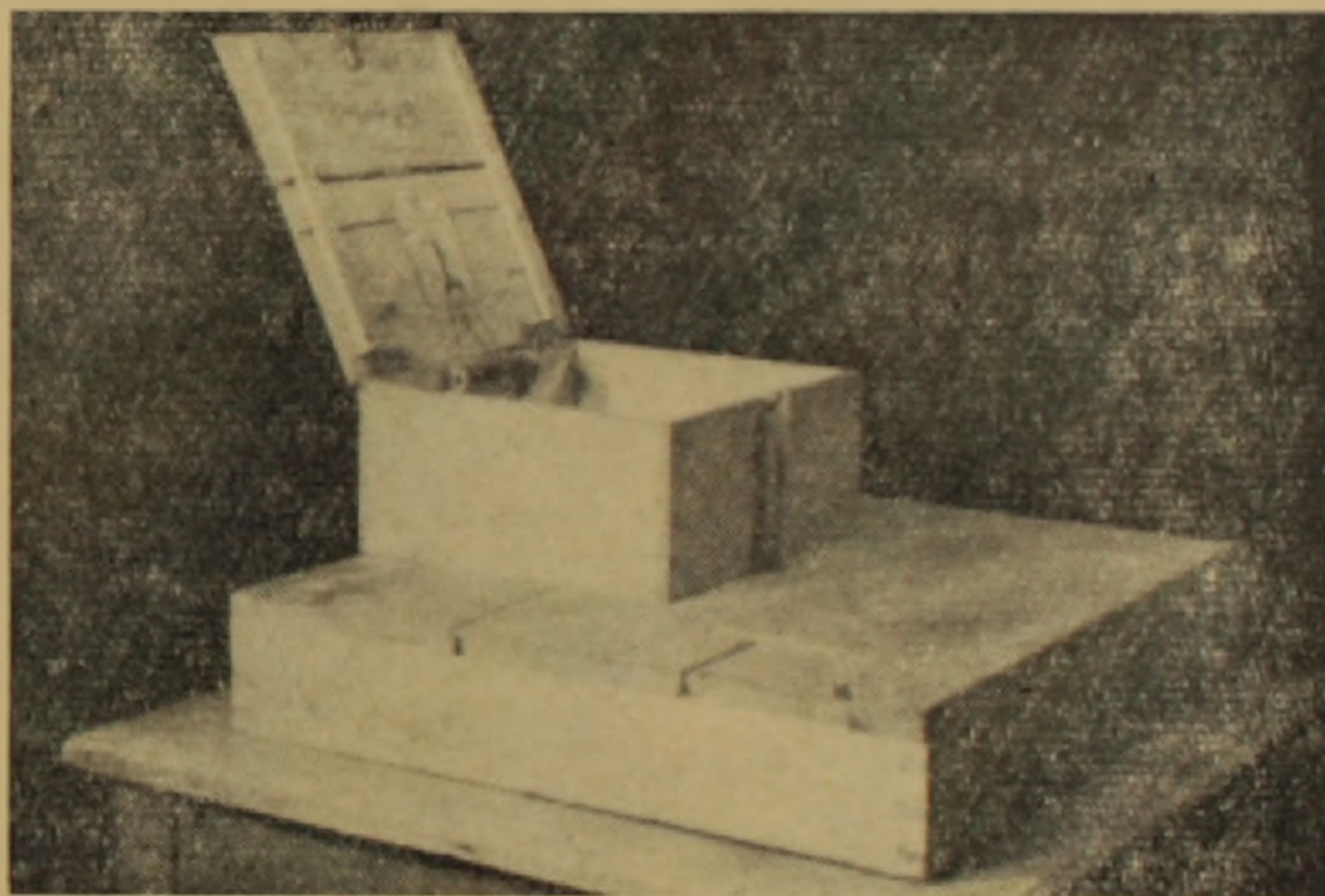


Рис. 2б. Экспериментальный ящик (в открытом виде).

дражителя в опытах на собаках применялся хлеб. Время изолированного раздражения видом пищи равнялось 5-и секундам, интервалы между зарядками составляли 2 минуты, за исключением специальных испытаний, где применялись более короткие интервалы.

Ход экспериментов заключался в выработке наличных рефлексов, которые затем переводились в следовые. Для этого в опытах применялся экран (рис. 3), который по истечении установленной следовой паузы поднимался и животное получало доступ к кормушкам.

В опытах регистрировались: 1) период запаздывания условного двигательного рефлекса; 2) скорость прихода животного к кормушке с пищей; 3) число правильных ответов из общего количества сочетаний. Характер условной двигательной пищевой реакции каждый раз описывался и изображался графически. Кроме того, в протоколах велась подробная запись поведения животного в течение всего опыта.

Эксперименты на собаках засняты на кинопленку, на которой иллюстрируется применявшаяся методика и ход экспериментов.

Условия и метод экспериментирования с обезьянами. Опыты с обезьянами проводились в первичной для обезьян обстановке. Подопытное животное находилось в клетке, где оно жило.

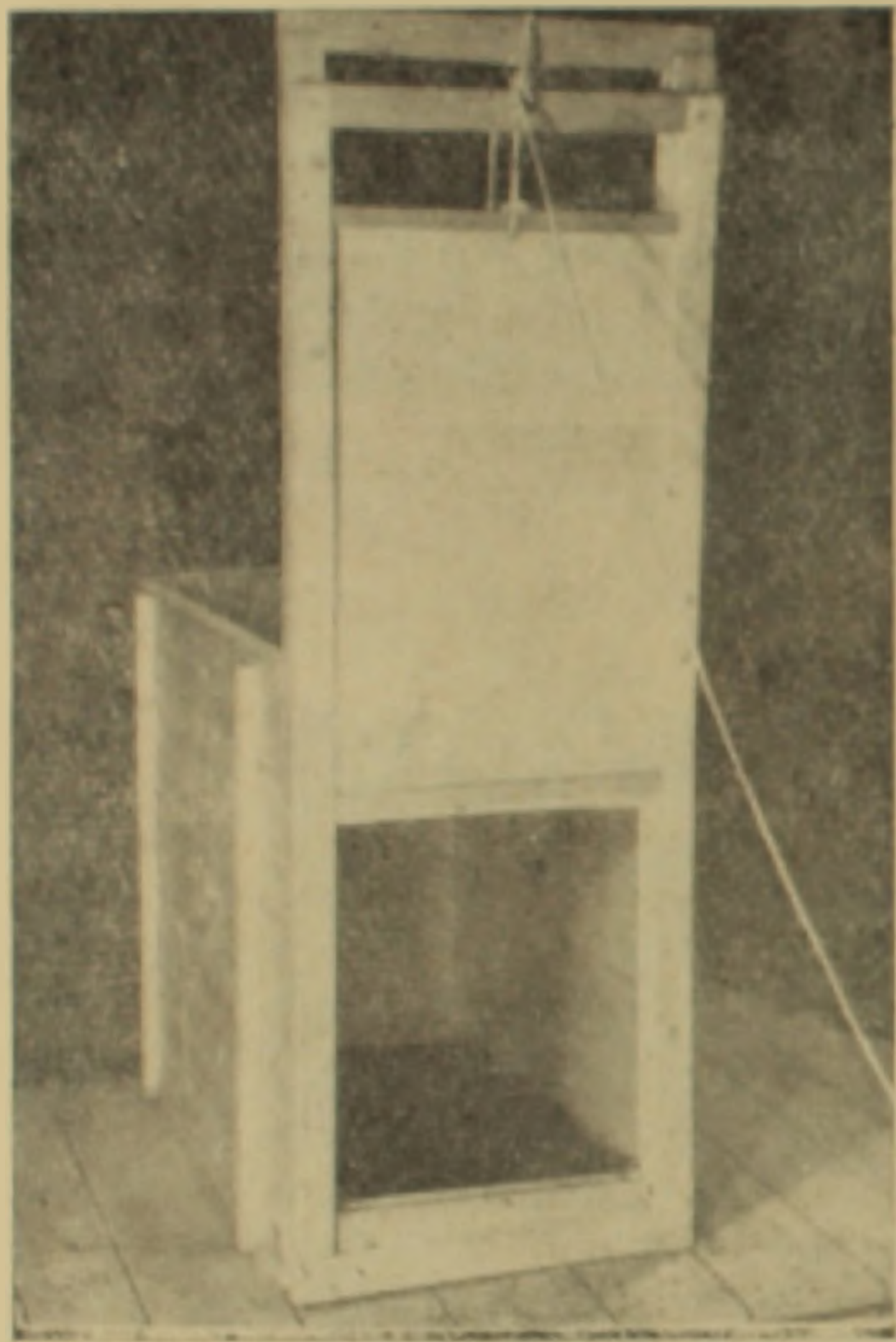


Рис. 3. Экспериментальная будка с экраном (в открытом виде).

На глазах у обезьяны под одной из двух одинаковых металлических кормушек, находящихся друг от друга на расстоянии 19 см и помещавшихся на столе, закладывалась пища. Затем стол приближался к решетке клетки, так что кормушки находились примерно на расстоянии 20—25 см от решетки. После того, как обезьяна была приучена к открыванию кормушки, содержащей пищу, добыванию оттуда корма, эксперимент усложнялся удлинением периода отставления пищевого безусловного раздражителя, введением экрана, увеличением числа кормушек (3 кормушки). Через определенный отрезок времени (следовая пауза) экран поднимался и животное получало доступ к кормушкам: просунув передние конечности сквозь прутья клетки и

открыв соответствующую пищесодержащую кормушку, оно доставало корм. После извлечения пищи обезьяна обычно отходила от экспе-

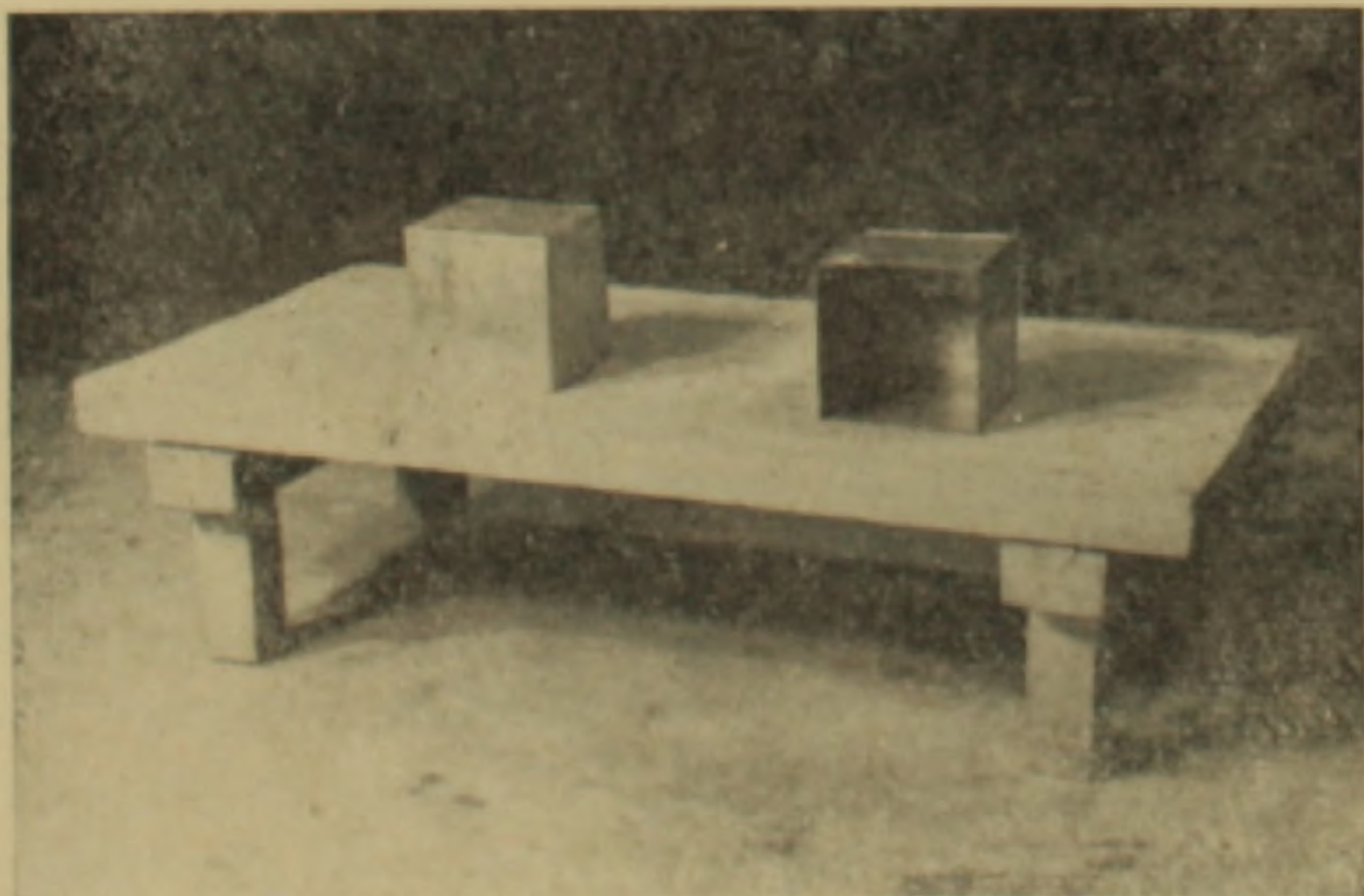


Рис. 4. Экспериментальный стол с кормушками (для экспериментирования с обезьянами).

риментальной аппаратуры, не дотрагиваясь до второй кормушки. Экспериментальный стол с кормушками и экран изображены на рис. 4 и 5.

Во избежание образования у животных условного рефлекса на место кормления, пространственное расположение кормушки с пищей по отношению к другим кормушкам постоянно менялось. В качестве натурального условного раздражителя в опытах с обезьянами применялись разные пищевые вещества: для обезьяны Звезда пищевым раздражителем являлись конфета и черешня; для Идиллии и Вани — конфета, а для Паука — семечки. Время изолированного раздражения видом пищи равнялось 5 сек., интервалы между отдельными испытаниями составляли 2 минуты, за исключением специальных испытаний, где применялись короткие интервалы (0; 30 сек; 1'; 1,5').

В эксперименте регистрировались: 1) период запаздывания условного двигательного рефлекса; 2) скорость прихода животного к кормушке с пищей; 3) число правильных ответов из общего количества сочетаний. Кроме того, в протоколах велась подробная запись характера условной двигательной реакции и поведения животного в течение всего опыта.

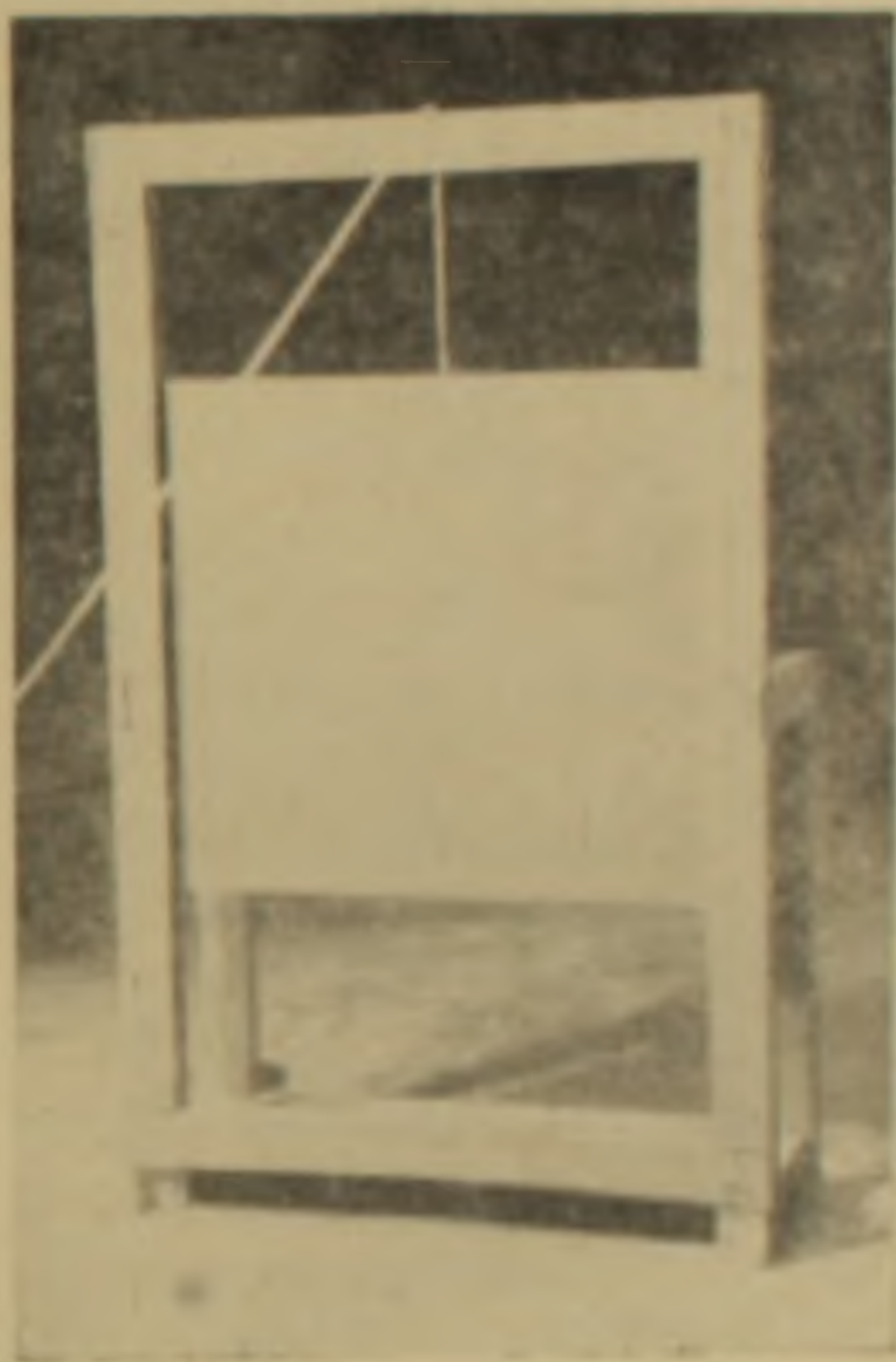


Рис. 5. Экран со столом.

Результаты экспериментов

Опыты с обезьяной Звезда. После того, как обезьяна была приучена к открыванию содержащей пищу кормушки и добыванию оттуда корма, мы приступили к выработке зрительного отставленного рефлекса. Величина времени отставления в опыте № 2 равнялась от 0 до 15 сек., интервал между испытаниями = 2 минутам (табл. 1). Опыты ставились без экранирования кормушек.

Как видно из приведенных данных (табл. 1), подопытное животное в период отставления принимает соответствующее пространственное местоположение в отношении пищесодержащей кормушки: а именно, обезьяна садится перед заряженной кормушкой. Она во всех случаях дает правильные решения кроме зарядки № 6, после которой животное ориентировалось на кормушку, содержавшую приманку в предшествующей зарядке. Таблица 1 показывает, что правильность выбо-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Интервал между раздражениями в сек. и минутах	Порядковый номер применения условного раздражителя с подкреплением	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного применения условного раздражителя в секундах	Периоды отставления подкрепления в секундах и минутах	Кормушка, содержащая безусловный (пищевой) раздражитель	Кормушка, избранная животным	Условная двигательная реакция	Периоды запаздывания условного двигательного рефлекса в секундах	Величина условного двигательного рефлекса в секундах	Поведение животного в опыте с момента действия условного раздражителя до открывания кормушки животными
2'	1	вид пищи	5"	0	правая	правая	+	—	3"	Сидит напротив правой кормушки, затем в правом углу. Подходит с правой стороны, открывает правую кормушку, ест, отходит от кормушки.
2'	2	"	5"	0	левая	левая	+	—	5"	Сидит посредине клетки. Подходит к кормушкам с левой стороны.
2'	3	вид пищи	5"	5"	правая	правая	+	1"	2"	Сидит в правом углу. Подходит к кормушкам с правой стороны
2'	4	"	5"	5"	левая	левая	+	2"	3"	Сидит в левом углу клетки. Подходит с левой стороны.
2'	5	"	5"	15"	правая	правая	+	2	2"	Сидит в правом углу клетки. Подходит с правой стороны.
2'	6	"	5"	15"	левая	правая	—	3	7"	Сидит в правом углу — на полке клетки. Спускается вниз с правой стороны. Подходит к кормушкам с правой стороны.

ра" животным находится в прямой зависимости от поведения обезьяны в период отставления.

В дальнейшем, в результате тренировки (в течение 3 опытов), время отставления постепенно увеличилось до 20 секунд.

Наблюдалось, что правильность ответов, в отличие от предыдущих опытов, не зависит от поведения животного в периоде времени отставления. Обезьяна может занимать любое положение в клетке и давать правильные ответы (табл. 2).

Обезьяна Звезда

Опыт № 6

27. I. 1950 г.

Т а б л и ц а 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	24	вид пищи	5"	20"	пра- вая	пра- вая	+	—	4"	Обезьяна в течение всего опыта сидит на полке — в левом углу, спускается вниз слева, подходит к кормушкам с левой стороны.
2'	25	.	5"	20"	ле- вая	ле- вая	+	—	5"	
2'	26	.	5"	15"	пра- вая	пра- вая	+	—	8"	
2'	27	.	5"	15"	ле- вая	ле- вая	+	2"	5"	
2'	28	.	5"	20"	пра- вая	пра- вая	+	—	7"	
2'	29	.	5"	20"	ле- вая	ле- вая	+	—	5"	
2'	30	.	5"	20"	пра- вая	пра- вая	+	—	11"	

Обезьяна Звезда

Опыт № 11

3. II. 1950 г.

Т а б л и ц а 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	63	вид пищи	5"	40"	пра- вая	пра- вая	+	—	3"	Обезьяна сидит против кормушек.
2'	64	.	5"	40"	ле- вая	ле- вая	+	1"	7"	Ходит в клетке. Подходит к пищесодержащей кормушке с правой стороны.
2'	65	.	5"	55"	пра- вая	пра- вая	+	—	5"	Сидит в левом углу. Подходит к кормушке с левой стороны.
2'	66	.	5"	55"	ле- вая	ле- вая	+	—	5"	Сидит в правом углу. Подходит к кормушке с правой стороны.
2'	67	.	5"	60"	пра- вая	пра- вая	+	2"	6"	Сидит в левом углу. Подходит к кормушке с левой стороны.
2'	68	.	5"	60"	ле- вая	ле- вая	+	3"	7"	Сидит в правом углу. Подходит к кормушке с правой стороны.

Из протокола видно, что в течение всего опытного дня поведение животного носит стереотипный характер, однако процент правильных ответов равен 100.

Дальнейшей тренировкой животного удалось довести величину

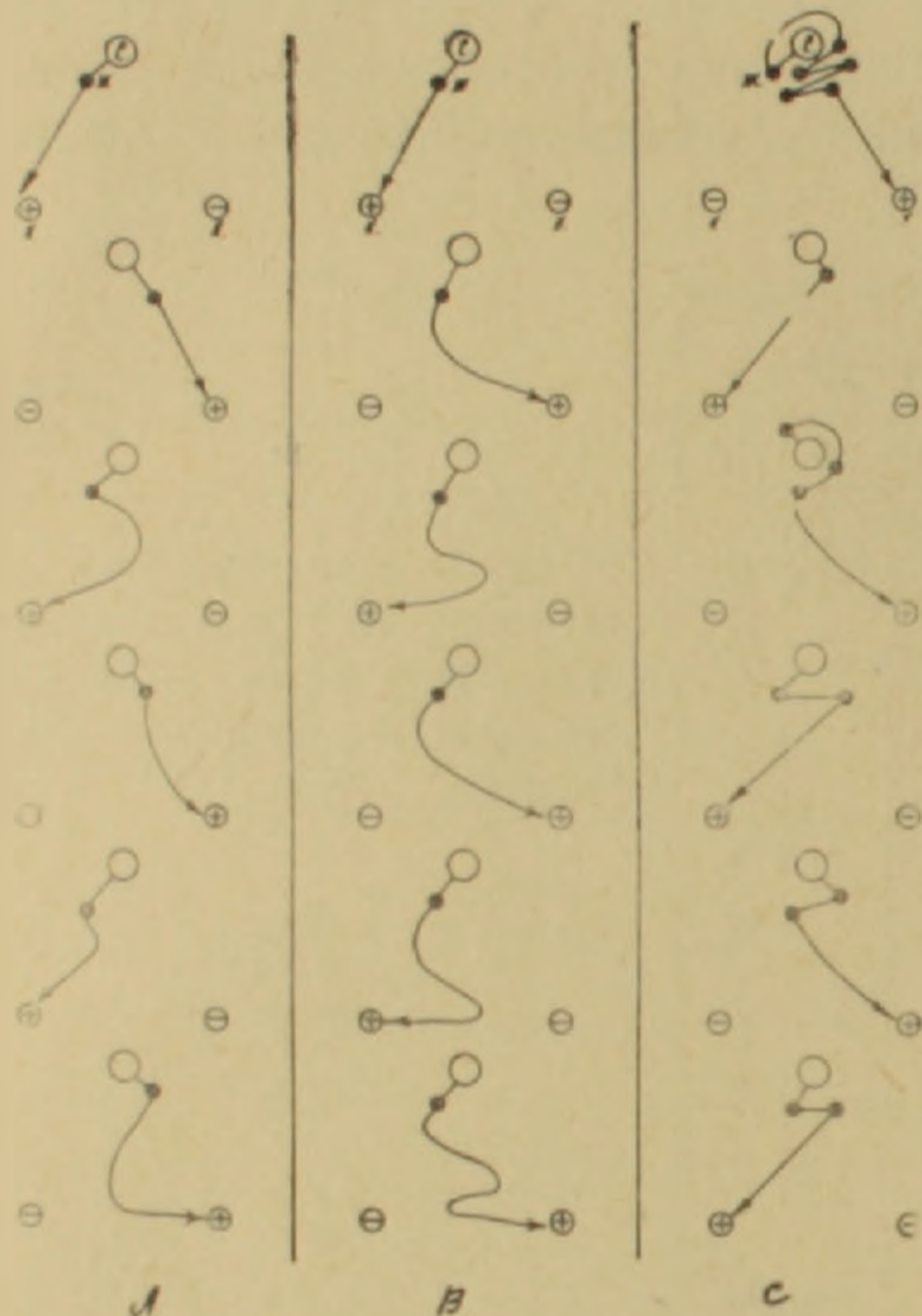


Рис. 6. Условные обозначения: с—столб; ж — подопытное животное; К, К;—кормушки; +, заряженная кормушка.

времени отставления после наличного зрительного раздражения до 1 мин. (табл. 3).

Как видно из приведенного протокола, животное в продолжении периода отставления приобретает ориентировку на кормушку, избранную в предшествующем испытании. Аналогичную картину наблюдали в опытах с собаками (рис. 6). Выработка отставленного условного рефлекса в опытах на собаках демонстрируется на таблице 4.

После этого ставились опыты с экранированием кормушек с целью выработки зрительного следового условного рефлекса.

Введение экрана (табл. 5) настолько усложнило условия эксперимента, что даже при незначительной следовой паузе обезьяна давала большое количество ошибочных ответов, обнаруживая тенденцию избирать кормушку, расположенную справа. С целью угашения этой реакции мы в дальнейшем в течение опыта заряжали кормушку, расположенную слева (табл. 5).

После зарядок №№ 70, 75 животное правильно ориентируется в отношении пищесодержащей кормушки и дает правильные ответы. В остальных испытаниях животное открывает правую кормушку, содержащую пищу в начале опытного дня (зарядка № 70). Поведение животного в течение всего опыта, за исключением зарядки № 75, носит характер правой пространственной ориентации: животное большей частью сидит в правом углу клетки, спускается с полки с правой стороны. Оно постоянно проявляет тенденцию к открыванию правой кормушки.

На следующий опытный день обезьяна при применении непродолжительных следовых пауз давала правильные ответы (71,4%, табл. 6.).

Собака Трезор

Опыт № 3

21 V 1949 г.

Т а б л и ц а 4

Интервал между раздражениями в секундах и минутах	Порядковый номер применения условного раздраж. с подкреплением	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного приращения условного раздраж. в секундах	Периоды отставления подкрепления в секундах и в минутах	Кормушка, содержащая безусловный (пищевой) раздражитель	Кормушка, избранная животным	Условная двигательная реакция	Периоды запаздывания условного двигательного рефлекса в секундах	Величина условного двигательного рефлекса в секундах	Поведение животного в опыте с момента действия условного раздражителя до открывания кормушки животным
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	6	вид пищи	5"	5"	левая	левая	+	—	5"	Тянется вперед, по направлению к кормушкам.
2'	7	.	5"	10"	правая	правая	+	—	6"	Лает, тянется вперед.
2'	8	.	5"	30"	левая	левая	+	—	4"	Облизывается, непрерывно лает, тянется вперед.
2'	9	.	5"	30"	правая	правая	+	—	5"	Смотрит на заряженную кормушку, лает, скулит, тянется вперед.
2'	10	.	5"	1'	левая	левая	+	—	4"	То же
2'	11	.	5"	1'	правая	правая	+	—	6"	Крутится на месте, скулит, смотрит на заряженную кормушку, облизывается.

В результате тренировки (177 сочетаний), удалось довести длительность следовой паузы до 25 сек. (табл. 7).

Выработка зрительного следового условного рефлекса в опытах на собаках иллюстрируется на таблицах 8, 9.

С целью выяснения влияния интервала между зрительными условными раздражителями на зрительный следовой рефлекс мы применяли короткие интервалы между отдельными испытаниями (табл. 10).

Как видно из таблицы 10, при коротких интервалах (от 5; 30 сек. до 1 мин.) животное, как правило, всегда избирает ту кормушку, которая содержала приманку в предшествующей зарядке. Когда удлиняется интервал между зарядками, обезьяна дает правильные ответы.

Таким образом, из приведенных протокольных данных следует:

Обезьяна Звезда

Опыт № 12

4. II. 1950 г.

Таблица 5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	69	вид пищи	5"	10"	пра- вая	ле- вая	—	—	13"	Обезьяна сидит на полке — в левом углу. Спускается вниз слева.
2'	70	.	5"	10"	пра- вая	пра- вая	+	3"	9"	Сидит на полке — в правом углу. Спускается вниз справа.
2'	71	.	5"	10"	ле- вая	пра- вая	—	—	4"	Ходит по клетке, стоит справа от кормушки.
2'	72	.	5"	10"	ле- вая	пра- вая	—	1"	4"	Ходит по клетке. Подходит к кормушке с правой стороны.
2'	73	.	5"	10"	ле- вая	пра- вая	—	—	6"	То же (к открыванию заряженной кормушки не допущена).
2'	74	.	5"	5"	.	.	—	2"	5"	Стоит слева. Подходит с правой стороны.
2'	75	.	5"	5"	.	ле- вая	+	—	7"	Сидит в левом углу. Спускается вниз слева.
2'	76	.	5"	10"	.	пра- вая	—	—	15"	Сидит справа. Подходит с правой стороны.
2'	77	.	5"	7"	.	.	—	3"	9"	Сидит в левом углу. Спускается вниз с правой стороны.
2'	78	.	5"	5"	.	.	—	1"	11"	Сидит в левом углу, затем в правом. Спускается с правой стороны.

Обезьяна Звезда

Опыт № 13

7. II. 1950 г.

Таблица 6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	79	вид пищи	5"	5"	ле- вая	пра- вая	—	2"	4"	Обезьяна стоит против заряженной кормушки, затем справа от кормушки.
2'	80	.	5"	5"	ле- вая	ле- вая	+	—	2"	Стоит против промежутка между кормушками.
2'	81	.	5"	5"	пра- вая	пра- вая	+	—	2"	То же
2'	82	.	5"	10"	ле- вая	ле- вая	+	1"	2"	То же
2'	83	.	5"	10"	пра- вая	пра- вая	+	—	5"	Стоит против кормушек, затем в левом углу, подходит к кормушкам с левой стороны.
2'	84	.	5"	15"	ле- вая	ле- вая	+	—	4"	Ходит по клетке, подходит по прямой линии к кормушкам.
2'	85	.	5"	20"	пра- вая	ле- вая	—	—	4"	Ходит по клетке. Подходит к кормушкам с левой стороны.

Обезьяна Звезда

Опыт № 27

22. II. 1950 г.

Таблица 7

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	177	вид пищи	5"	25"	пра- вая	пра- вая	+	—	7"	Обезьяна сидит в левом, затем в правом углу клетки. Подходит по прямой линии.
2'	178	.	5"	25"	левая	левая	+	2"	11"	Сидит в левом углу клетки. Спускается вниз слева, подходит с левой стороны.
2'	179	.	5"	25"	пра- вая	пра- вая	+	3"	9"	То же
2'	180	.	5"	25"	левая	левая	+	—	5"	Сидит справа, подходит к кормушкам с правой стороны.
2'	181	.	5"	25"	пра- вая	пра- вая	+	—	5"	Ходит по клетке. Подходит к кормушкам с левой стороны.
2'	182	.	5"	25"	левая	левая	+	4"	6"	Сидит слева от кормушек. Подходит к кормушкам с левой стороны.
2'	183	.	5"	25"	пра- вая	пра- вая	+	3"	6"	Сидит в левом углу. Спускается вниз справа. Подходит к кормушкам с правой стороны.

Собака Трезор

Опыт № 11

4. VI. 1949 г.

Таблица 8

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	48	вид пищи	5"	8'	пра- вая	пра- вая	+	—	5"	
2'	49	.	5"	10'	левая	пра- вая левая	—	3"	5"	
2'	50	.	5"	10'	левая	пра- вая	—	—	6"	Опыты ведутся с экранированием кормушек.
2'	51	.	5"	10'	пра- вая	пра- вая	+	—	5"	
2'	52	.	5"	10'	левая	пра- вая левая	—	—	7"	
2'	53	.	5"	10'	левая	пра- вая	—	4"	10"	

Собака Трезор

Опыт № 20

25. VI. 1949 г.

Таблица 9

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	117	вид пищи	5"	10'	пра- вая	пра- вая	+	—	6"	К концу следовой паузы (с 8,5'—9') животное проявляет беспокойство, лает, облизывается, тянется вперед
2'	118	.	5"	10'	левая	левая	+	—	5"	
2'	119	.	5"	10'	пра- вая	пра- вая	+	—	5"	
2'	120	.	5"	10'	левая	левая	+	—	7"	

Обезьяна Звезда

Опыт № 94

26. VII. 1950

Таблица 10

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	541	вид пищи	5"	5'	левая	левая	+	—	11"	Ходит по клетке, стоит справа от кормушек, подходит с левой стороны.
2'	542	.	5"	5'	пра- ная	пра- вая	+	—	4"	Сидит в правом углу клетки, затем в левом. Сидит против кормушек.
2'	543	.	5"	5'	центр.	центр.	+	1"	5"	Сидит в правом углу, затем против кормушек.
5"	544	.	5"	5'	левая	центр. ле- вая	—	—	13"	Сидит справа от кормушек, затем на полке — в левом углу клетки. Спускается вниз слева, подходит к кормушкам с левой стороны.
2'	545	.	5"	5'	цен- тра- льн.	центр. левая	+	3"	7"	Сидит справа от кормушек, затем в левом углу клетки, стоит в правом углу, подходит к кормушкам с левой стороны.
1'	546	.	5"	5'	пра- ная	левая пра- вая	—	2"	9"	Сидит справа от кормушек, затем в левом углу клетки, подходит к кормушкам с левой стороны.
2'	547	.	5"	5'	цент- рал.	цент- ральн.	+	1"	5"	Сидит в правом углу, затем в левом, подходит к кормушкам с левой стороны.
30	548	.	5"	5'	левая	цент- ральн. левая	—	—	4"	Сидит справа от кормушек, ходит по клетке, сидит слева от кормушек, подходит к кормушкам с левой стороны.

1. а) при коротких (до 15") оставлениях между наличным зрительным раздражением (вид заряжаемой пищей кормушки) и безусловным раздражением едой зрительный рефлекс образуется быстро, с первого сочетания раздражителей, б) при более длительном отставлении (до 60") зрительный рефлекс образуется несколько медленнее, требуя для своего упрочения нескольких повторных сочетаний (68) раздражителей (табл. 1, 2, 3).

2. Введение экрана (табл. 5), даже при наличии коротких следовых пауз (до 10"), нарушает выработанный зрительный отставленный условный рефлекс — в начале преобладает кинэстезический следовой рефлекс: животное избирает ту кормушку, к которой подходило в предшествующем испытании (например, зарядка № 70). Для восстановления зрительного условного рефлекса, отставленного на 10—25", потребовалось многократное сочетание условного и безусловного раздражителей (табл. 5, 6, 7—109 сочетаний).

3. При сокращении интервала между зрительными раздражениями с 2' до 30"; 5" выявилось преобладающее значение кинэстезического следового рефлекса, тормозящего зрительный следовой условный рефлекс (табл. 10).

Аналогичные данные при сокращении интервала между условными раздражениями были получены и в опытах на собаках (табл. 11).

Собака Трезор

Опыт № 66

11. VII. 1950 г.

Таблица 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	416	вид пищи	5"	30'	пра- вая	пра- вая	+	7"	10"	В паузах сидит в будке совершенно спокойно.
2'	417	.	5"	30'	левая	левая	+	3"	9"	
30"	418	.	5"	30'	пра- вая	левая	—	—	11"	
0"	419	.	5"	30'	центр.	левая цент.	—	5"	8"	
1"	420	.	5"	30'	пра- вая	центр. пра- вая	—	3"	10"	

Приведенные ниже протокольные данные показывают зависимость условнорефлекторной деятельности животного от величины интервалов между зрительными раздражениями.

В дальнейшем, в результате проведенной тренировки условнорефлекторная деятельность животных всегда носит правильный характер, несмотря на сокращение интервала между условными раздражениями от 1-ой минуты до 0 секунд (табл. 12, 13, 14).

Таким образом, при укорочении интервала между испытаниями

Обезьяна Звезда

Опыт № 96

29. VII. 1950 г.

Таблица 12

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	557	вид пищи	5"	2,5'	левая	левая	+	—	4"	Сидит против заряженной кормушки, затем против кормушек, подходит с левой стороны.
5"	558	.	5"	2,5'	цент- ральн.	цент- ральн.	+	—	7"	Сидит справа от кормушек, затем в левом углу клетки, подходит с левой стороны.
1'	559	.	5"	2,5'	пра- вая	пра- вая	+	—	3"	Сидит справа, ходит по клетке, подходит с правой стороны.
30"	560	.	5"	2,5'	цент- ральн.	цент- ральн.	+	2"	5"	Сидит справа от кормушек, затем в левом углу клетки, подходит к кормушкам с левой стороны.
5"	561	.	5"	2,5'	левая	левая цент.	+	—	13"	Сидит в правом углу — на полке клетки, спускается вниз справа, подходит к кормушкам с правой стороны.
0"	562	.	5"	2,5'	пра- вая	пра- вая	+	—	7"	Сидит справа от кормушек, затем в левом углу клетки, подходит с левой стороны.

Собака Трезор

Опыт № 68

14. VII. 1950 г.

Таблица 13

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	431	вид пищи	5"	30'	центр.	центр.	+	—	13''	
30"	432	.	5"	30'	левая	левая	+	—	9''	
1,5'	433	.	5"	30'	правая	правая	+	2"	11''	
0"	434	.	5"	30'	левая	левая правая	+	7"	10''	
1'	435	.	5"	30'	правая	правая	+	—	13''	

Собака Трезор

Опыт № 75

25. VII. 50 г.

Таблица 14

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2'	494	вид пищи	5"	2,5'	центр.	центр.	+	—	12''	В течение следо- вой паузы живот- ное проявляет бес- покойство (лает, скулит, царапает стены будки и эк- ран).
0''	495	.	5''	2,5'	правая	правая	+	1''	11''	
0''	496	.	5''	4'	центр.	центр.	+	—	7''	
0''	497	.	5''	2,5'	левая	левая центр.	+	2''	10''	
0''	498	.	5''	2,5'	правая	правая	+	—	9''	
0''	499	.	5''	4'	левая	левая	+	1''	10''	

до 30, 0 секунд зрительный следовой условный рефлекс не только не тормозится кинэстезическим следовым условным рефлексом (табл. 12, 13, 14; опыты №№ 68, 75, 96), а, наоборот, зрительный следовой условный рефлекс затормаживает кинэстезический следовой рефлекс в зар. № 434 (табл. 13), 561 (табл. 12), 497 (табл. 14).

Соответствующие результаты были получены в опытах и с остальными животными. Во избежание повторений протоколы этих опытов не приводятся.

Обсуждение экспериментальных материалов

Приведенные материалы дают основание выделить в поведении животных 3 взаимообуславливающих периода, свидетельствующих о значительной роли кинэстезических раздражений в механизме образования зрительного отставленного условного рефлекса.

1. Начальная стадия образования зрительного отставленного рефлекса характеризуется активным *изменением расположения животного* соответственно местонахождению заряженной пищей кормушки (кинэстезическая ориентация по Э. Г. Вацуро). По-видимому, следы от предшествующих зрительных раздражений сохраняются в центральной нервной системе и внешне проявляются в пространственной ориентировке животного в отношении кормушек.

2. Поведение животного приобретает стереотипный характер в результате упрочения и воспроизведения в моторном акте обезьяны кинэстезических следовых временных связей, возникших в предшествующих (часто в первом) сочетаниях при открывании соответствующей пищесодержащей кормушки. Несмотря на наличие двигательной стереотипии в моторной деятельности животных, условная ответная реакция последних всегда правильная.

3. Поведение животного носит характер адекватной пространственной ориентации в отношении той кормушки, которая избрана животным при предшествующей зарядке, что указывает на влияние следов проприоцептивных импульсов, возникших в предшествующем испытании, на поведение животного.

Вышеупомянутые стадии являются тремя возможными вариациями реагирования животных (начиная с момента действия наличного условного зрительного раздражителя до момента наступления пищевого подкрепления). Закономерная последовательность стадий проявляется особенно в начале образования отставленного рефлекса.

При данной постановке экспериментов у животного образуются 2 следовых условных рефлекса: зрительный, на вид пищи, и кинэстезический — связанный с побегом животного от исходного положения к кормушке и обратно. Оба этих следовых условных рефлекса, образованные с зрительного и кинэстезического анализаторов, находятся в антагонистических отношениях, так как пространственное расположение заряжаемой пищей кормушки постоянно меняется. Это взаи-

моотношение двух следовых условных рефлексов особенно демонстративно проявляется в опытах на обезьянах с применением экрана, который оказывается ослабляющим фактором для зрительных раздражений, при этом кинэстезический следовой условный рефлекс берет перевес; ответная реакция животного обуславливается влиянием воздействия проприоцептивных импульсов, возникших в предшествующем испытании: животное подходит к той кормушке, в которой находилась пища в предыдущей зарядке. Данный вариант опытов (с экраном), как и опыты с укорочением величины интервалов между зрительными раздражителями подтверждают положение, что кинэстезические следовые рефлексы образуются быстрее и обладают большей прочностью по сравнению со зрительным следовым рефлексом. Рассматривая ответную реакцию животного как результат взаимодействия зрительных и кинэстезических условнорефлекторных следовых связей, необходимо отметить, что характер этой реакции зависит от интенсивности сохранившихся в центральной нервной системе следов зрительных и проприоцептивных раздражений.

Таким образом, нами получены отчетливые факты затормаживания вновь образуемых (или сложившихся) зрительных следовых условных рефлексов следами предшествующих кинэстезических раздражений при сокращении интервала между зрительными раздражениями. В дальнейшем, по мере тренировки период иррадиации нервных процессов сокращается. Задерживающее влияние следов кинэстезических раздражений на зрительные следовые временные связи через интервал в 0 сек., практически оказывается не действенным, что указывает на исключительную быстроту концентрирования процесса возбуждения в кинэстезическом анализаторе.

Итак, с повышением подвижности условнорефлекторных кинэстезических следовых связей процесс возбуждения в кинэстезическом анализаторе подвергается концентрации: зрительный анализатор освобождается от задерживающего влияния отрицательной индукции со стороны ранее иррадиированного возбужденного кинэстезического анализатора, чем и обуславливается упрочение зрительных следовых временных связей.

На основании полученных данных можно сделать следующие выводы:

1. В процессе выработки зрительного следового условного рефлекса у животных образуется кинэстезический следовой условный рефлекс на местоположение кормушки с пищей*.
2. Кинэстезический следовой условный рефлекс образуется с первого подкрепления.
3. В начальной стадии выработки зрительного следового рефлекса, при сокращении интервала между условными раздражениями кинэ-

* Данные сравнительно-физиологического характера будут изложены в следующем сообщении.

стезические следовые временные связи затормаживают зрительные.

4. В основе взаимодействия условнорефлекторных следовых связей, образованных с зрительного и кинестезического анализаторов, лежит принцип взаимной индукции.

5. По мере тренировки зрительные и кинестезические следовые процессы все больше и больше концентрируются в соответствующих пунктах данных анализаторов, чем и обуславливается выработка зрительного следового условного рефлекса.

Институт физиологии им. И. П. Павлова
АН СССР г. Ленинград (Колтуши).

Поступило 26. I. 1957

Ռ. Ա. ԱՐՐԱՄՈՎԱ

ԿԻՆԵՍՏԵՑԻԿ ԳՐԳՌՈՒՄՆԵՐԻ ԴԵՐՐ ՏԵՍՈՂԱԿԱՆ ՀԵՏՔԱՅԻՆ
ՌԵՆԼԵՔՍԻ ԱՌԱՋԱՅՄԱՆ ՄԵՆԱՆՈՋՄՈՒՄ ՑԱԾՐԱԳՈՒՅՆ
ԿԱՊԻԿՆԵՐԻ ԵՎ ՇՆԵՐԻ ՄՈՏ

(Առաջին համադրում)

Ամփոփում

Չնայած հետքային պայմանական ռեֆլեքսների առաջին ուսումնասիրությունից անցել է կես դար (1907), հետքային ռեֆլեքսների ֆիզիոլոգիան մինչև օրս շարունակում է մնալ ամենաքիչ ուսումնասիրված հարցերից մեկը:

Ներկա աշխատությունը նվիրված է հետքային (տեսողական, կինէստետիկ), պայմանական ռեֆլեքսների առաջացման, դիֆերենցման և փոխազդեցության մեխանիզմի ուսումնասիրմանը:

Ուսումնասիրության հիման վրա գալիս ենք հետևյալ եզրակացություններին:

1. Տեսողական հետքային պայմանական ռեֆլեքսի մշակման պրոցեսում կենդանիների մոտ առաջացնում է կինէստետիկ հետքային պայմանական ռեֆլեքս՝ կեր պարունակող պնակի տեղի վերաբերմամբ:

2. Տեսողական հետքային պայմանական ռեֆլեքսի մշակման սկզբնական ստադիայում նախորդող կինէստետիկ հետքային ժամանակավոր կապերը կարող են արգելակել տեսողականը:

Կինէստետիկ ժամանակավոր կապերի արգելակող ազդեցության վերաբերյալ մեր ստացած փաստը տեսողական հետքային ռեֆլեքսների առաջացման սկզբնական ստադիայում համընկնում է գրականության մեջ եղած տվյալներին (Է. Գ. Վադուրո, [4, 5], Ն. Ա. Շուստին, [18] և ուրիշ.):

3. Շնորհիվ ներվային պրոցեսների երկարատև վարժեցման, տվյալ անալիզատորներում ընթացող ներվային պրոցեսների տարածման և կենտրոնացման (իռադիացիա և կոնցենտրացիա) ժամանակը կրճատվում է:

Դրդման պրոցեսը, իր առաջացումից անմիջապես հետո, բացարձակ

արագությամբ կենտրոնանում է կինէստեզիկ անալիզատորում, տեսողական անալիզատորն ազատվում է կինէստեզիկ անալիզատորի կողմից եղած բացասական ինդուկցիայի ազդեցությունից, որով ևս պայմանավորվում է տեսողական չետքային ռեֆլեքսի ամրացումը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Белиц М. Ф. О следовых условных рефлексах. Дисс., Петроград., 1917.
2. Быков К. М. Взаимоотношение процессов возбуждения и торможения в коре головного мозга. Сборник работ физиологической лаборатории Ленгосуниверситета, посвящен. 25-летию научной деятельности А. А. Ухтомского, М.—Л., 1930.
3. Вальков А. В. Дальнейшая судьба процесса внутреннего торможения при дифференцировке. Русский физиологический журнал. Том VI, в. I, II и III, 1923.
4. Вацуро Э. Г. Исследование высшей нервной деятельности антропода (шимпанзе). Изд. АМН СССР, М., 1948.
5. Вацуро Э. Г. Исследование методом отсроченных реакций способности низших обезьян к ретенции следов визуальных раздражений. Труды физиологических лабораторий имени И. П. Павлова, т. XIV, 1948.
6. Войтонис Н. Предистория интеллекта. Изд. АН СССР, М.—Л., 1949.
7. Грофсман Ф. С. Материалы к физиологии следовых условных слюнных рефлексов. Дисс., 1909.
8. Добровольский В. М. О пищевых следовых рефлексах. Дисс., 1911.
9. Емченко А. И. О факторах пространства и времени в условнорефлекторной деятельности животных. Сессия, посвященная 100-летию со дня рождения И. П. Павлова (тезисы докладов), Киев, 1949.
10. Крепс Е. М. Явления индукции и иррадиации внутреннего торможения в коре больших полушарий у собаки. Русский физиологический журнал т. VI, вып. 1—2—3, 1923.
11. Крепс Е. М. Положительная индукция и иррадиация торможения в коре больших полушарий. Сборник, посвященный 75-летию со дня рождения академика И. П. Павлова, 1924.
12. Орбели Л. А. О механизме возникновения спинномозговых координаций. Известия Научного института им. П. Ф. Лесгафта, т. VI, Петроград, 1923.
13. Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных, 1938.
14. Павлова В. И. О следовых условных рефлексах. Доклад в обществе русских врачей, 7 февраля 1913 г. Труды общества русских врачей, январь 1914.
15. Пименов П. П. Особая группа условных рефлексов. Дисс., 1907.
16. Фролов Ю. П. Опыт дифференцирования следовых условных раздражителей и следовых условных тормозов. АБН, т. XIV, вып. 1—3, М., 1924.
17. Фурсиков Д. С. Явление взаимной индукции в коре головного мозга. АБН, т. XXIII, вып. 1—3, М.—Л., 1923.
18. Шустин Н. А. Условные рефлексы у собак на отношения раздражителей, различающихся по весу. Труды физиологических лабораторий им. И. П. Павлова, т. XVI, Изд. АН СССР, 1949.
19. Carr H. A. The alternation problem. Jour. Anim. Behav., VII, 1917.
20. Honzik C. H. Delayed reaction in rats. Univ. Californ. Publ. Psych. 4, 1931.
21. Hunter W. S. The delayed reaction in animals and children Behav. Monogr. 2, 1, 1913.
22. Hunter W. S. The delayed reaction in a child. Psychol. Rev., 1917.

Г. Г. ДЕМИРЧОГЛЯН

РАЗВИТИЕ ФИЗИОЛОГИИ ОРГАНОВ ЧУВСТВ В ТРУДАХ акад. Л. А. ОРБЕЛИ И ЕГО ШКОЛЫ

Исключительно разносторонняя деятельность Л. А. Орбели в области физиологической науки. По широте охвата и глубине проникновения в отдельные ее разделы и смежные науки Л. А. Орбели, пожалуй, не знает себе равных. Осветить все труды Л. А. Орбели и его школы в одной статье, конечно, невозможно. Мы останавливаемся здесь только на работах Л. А. Орбели и его сотрудников по физиологии органов чувств. Однако и в этом случае не претендуем на исчерпывающее изложение всех относящихся сюда вопросов, для обобщения которых потребуются специальное исследование.

Уже в первые годы после прихода Л. А. Орбели в лабораторию И. П. Павлова им выполняется диссертационная работа на тему: «Условные рефлексы с глаза у собаки», в которой было установлено, что различение собакой световых раздражителей по цвету оказывается отсутствующим, или же чрезвычайно ограниченным. Это явилось одним из первых исследований по использованию метода условных рефлексов для объективного выявления функциональных способностей анализаторов животных.

Огромное значение для дальнейшего формирования представлений Л. А. Орбели в области физиологии анализаторной деятельности сыграло его пребывание в лабораториях известного немецкого физиолога Эвальда Геринга и видного электрофизиолога Гартена в 1909—10 гг.

В работе Л. А. Орбели и Дитлера, выполненной в лаборатории Геринга, исследовалось действие на глаз человека двух цветовых раздражителей, падающих друг за другом через краткий промежуток времени. Когда после первого нанесенного раздражения у человека возникало следовое изображение, окрашенное в тот же цвет, что и реальное, и на тот же участок сетчатки подавалось второе световое раздражение, но другого цвета, которое, смешиваясь со следовым, создавало некоторое третье, чисто следовое изображение. Это последнее, чисто следовое ощущение, всегда оказывалось идентичным по цвету второму раздражителю, действовавшему на глаз. Данное правило оказалось верным для следующих пар цветов: красный и синий, желтый и зеленый, красный и зеленый, синий и желтый. Для дополнительных же цветов (зеленый и красный, желтый и синий), хотя результирующее ощущение при их смещении было бесцветным, однако следовавшее за ним цветное ощущение было ярко-красным.

Результаты этих опытов не соответствовали известной теории цветного зрения Геринга, ибо при полной компенсации процессов ассимиляции и диссимилиации (в случае дополнительных цветов) цветного ощущение

ния не должно было возникнуть ни в результирующем изображении, ни в следовом. В связи с этим Л. А. Орбели развивает новую точку зрения на механизм цветного зрения человека: «Два различных качественно и сосуществующих одновременно возбуждения взаимно друг друга подавляют, не допускают к дальнейшему проявлению, но основные процессы являются самостоятельно протекающими и когда одно из взаимодействующих устраняется, другое остается в полной силе и находит себе внешнее проявление... Для четырех основных цветовых ощущений мы должны допустить четыре самостоятельных рецепторные системы, которые находятся в определенном реципрокном соотношении между собой попарно». (Л. А. Орбели, Вопросы высшей нервной деятельности, 1949, стр. 45—46).

По возвращении из-за границы, в 1913 г. И. П. Павлов поручает Л. А. Орбели чтение курса по нервно-мышечной физиологии и органов чувств в Военно-Медицинской академии. Вместе с тем, начинается период интенсивной экспериментальной и теоретической работы в создаваемых им новых физиологических лабораториях. И где бы ни работал Леон Абгарович, каким бы коллективом научных сотрудников он не руководил, всегда вопросы физиологии органов чувств занимают видное место. Под руководством Л. А. Орбели создается ряд центров по изучению органов чувств, растут кадры квалифицированных специалистов.

Будучи председателем комиссий по физиологической оптике и физиологической акустике при Академии наук СССР, Леон Абгарович особенно большое внимание уделял развитию этих дисциплин. Он часто посещает заседания этих комиссий, обобщает результаты, полученные научными сотрудниками, работающими в различных городах Советского Союза. Конференции по физиологической оптике и акустике проходят при неизменном участии Леона Абгаровича, что вызывает у их участников какой-то особенный «подъем». Можно без преувеличения сказать, что благодаря трудам и усилиям Л. А. Орбели в нашей стране развернуто широкое разностороннее экспериментальное изучение анализаторов.

Для работ Л. А. Орбели ярким отличительным признаком является эволюционный подход к физиологическим явлениям, стремление в каждой конкретной функции видеть результат длительного эволюционного процесса. Леон Абгарович считает, что такой исторический взгляд и эволюционная трактовка деятельности нервной системы помимо методологической правильности, весьма выгодна и для правильной оценки фактов. Это его основное положение находит свое отражение и при рассмотрении любых вопросов, связанных с физиологией органов чувств. Вот один из примеров этого. Рассматривая общую проблему о влиянии центральных нервных приборов на деятельность периферических образований, крайне важную для физиологии рецепции, Леон Абгарович указывает на становление таких влияний в эволюционном аспекте: «Процесс подчинения периферии центральному влиянием протекает через ряд определенных этапов. Сначала мы имеем непосредственную реакцию органов на раздражение, падающее из внешней среды; затем мы имеем дифференцирование функций восприятия раздражителей и осуществления реакций. Затем мы име-

ем влияние специальных нервных приборов, выражающееся созданием определенной установки, определенной настройки, подготовки состояния функциональной готовности к ответу на местное раздражение; наконец, переходим к высшей форме нервного управления — устранению роли непосредственных раздражителей к исключительному подчинению центральным нервным влиянием (Л. А. Орбели «Лекции по физиологии нервной системы», 1934, стр. 19).

Эволюционный принцип нашел свое особенно яркое выражение в учении Л. А. Орбели о взаимоотношении афферентных систем, которое является обобщающим результатом многочисленных физиологических исследований. Наиболее ясно этот принцип излагает сам Леон Абгарович: «Ни одно раздражение, падающее на тот или другой рецептор, никогда не может пройти бесследно для эффектов любого другого раздражения: ответная реакция организма всегда будет обусловлена не только тем, что данный раздражитель в данный момент с данной интенсивностью воздействовал на данный рецептор, а будет определяться всей той картиной, которая создана в центральной нервной системе в результате ряда предшествовавших и ряда одновременно действующих раздражений». (Л. А. Орбели «Вопросы высшей нервной деятельности» 1949, стр. 404).

При обосновании учения о взаимоотношении афферентных систем Л. А. Орбели исходил из известных опытов английского невропатолога Хэда по расстройству и постепенному восстановлению кожной чувствительности в результате перерезки и сшивания одной из веточек чувствительного нерва. Хэд высказал интересное предположение о существовании в кожном анализаторе двух самостоятельных афферентных систем. Одна из них — эволюционно древняя — очень грубая, обеспечивающая восприятие сильных механических и тепловых раздражителей, сопровождаемая обобщенной двигательной реакцией, была обозначена им как «протопатическая» чувствительность. Другая афферентная система — эволюционно наиболее молодая — обеспечивает восприятие более слабых, умеренных раздражителей с точной их локализацией и без обобщенных двигательных реакций, была названа «эпикритической» чувствительностью». Опыты Хэда, а также более ранние сходные наблюдения русского ученого А. Я. Даниловского (1865 г.) над «тактильным» и «страстным» рефлексам у лягушек, свидетельствующие о взаимодействии различных афферентных систем, и легли в основу теоретических представлений Л. А. Орбели по взаимоотношению афферентных систем организма. В связи с этим Л. А. Орбели поставил задачу детально проанализировать различные формы взаимоотношения афферентных систем и установить возможные их механизмы.

Отметим наиболее важные из опытов, проведенных в этом плане. Совместно с М. А. Панкратовым, Леон Абгарович ставит эксперименты на кошках с перерезкой задних столбов спинного мозга. Обнаружилось, что в результате выпадения тактильной и проприоцептивной чувствительности, болевая чувствительность стала нелокализованной, сопровождаемой очень резкой и бурной защитной реакцией. Тем самым выявилось

реципрокное взаимоотношение афферентных систем в области кожного анализатора кошки.

Сотрудники Л. А. Орбели — Л. Т. Загорулько, А. В. Лебединский и Я. П. Турцаев установили, что болевое раздражение оказывает существенное влияние на деятельность зрительного анализатора, резко меняя ход темновой адаптации. В другой работе С. М. Дионесов, А. В. Лебединский и Я. П. Турцаев обнаружили изменение хода адаптационной кривой под влиянием температурных раздражений.

В 1934 г. в лаборатории Л. А. Орбели было сделано важное открытие взаимоотношения двух афферентных систем зрительного анализатора. С. М. Дионесов, Л. Т. Загорулько и А. В. Лебединский показали, что адаптационный процесс, характеризующий состояние палочкового аппарата, зависит от состояния колбочкового прибора. Предварительное возбуждение колбочек ведет к торможению процесса адаптации и извращению ее хода. Тем самым выявилось сложное взаимоотношение между хромотическим (колбочки) и ахроматическим зрением (палочки).

Учение о взаимоотношении афферентных систем получило в нашей стране широкое развитие. С. В. Кравков и сотрудники подвергли тщательному анализу изменения свойств зрительного аппарата человека (в частности, цветного зрения) при наличии самых разнообразных посторонних раздражителей и получили богатый материал. Ценные факты по проблеме взаимодействия анализаторов были получены также в лабораториях К. Х. Кечеева, П. О. Макарова и ряде других. Что же касается механизмов, обеспечивающих взаимодействие органов чувств, то Л. А. Орбели считает возможным участие как внутрицентральных процессов, так и вегетативной нервной системы. При очень сильных раздражениях, по-видимому, присоединяются еще и эндокринные механизмы (выделение адреналина, питуитрина и т. д.).

Другой крупной проблемой, развитой в трудах Л. А. Орбели и его учеников, является участие симпатической нервной системы в деятельности анализаторов. Она вытекает из хорошо известной теории Орбели об универсальной, адаптационно-трофической функции симпатической нервной системы в организме, получившей мировое признание.

Уже давно гистологическими данными было установлено, что все рецепторные аппараты обладают двойной иннервацией центrostреми-тельной и центробежной (акцессорной). Орбели выдвигает предположение, что центробежная иннервация рецепторов имеет симпатическое происхождение и играет адаптационно-трофическую роль в отношении рецепторов. С целью его проверки Л. А. Орбели, совместно с гистологами В. Ф. Мартыновым и Е. Г. Юрьевой, выполняет специальное исследование, в котором у одной группы животных удаляется верхний шейный симпатический узел, у другой — перерезается чувствительный нерв языка. Результаты этой работы оказались весьма интересными: на той стороне, где был удален шейный симпатический узел в рецепторах языка сохранились лишь чувствительные волокна, акцессорные все полностью исчезли; там же, где был перерезан чувствительный нерв, обнаружилась обратная кар-

тина: сохранились только акцессорные волокна. Тем самым был доказан симпатический характер эфферентной иннервации рецепторов языка и подтверждено исходное предположение Орбели.

Позже были развернуты экспериментальные физиологические исследования по изучению влияния симпатического нерва на деятельность рецепторов. Так, опыты Л. А. Орбели и А. В. Тонких на спинальных лягушках показали, что в результате одностороннего нарушения симпатической иннервации кожи, наступает асимметрия в скорости рефлекторной реакции выдергивания лапок лягушки при погружении ее в кислоту. Эта асимметрия с течением времени сглаживалась, однако вновь проявлялась при раздражении симпатического нерва.

Необходимо также отметить работу А. А. Волохова (выполненную по заданию и под руководством Орбели) по изучению хода функциональной реституции эфферентных нервов у собаки, при наличии и с отсутствием симпатической иннервации. В этих опытах обнаружилось чрезвычайно интересное явление, которое заключалось в том, что в первом периоде восстановления наблюдалось «мигание» рецепторов, т. е. чередование периодов их возбудимости и невозбудимости. Симпатэктомизованная же сторона всегда отставала в сроках восстановления чувствительности по сравнению с контрольной стороной.

Эти весьма ценные наблюдения легли в основу целого цикла последующих исследований по изучению функциональной мобильности рецепторов, проведенных для разных анализаторов П. Г. Снякиным и др. исследователями.

Обобщая эти и целый ряд других работ аналогичного порядка Л. А. Орбели приходит к заключению, что: «Всякая рецепторная система (как рецепторный периферический прибор, так и центральный воспринимающий аппарат) оказывается под влиянием вегетативной нервной системы (Л. А. Орбели, Вопросы высшей нервной деятельности, 1949, стр. 50).

В 1949—51 гг. в лаборатории биофизики физиологического института им. И. П. Павлова под руководством Л. А. Орбели и Г. М. Франка работала группа сотрудников, разрабатывавших вопросы физиологической оптики и физиологической акустики. Среди выполненных работ следует отметить важные исследования по изучению роли симпатического нерва в деятельности ретины. Особо следует при этом выделить работу Л. И. Мкртычевой, впервые установившей влияние симпатикуса на синтез родопсина в сетчатке глаза. В работе Г. Г. Демирчогляна и С. М. Свердлова было показано влияние того же нерва на биоэлектрические явления в сетчатке глаза лягушки. Исходя из теории Орбели было высказано предположение о влиянии симпатической нервной системы и на фотохимический распад пигментов сетчатки с целью нервной регуляции наиболее первичных звеньев зрительного процесса (Г. Г. Демирчоглян). Все эти работы, в совокупности с ранее выполненными исследованиями, показавшими влияние симпатикуса на ретиномоторные явления сетчатки, полностью подтверждают учение Орбели о регуляторных функциях симпатической нервной системы.

Уделяя огромное внимание проблемам физиологии органов чувств Орбели неоднократно ставит вопрос о соотношении субъективного с объективным. Он обогащает эту философскую проблему новыми физиологическими данными и оригинальной трактовкой, исходящей из философии диалектического материализма.

Л. А. Орбели постоянно указывает, что было бы грубой методологической ошибкой отрицать субъективный мир, где-либо кроме самого себя, а также по отношению других представителей животного мира. Субъективный мир, как проявление деятельности высшего органа центральной нервной системы человека, непременно должен использоваться для изучения высшей нервной деятельности и органов чувств: «я должен пойти дальше и сказать,— пишет Орбели,— что эта возможность субъективно наблюдать за собственным своим миром, дает нам богатейший материал для расширения наших знаний о функциях мозга». И далее: «Вы путем наблюдения над тем, каким объективным изменениям в окружающем мире соответствуют те или иные изменения в субъективном восприятии, приходите в конце концов к очень точному и правильному пониманию деятельности наших органов чувств». (Л. А. Орбели. Лекции по физиологии нервной системы, 1934 г., стр. 143—144).

Разбирая этот сложный вопрос Л. А. Орбели одновременно указывает, что многие при изучении органов чувств ошибочно учитывают только два рода явлений — физический мир, существующий вне нашего организма и субъективный мир человека. Однако, помимо этого, необходимо иметь в виду также протекающие в организме определенные физиологические функции, процессы, проявлением которых являются субъективные ощущения. Человек, правильно наблюдавший ряд субъективных явлений, никогда не разойдется с человеком, правильно наблюдавшим ряд явлений объективно.

Характеризуя значение субъективного метода Л. А. Орбели подчеркивает: «Одно дело наблюдать объективные явления у собаки, а затем их субъективно истолковывать, перенося свой субъективный мир, пытаться строить какое-то знание субъективного мира собаки, который совершенно не доступен нашему наблюдению, и другое дело взять свой, заведомо существующий и заведомо наблюдаемый субъективный мир, его наблюдать и на основании этих показаний строить знание об объективных явлениях, которые лежат в основе его». (Л. А. Орбели. Лекции по физиологии высшей нервной деятельности, стр. 145). Однако, как указывает Орбели, использование субъективного метода возможно лишь при условии, что самонаблюдение проводится в очень точном опыте, при правильной постановке экспериментов.

Нам кажется, что такая постановка вопроса о роли субъективного метода в изучении анализаторной деятельности организма отличается предельной четкостью, полностью соответствует философским положениям классиков марксизма-ленинизма и правильно ориентирует исследователей в этом сложнейшем вопросе.

Возглавляя ряд крупных, физиологических лабораторий нашей стра-

ны, Л. А. Орбели организует широкое изучение анализаторов с применением различных методов исследований (работы Г. В. Гершуни, А. В. Лебединского, А. И. Бронштейна, А. М. Алексаняна, Л. Т. Загорулько, В. Г. Самсоновой, Л. И. Мкртычевой, Е. Б. Шейвехмана, часть из которых упоминалась выше).

В физиологическом институте им. И. П. Павлова проводились важные исследования по физиологии слухового анализатора Г. В. Гершуни и его сотрудниками. Они заслуживают особого внимания, т. к. относятся к совершенно новой отрасли физиологии анализаторов — субсензорным ощущениям. Наиболее важным результатом этих исследований является то, что многие раздражители, чрезвычайно слабые по интенсивности и лежащие ниже порога ощущения, тем не менее могут вступать в условные связи, вызывать кожногальванические реакции и изменять биотоки мозга. Этим самым была создана научная основа изучения субсензорной области ощущения, ранее выпадавшей из поля зрения исследователей.

Отметим также значительные исследования другого ученика Орбели А. И. Бронштейна, обнаружившего и подробно изучившего явление сенсibilизации (резкое повышение чувствительности) в анализаторных системах. Сенсibilизация, обнаруженная для светового, звукового, кожного, вкусового и обонятельного анализаторов, позволяет создать локализованные, точно ограниченные сенсibilизированные поля внутри центральной нервной системы.

* * *

Из изложенного видно, как велики заслуги Л. А. Орбели в области физиологии органов чувств. Благодаря его фундаментальным трудам, которые являются достойным продолжением работ И. М. Сеченова и И. П. Павлова и стоят в одном ряду с ними, эта важнейшая область физиологии и психологии получила в нашей стране значительное развитие. Как уже было сказано, наиболее важное научное значение имеют следующие три крупные проблемы физиологии органов чувств, развитые в трудах Орбели: I. Учение о взаимоотношении афферентных систем организма. II. Теория о симпатической иннервации органов чувств и ее функциональном значении. III. Теоретическое обоснование значения субъективных методов изучения органов чувств для понимания высшей нервной деятельности человека. Помимо этого, Л. А. Орбели и его учениками получены и другие многочисленные ценные научные результаты, только часть из которых была рассмотрена в этой статье.

В настоящее время в лабораториях, возглавляемых академиком Л. А. Орбели, вопросы физиологии органов чувств попрежнему занимают одно из центральных мест и можно не сомневаться, что, обладая неутомимой энергией, а также неповторимым умением заражать окружающих научным энтузиазмом, Леон Абгарович внесет еще очень много нового в эту важнейшую область знания, принадлежащую к числу тех, из которых складывается теория познания в диалектике (В. И. Ленин).

Поступило 6 VI 1957

Հ. Գ. ԴԵՄԻՐՉՈՂԼՅԱՆ

ԶԳԱՅԱՐԱՆՆԵՐԻ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱՅԻ ԶԱՐԳԱՑՈՒՄԸ ԱԿԱԴ. Լ. Ա. ՕՐԲԵԼՈՒ
ԵՎ ՆՐԱ ԴՊՐՈՑԻ ԱՇԽԱՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Մեծ են տկադ. Լ. Ա. Օրբելու ծառայությունները զգալարանների ֆիզիոլոգիայի բնագավառում: Նրա հիմնական աշխատությունների շնորհիվ, որոնք Ի. Մ. Սեչենովի և Ի. Պ. Պավլովի աշխատությունների արժանավոր շարունակությունն են, ֆիզիոլոգիայի և հոգեբանության այս կարևոր բնագավառը մեր երկրում նշանակալի զարգացում տալիս: Այս բնագավառում պատրաստվեցին մասնագետների բարձրորակ կադրեր: Առավել կարևոր գիտական նշանակություն ունեն Օրբելու աշխատություններում զարգացված՝ զգալարանների ֆիզիոլոգիայի երեք կարևոր պրոբլեմները. 1. Օրգանիզմի աֆերենտ սխեմեմների փոխհարաբերության ուսմունքը. 2. Զգալարանների սխեմատիկ ներկայություն և վերջինիս ֆունկցիոնալ նշանակության թեորիան. 3. Մարդու բարձր ներկային գործունեությունը հասկանալու համար զգալարանների ուսումնասիրման ուղղակիորեն մեթոդի նշանակության թեորիական հիմնավորումը:

Բացի վերոհիշյալներից, ինչպես նշվել է վերևում, Օրբելու և նրա աշակերտների կողմից ստացվել են բազմաթիվ այլ կարևոր գիտական ավյալներ, որոնց միայն մի մասն է հոգևածում նշված:

Ներկայումս տկադ. Օրբելու գլխավորած լաբորատորիաներում զգալարանների ֆիզիոլոգիան ըստ առաջնայն դրավում է գլխավոր տեղերից մեկը և կարելի է չտարակուսել, որ անխոնջ էներգիայի և շրջապատողներին գիտական էնտուզիազմով փարակելու տնկրկնելի տնակության տեր Լևոն Արզա-րիչը դեռ շատ նորություններ կտա գիտության այդ կարևոր բնագավառին, որը, ինչպես նշել է Վ. Ի. Լենինը, ընկած է ճանաչողության թեորիայի և գիտակեցության հիմքում:

О. Г. БАКЛАВАДЖЯН

К ВОПРОСУ ОБ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОМ ПЕРЕКЛЮЧЕНИИ

В физиологии нервной системы под термином «переключения» понимается явление, при котором в зависимости от функционального состояния, от «фона», один и тот же раздражитель может явиться возбудителем различных реакций.

Явление переключения в физиологии низших отделов центральной нервной системы было впервые описано И. М. Сеченовым [1]. Он показал, что ответная реакция обезглавленной лягушки на щипок зависит от исходного положения конечности.

Установленные И. М. Сеченовым факты нашли дальнейшее подтверждение и развитие в работах Магнуса (Magnus, [13]) и др., которые изучали эти явления также в низших разделах нервной системы.

С принципом «переключения» мы встречаемся и при изучении высшей нервной деятельности человека и животных (Э. А. Асратян, [2]).

В лабораториях И. П. Павлова было установлено, что в условнорефлекторной деятельности животных важную роль играет функциональное состояние центральной нервной системы (опыты М. Н. Ерофеевой и С. С. Фридемана).

В опытах М. Н. Ерофеевой [3], которой удалось превратить раздражение кожи сильным фарадическим током в условный пищевой сигнал, и в опытах С. С. Фридемана [4], выработавшего у собаки пищевые и оборонительные кислотные рефлексy на одни и те же раздражители, были получены данные, указывающие на то, что явление «переключения» имеет место и в деятельности коры больших полушарий головного мозга.

Однако лишь с 1936 г. впервые Э. А. Асратян вместе со своими сотрудниками (Ф. М. Шитов, В. В. Яковлева, В. Н. Замятина, М. М. Стручков, Г. М. Ширков, Я. М. Прессман и др.) приступил к систематической разработке проблемы переключения в работе головного мозга. При этом вопрос был изучен в эволюционном, сравнительно-физиологическом аспекте. В опытах, проведенных в лаборатории Э. А. Асратяна, фактором «переключения» служила обстановка камеры, время, экспериментатор и др. Более подробно мы остановимся на опытах Я. М. Прессмана, так как они имеют прямое отношение к данной работе. Закономерности условнорефлекторного переключения Я. М. Прессман изучал в системе электрооборонительных условных рефлексy. Автор вырабатывал у собак электрооборонительные условные рефлексy на одной лапе и после выработки прочного рефлексy переносил манжетку электрода и регистрирующего прибора на другую лапу, на которой до этого условный рефлекс не вырабатывался. Собака с места дала переключение, т. е. отдернула ту ко-

нечность, на которой находились электроды. Был сделан вывод, что раздражения, идущие от манжеток, обусловили «переключение» путей в условнорефлекторной деятельности.

Оригинальные и интересные серии опытов с корковым переключением проводили Ю. Конорский и С. Миллер [5], которые установили возможность переключения между двигательными условными рефлексам, основанными на разных подкреплениях (пищевых и оборонительных).

Проблеме «переключения» были посвящены также работы ряда других физиологов Э. Г. Вацура [6]), М. С. Алексеева [7], И. И. Лаптев [8]; Л. С. Гамбарян [9]; Л. А. Матинян [10], Т. Г. Урганджян [12] и др.

В наших исследованиях мы изучали некоторые вопросы условнорефлекторного «переключения» в норме и после разрушения области внутренней капсулы. Опыты были поставлены на пяти собаках, у которых в течение года был выработан на правой задней конечности прочный и задоленный стереотип, состоящий из следующих раздражителей: звонок +, свет +, касалка + и касалка —.

Дифференцировка вырабатывалась по месту прикрепления касалок.

Опыты по «переключению» проводились путем перемещения манжеток электрода и регистрирующего прибора с правой лапы на левую, способ, который применялся уже Я. М. Прессманом и Л. С. Гамбаряном.

Результаты опытов показали, что при перемещении манжеток с одной конечности на другую «переключение» условной реакции с места не получается. Наши данные не совпадают с данными Я. М. Прессмана и Л. С. Гамбаряна, которые получили переключение при первом же перемещении манжеток.

Следует, однако, указать, что у одной собаки (Рекс) при первом же перемещении манжеток все же удалось наблюдать «переключение», но в нечеткой форме и не на все условные раздражители (рис. 1).

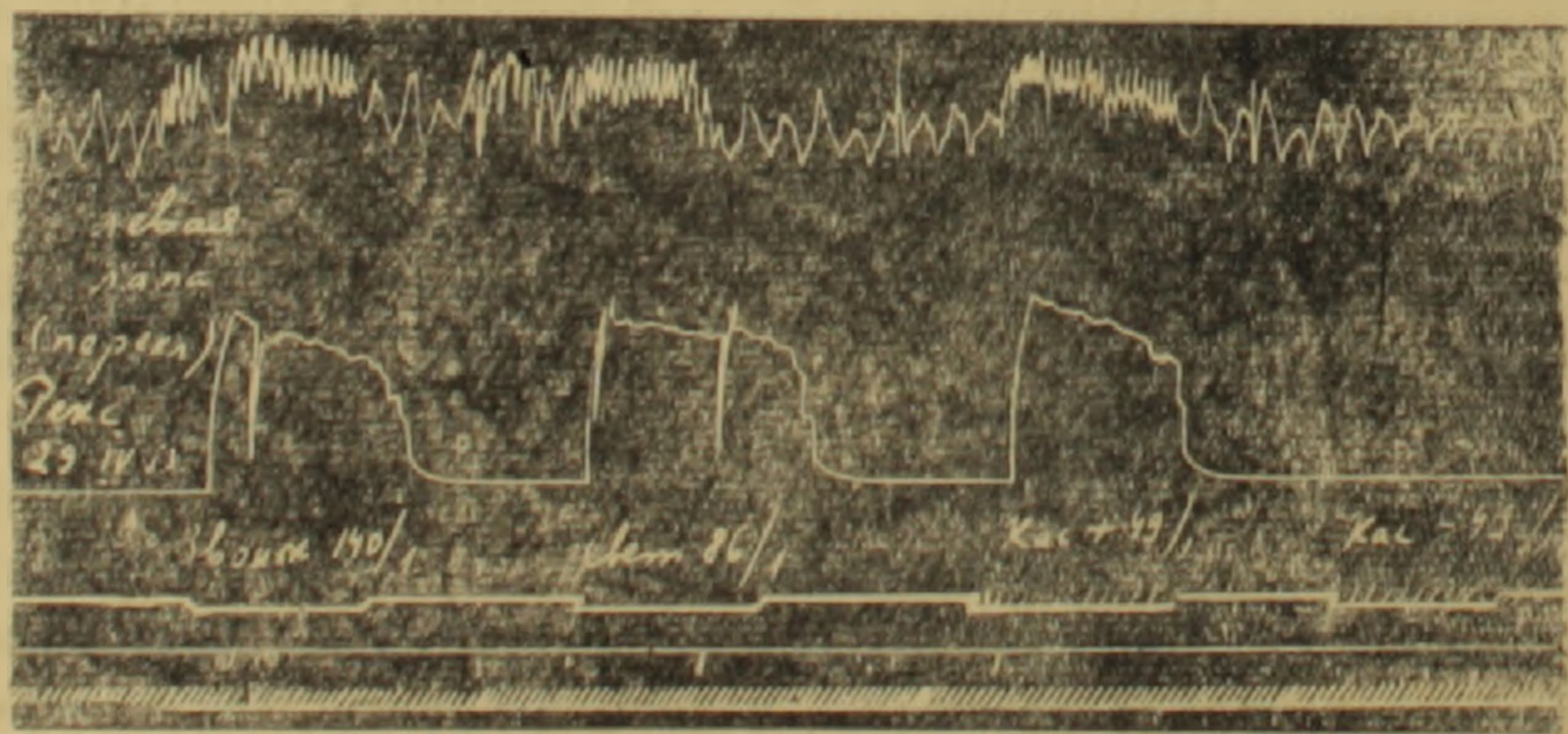


Рис. 1. Опыт от 29 IV 1953 г. Манжетки от электродов и прибора для регистрации движения лапы прикреплены к левой задней лапе вместо обычной правой.

Следует отметить, что у Рекса во втором опыте с перемещением манжеток, который был поставлен спустя 6 месяцев после первого опыта, кар-

тина была совершенно иная. На первый сильный раздражитель (звонок) имело место биэффекторная реакция — собака подняла и опустила попеременно правую и левую лапу и при даче тока подняла обе лапы и повисла на лямках. При повторном раздражении током она опустила правую лапу и согнула левую. На «свет»+ и на «касалку»+ собака подняла не ту лапу, на которой находились электроды, а лапу, на которой был выработан электрооборонительный рефлекс (рис. 2а).

Биэффекторные, а также и неадекватные реакции подъема правой лапы при нахождении электродов на левой наблюдались и в последующих опытах. Так, в опыте от 3 XI 1953 г. на свет 188/22 собака не подняла левую лапу с электродами, а ответила правой лапой, которую удержала в согнутом состоянии до конца действия условного раздражителя, так как мы умышленно не подкрепили условный раздражитель (рис. 2б).

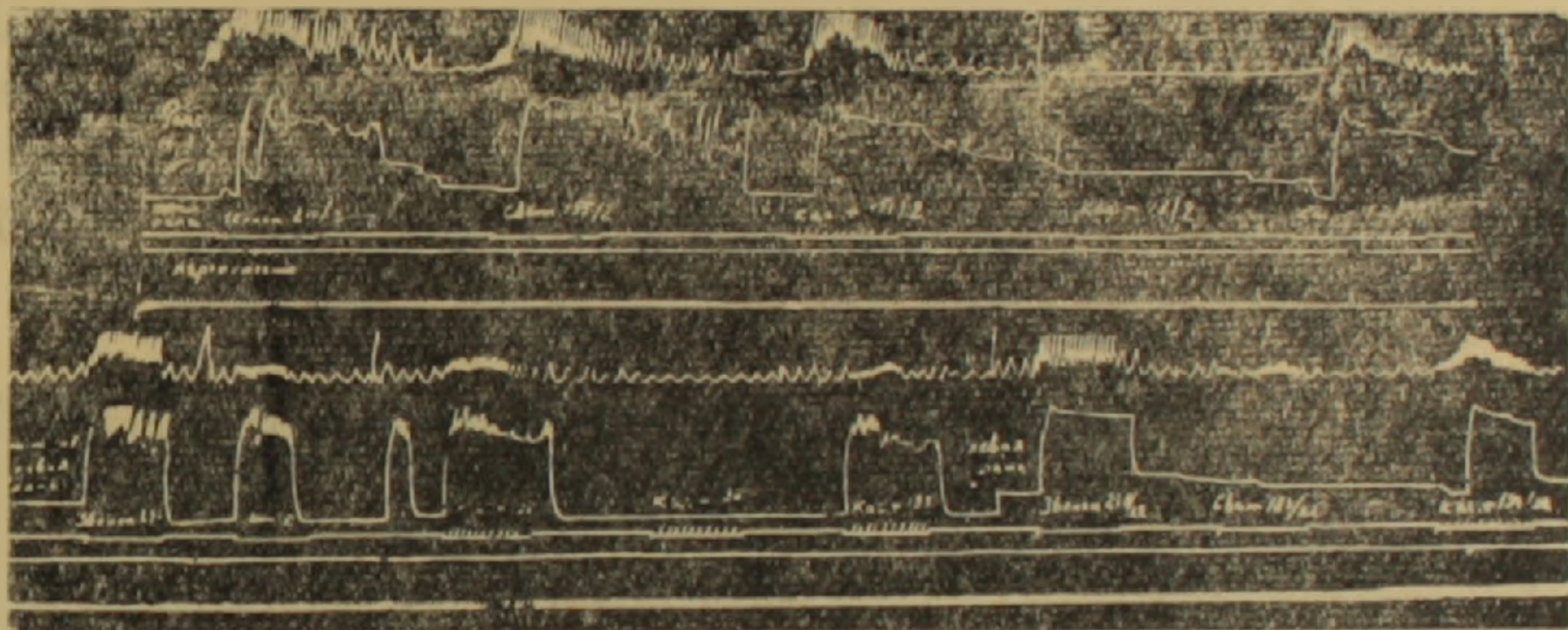


Рис. 2. (а). Опыт от 14 X 1953. (б). Опыт от 3 XI 1953. При нахождении манжеток на левой лапе условные рефлексы с этой конечности отсутствуют (за исключением реакции на звонок). Эту конечность собака поднимает только при раздражении электрическим током.

На основании этих данных мы пришли к выводу, что вначале, когда рефлексы были еще молодые, получилось неполное «переключение», а спустя несколько месяцев после упрочения стереотипа «переключение» с места получить нам не удалось.

Для выработки полного и постоянного «переключения» нами был использован следующий прием. В течение 18 дней, с 9 по 26 XI 1953 г., манжетки прикреплялись только к левой конечности и лишь после того, как был выработан условный рефлекс на все раздражители стереотипа, в последующем, в один и тот же опытный день, манжетку прикрепляли сначала на левой лапе, а затем переводили на правую, соблюдая всегда эту последовательность. В результате такого приема специальной выработки, нам удалось получить ясное «переключение» на перемещение манжеток.

У остальных собак (Бисо, Чалик и Белка) нам также не удалось получить «переключение» с места.

Вначале у всех собак наблюдалась неадекватная реакция подъема правой лапы при нахождении манжеток на левой лапе. Пройдя че-

рез эту стадию неадекватной реакции, затем через стадию биэффекторной реакции, когда при действии условного раздражителя собаки поднимали и правую и левую лапу поочередно и через стадию постепенного усиления адекватного реагирования, все собаки в конце концов решили задачу полного «переключения» с предельной четкостью.

Следует отметить, что почти у всех собак в процессе выработки «переключения» появились некоторые невротические симптомы: агрессивность, сильное беспокойство на станке, непрерывное отдергивание лапы с электродом в интервалах, попытки перегрызть провода электродов и резиновой трубки касалки.

Невротическое состояние особенно ясно было выражено у собаки Чалик. Видимо, задача «переключения» оказалась трудной для Чалика и у нее появились изменения в общем поведении и в условнорефлекторной деятельности. Условные рефлексy, прочно выработанные в течение нескольких месяцев на правой задней конечности (рис. 3а), стали непостоянными и часто отсутствовали. Собака в паузах скулила, проявляла двигательное беспокойство, дергала лапу с электродами в интервалах (рис. 3б), поднималась на подставку кормушки и скребла лапой по кормушке, сопротивлялась при введении в камеру. Для иллюстрации приводим кривые опытов от 12 IX и 13 XI 1953 г. (рис. 3а и б).

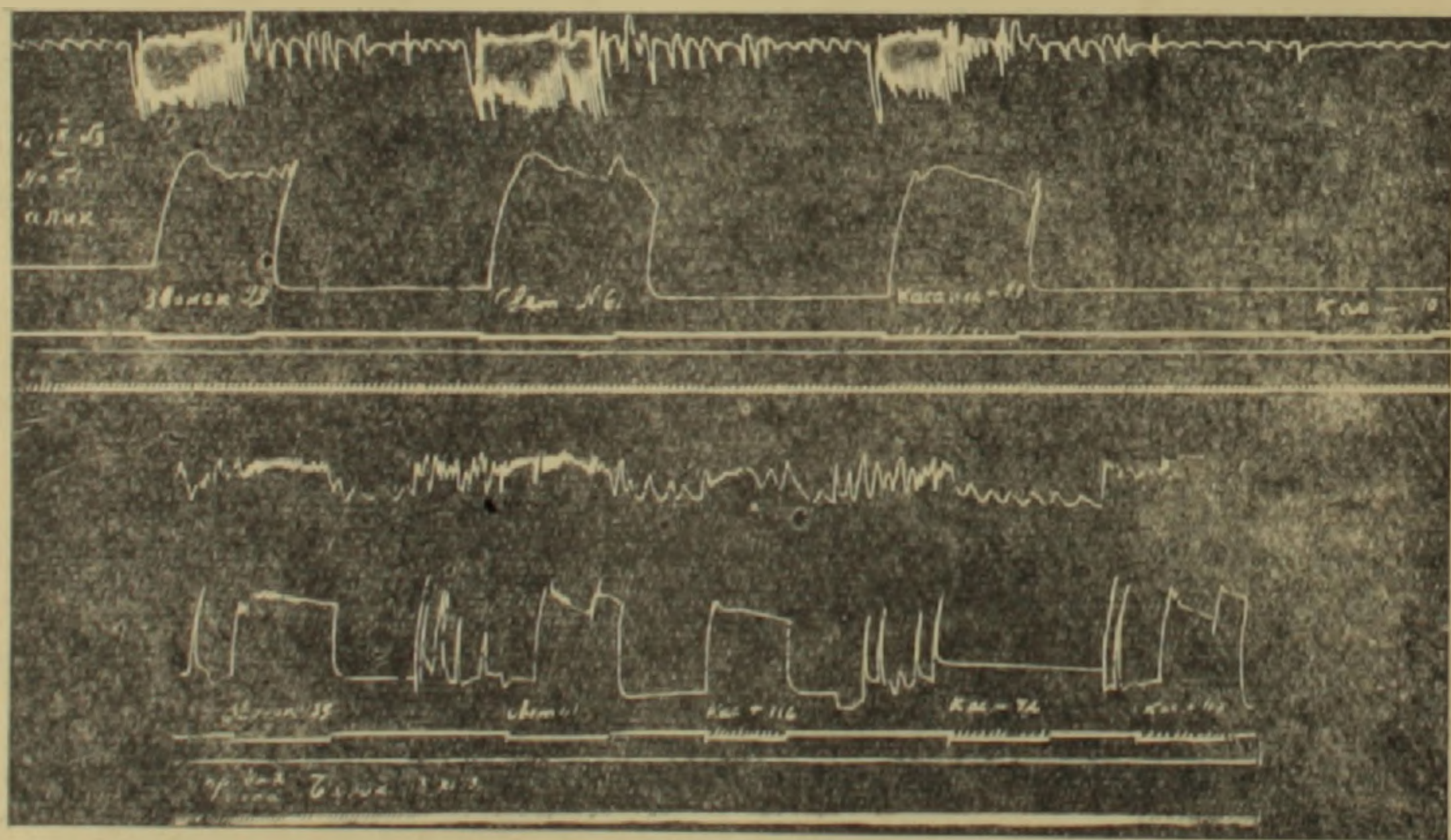


Рис. 3. (а). Опыт от 12 IX 1953 г. Тонические двигательные условные рефлексy, выработанные на правой лапе, до опытов с переключением. (б). Опыт от 13 XI 1953 г. Условные рефлексy на свет и на положительную касалку, примененную после дифференцировки, отсутствуют.

Кимограмма опыта от 12.IX показывает нормальные условные рефлексy, выработанные на правой лапе. Она приводится для сравнения с кимограммой опыта от 13 XI 1953 г., которая показывает резкие изменения в условнорефлекторной деятельности.

Как видно из этой кимограммы, условные рефлексы на свет и на положительную касалку, примененные после дифференцировки, отсутствуют, в то время как до опытов с перемещением манжеток эти рефлексы были всегда четкие и хорошо выраженные.

Полагая, что эти нарушения являются результатом невроза мы решили в течение 15 дней давать по 0,5 г Na Br, не прерывая опыты с перемещением манжеток. После бромирования условнорефлекторная деятельность улучшилась, рефлексы на правой лапе полностью восстановились, но выработать четкое «переключение» реакции при переносе манжетки с правой на левую лапу долгое время нам не удавалось. Для выработки четких тонических рефлексов на левой лапе необходимо было повысить тонус моторной зоны коры правого полушария. Для этого в начале каждого опыта, после того как манжетки переносились с правой конечности на левую, последняя раздражалась одним или двумя ударами электрического тока. Этим мы повышали возбудимость моторной зоны правого полушария. Как нужно было ожидать, через некоторое время наш методический прием увенчался успехом. Когда удар тока предшествовал условным раздражителям переключение удавалось легко и на все сигналы собака давала адекватную реакцию (рис. 4).

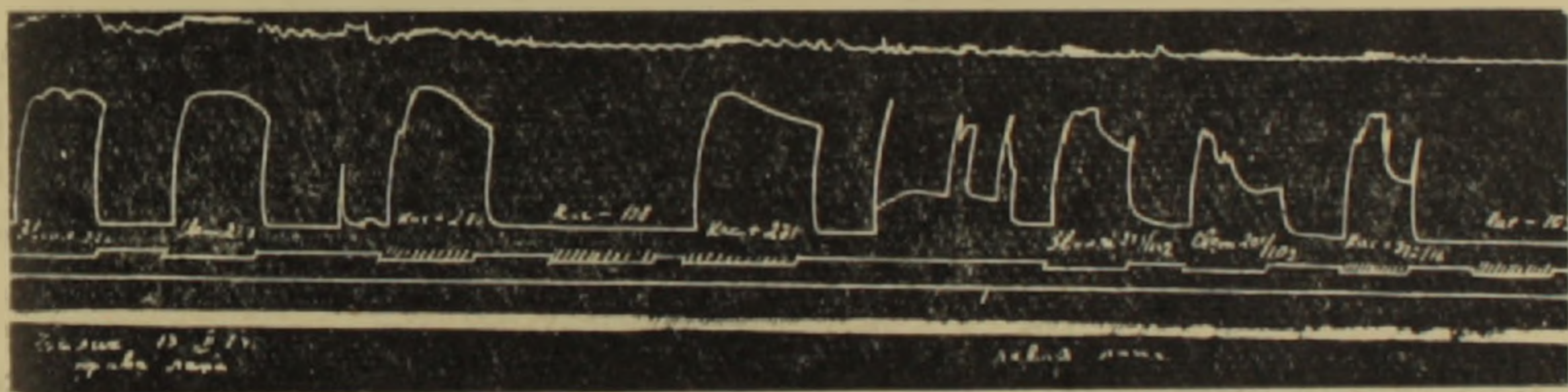


Рис. 4. Опыт от 13 II 1954 г. После перемещения манжеток на левой лапе, в начале опыта лапа раздражается электрическим током.

Для выяснения причины медленной выработки переключения, что противоречит существующим литературным данным по этому вопросу, у одной собаки Джульбарс мы решили выработать рефлексы одновременно на обеих лапах. Для этого сперва вырабатывался рефлекс с правой конечности только на звонок, потом на этот же раздражитель вырабатывался рефлекс с левой конечности.

Затем в систему включался световой сигнал и таким образом вырабатывался рефлекс на свет сперва на правой, а потом и на левой лапе. Когда на обеих лапах были выработаны рефлексы на звонок и на свет в систему была введена касалка. Следовательно, в то время как у предыдущих собак сперва вырабатывался полный стереотип на правой лапе и потом для испытания переключения манжетка переносилась на противоположную левую конечность, здесь с самого начала мы приступили к одновременной выработке одинаковых условных рефлексов и на обеих конечностях. Приведенные кимограммы показывают, что при таком варианте

опытов условные двигательные рефлексы вырабатываются очень быстро — еще в первый опытный день (рис. 5). Этим вариантом мы хотели выяснить роль стерсотипа и его задолбленности в медленной выработке переключения.

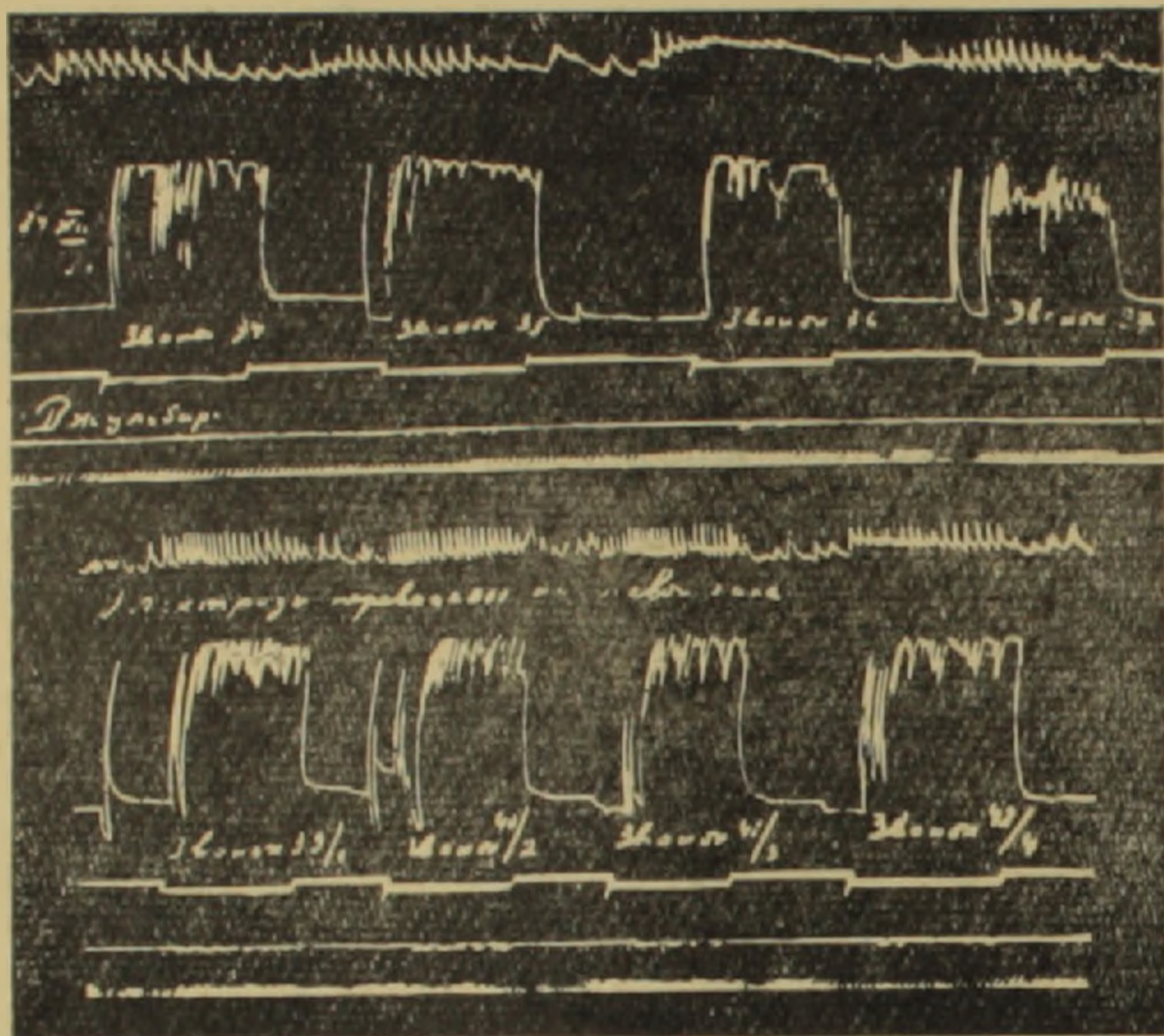


Рис. 5 (а). Опыт от 24 XII 1953 г. Условные двигательные рефлексy на звонок с правой конечности; (б). Опыт от 25 XII 1953 г. Первый опыт с перемещением манжеток на левой конечности. Переключение выработалось очень быстро.

Полученные результаты подтверждают наше предположение. У этой собаки нам удалось выработать переключение гораздо быстрее, чем у всех предыдущих. В то время как у остальных собак переключение вырабатывалось в течение 30—45 опытных дней, у этой собаки после 5—14 опытов, все условные раздражители с перемещением манжеток начали давать адекватную реакцию с той конечности, к которой прикреплялись манжетки.

После того как у всех собак было выработано четкое переключение условной реакции с одной конечности на другую при перемещении манжеток раздражающих электродов, по выработанной нами методике было произведено оперативное разрушение области внутренней капсулы левого полушария.

Так как опыты с перемещением манжеток до операции мы ставили ежедневно, поэтому исследования по корковому переключению мы начали проводить после операции с первого же опыта.

Однако в ближайшем послеоперационном периоде судить о переключающей деятельности коры мы не могли, ввиду отсутствия условных рефлексов на одной из конечностей (пораженной в результате операции разрушения пирамидного тракта в области внутренней капсулы). В даль-

нейшем мы установили, что переключение рефлексов с одной лапы на другую удается получить в той стадии компенсации условнорефлекторной деятельности, когда тонический компонент условных рефлексов еще не восстановлен. Для иллюстрации сказанного приводим кривую одного из опытов с перемещением манжеток, проведенных после операции (рис. 6).

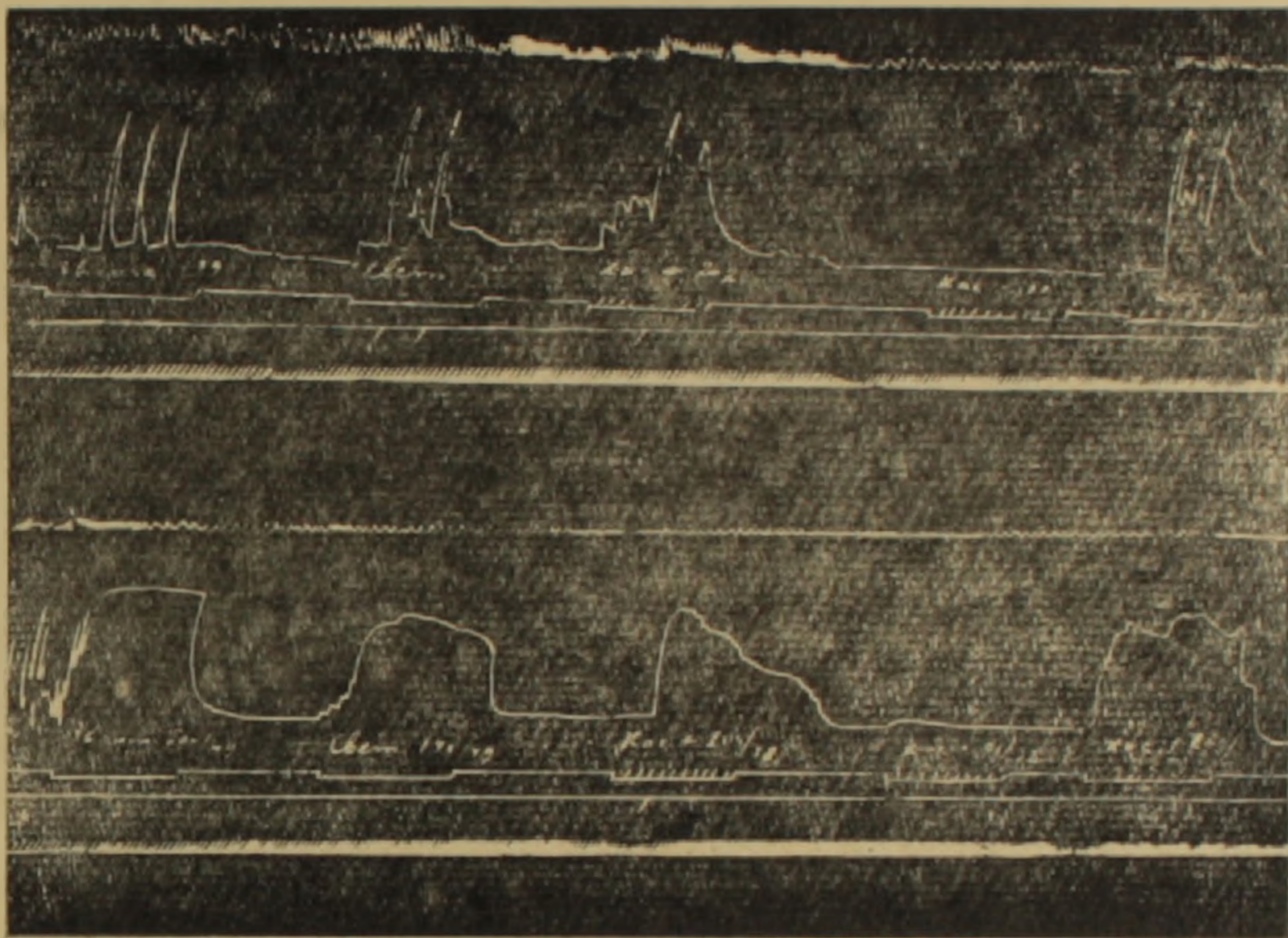


Рис. 6. Опыт с перемещением манжеток. (а). Условные рефлексы с правой („пораженной“) конечности; (б) — условные рефлексы с левой („здоровой“) конечности. В ответ на условные раздражители собака поднимает ту лапу, к которой привязаны манжетки.

Как видно из этой кимограммы, после восстановления условных рефлексов с поражаемой «правой» конечности (операция у всех собак делалась в левом полушарии), переключение реакции с одной лапы на другую получается также четко, как и до операции. Перемещение манжеток с правой на левую лапу приводит к переключению условнорефлекторной реакции, т. е. животное на условные раздражители реагирует левой лапой.

Известно, что выработка переключения прочного и задоленного стереотипа электрооборонительных условных рефлексов проходит через три стадии: 1) стадия автоматизации рефлекса, т. е. неадекватной реакции; 2) стадия двойной условнорефлекторной реакции на каждый раздражитель, т. е. биффекторной реакции, которую можно назвать еще стадией эффекторной генерализации, так как эффект проявляется как с правой, так и с левой лапы и 3) стадия постепенного усиления адекватной реакции. Сходные стадии наблюдались в опытах М. И. Стручкова (Асратян [2]) при выработке двух разнородных условных рефлексов (пищевой и электрооборонительный) с переменным сигнальным значением их раздражителей.

Согласно представлениям Э. А. Асратяна, существуют два вида переключения: врожденное переключение, которое не нуждается в специаль-

ной выработке и представляет «переключение» уже готовых рефлексов под воздействием различных безусловнорефлекторных факторов и, «переключение» условнорефлекторное, которое специально вырабатывается [2].

Судя по результатам наших опытов, переключение, полученное нами, принадлежит ко второму типу переключения, оно является результатом сравнительно долгой выработки.

Однако существует и другой взгляд на явление, описанное нами как корковое переключение. Можно допустить, что в наших опытах мы вырабатывали фактически условные рефлексy не только на специальные раздражители: звонок, свет, касалка, но и на комплексную комбинацию этих раздражителей то с «правой», то и «левой манжеткой». Следовательно, условные рефлексy на правой и на левой лапе были выработаны не на одни и те же раздражители, а на сходные, комплексные раздражители. Поэтому вначале животные не дифференцируют оба комплекса и дают неадекватную реакцию и только по мере тренировки вырабатывается обыкновенная дифференцировка на комплексные раздражители, физиологический механизм которой давно известен. Такой точки зрения придерживается В. К. Федоров [11].

Хотя полученные нами факты медленной выработки переключения, как будто соответствуют больше концепции В. К. Федорова, согласно которой нужно полагать, что описанные нами стадии неадекватной и биэффекторной реакции являются этапами выработки обыкновенной дифференцировки на комплексные раздражители, однако, более глубокий анализ фактов показывает, что такая трактовка вопроса неправильна. Не отрицая того, что в наших опытах мы вырабатывали фактически условные рефлексy не только на звонок, свет и касалку, но и на комплексную комбинацию этих раздражителей то с «правой», то с «левой манжеткой», следует, однако, отметить, что эти комплексы отличаются от обычных комплексных раздражителей. Один из компонентов этих комплексных сигналов («манжетка») отличается по механизму своего действия от компонентов обычных комплексных раздражителей тем, что он не является пусковым, а только фоновым раздражителем, который действует постоянно с самого начала и до конца опыта. Поэтому правомерно выделить его в особую группу и вслед за Э. А. Асратяном сохранить право называть его «переключателем».

По ходу изложения экспериментального материала мы неоднократно подчеркивали, что в своем развитии переключение проходит несколько стадий. Закономерная смена одной стадии другой зависит, по-видимому, от силовых отношений между центрами. Так, например, стадию биэффекторной реакции можно объяснить тем, что между двумя двигательными центрами (правого и левого полушарий) в процессе выработки переключения создается состояние некоторой уравновешенности. Наряду с прочно выработанной доминантой в одном полушарии вырабатывается постепенно доминанта и в моторной зоне другого полушария и тем самым созда-

ются благоприятные условия для выявления реакции на обеих конечностях.

Обобщая результаты наших опытов можно сделать следующие выводы:

1. При прочно выработанном стереотипе переключение в системе электрооборонительных условных рефлексов удается получить после сравнительно длительной выработки, что дает нам право изучаемое явление рассматривать как «условнорефлекторное переключение» (Э. А. Асратян).

2. Наши данные не совпадают с данными других авторов, которые получили переключение с места, при первом же перемещении манжеток. Медленная выработка переключения и расхождение результатов наших опытов с результатами таких же опытов других авторов зависит, по-видимому, от следующих причин: задолбленности системы, наличия относительно большого количества условных раздражителей в стереотипе и индивидуальных особенностей собак.

3. В процессе работы при частом перемещении манжеток с одной лапы на другую у всех собак наблюдалось нарушение нормальной условнорефлекторной деятельности, что по нашему мнению, можно толковать как невротическое состояние. Переключение реакции целой системы, раздражители при изменении одного только компонента экспериментальной обстановки является, очевидно, трудной задачей для собак ведущей к перенапряжению подвижности нервных процессов, результатом чего является появление невротического состояния.

4. Характер и скорость выработки условного переключения у различных собак является показателем лабильности нервных процессов.

5. Опыты с перемещением манжеток показывают, несомненно, что у собак после разрушения области внутренней капсулы одного полушария переключательная деятельность коры проявляется нормально еще до полного восстановления тонических условных рефлексов, исчезнувших временно после операции.

Институт физиологии Академии наук
Армянской ССР

Поступило 13 IV 1956

Հ. Դ. ԲԱՆԱՎԱՋՅԱՆ

ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵԿՏՈՐ ՓՈԽԱՐԿՄԱՆ ՀԱՐՅԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Մեր էրապիսիմենտալ հետազոտություններում խնդիր դրեցինք ուսումնասիրելու պայմանական սեփրեկտոր փոխարկումը ինչպես նորմալում, այնպես էլ ներքին կապաուլալի փաստածից հետո:

Փորձերը դրվել են 5 մեծահասակ շների վրա, որոնք տնեցիկ են կալան և ուժեղ ամրապնդված պայմանական սեփրեքսների ստերիտալա, բաղկացած հետևյալ զրգոխներից՝ զանգ + լույս + , կասալկա + և կասալկա —:

Ստացված տվյալների հիման վրա հանդուժ ենք հետևյալ եզրակացություններ:

1. Կալուն և ամրապնդված պայմանական ռեֆլեքսների ստերիոտիպի զեպքում, փոխարկումն ստացվում է բավականին երկար մշակելուց հետո, որը մեզ իրավունք է տալիս հիշյալ երևույթը դիտել որպես պայմանական ռեֆլեկտոր փոխարկում:

2. Մեր տվյալները չեն համընկնում մյուս հեղինակների ստացած տվյալներին, որոնց մոտ էֆեկտ ստացվել է անմիջապես: Ստացված տվյալների տարրերով խոսքը հավանորեն կախված է պայմանական ռեֆլեքսների սիստեմի ամրապնդվածությունից, սիստեմում եղած պայմանական գրգռիչների մեծ քանակից և կենդանիների ներվային սիստեմի անհատական յուրահատկությունից:

3. Աշխատանքի ընթացքում մանժետկալի հաճախակի մի ոտքից մյուսի փոփոխման զեպքում նկատվում է նորմալ պայմանական ռեֆլեկտոր գործունեություն խանգարում: Հավանական է, որ երբ փոփոխվում է ամրապնդված ստերիոտիպի օղակներից որևէ մեկը, առաջանում է ներոտիկ վիճակ, որը և պատճառ է հանդիսանում պայմանական ռեֆլեկտոր գործունեության խանգարման:

4. Պայմանական ռեֆլեկտոր գործունեության մշակման ընույթը և արագությունը տարբեր շների մոտ հանդիսանում են ներվային երևույթների յուրիականությունից պայմանալի:

5. Փորձերը ցույց են տալիս, որ ներքին կապատկալի միանոցի միասնական զեպքում կեղևային փոխարկման երևույթները հանգեա են գալիս տվելի շատ, քան վերականգնվում են նորմալ պայմանական ռեֆլեքսները, որոնք անհետացել էին վիրահատումից հետո:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Сеченов И. М. Рефлексы головного мозга, 1863.
2. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. Москва, 1953.
3. Ерофеева М. Н. Электрическое раздражение кожи собак как условный возбудитель слюнных желез. Дисс. С.-Петербург, 1912.
4. Фридеман С. С. Дальнейшие материалы к физиологии дифференцирования внешних раздражений. Дисс., 1912.
5. Конорский Ю. и Миллер С. Труды физиолог. лабор. акад. И. П. Павлова т. VI, вып. I, 1936.
6. Вацуро Э. Г. Труды физиолог. лабор. акад. И. П. Павлова, т. XIII, 1948.
7. Алексеева М. С. Труды физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. XVI, 1949.
8. Лаптев И. И. Третье совещ. по физиол. проблемам (тезисы докладов), Лен., 1938.
9. Гамбарян Л. С. Условные рефлексы у собак после высокой перерезки задних столбов спинного мозга, Ереван, 1953.
10. Матинян Л. А., Вартамян В. А. IV научная сессия Института акушерства и гинекологии (тезисы докладов), Ереван, 1955.
11. Федоров В. К. Советская книга, август 1953.
12. Урганджян Т. Г. Доклады АН АрмССР, том XXII, 5, 1956.
13. Magnus, Körperstellung, В. 1924.

Т. Г. УРГАНДЖЯН

ЭЛЕКТРООБОРОНИТЕЛЬНЫЕ ДВИГАТЕЛЬНЫЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ У ЩЕНКОВ ПОСЛЕ ПЕРЕРЕЗКИ ПЕРЕДНЕЙ ПОЛОВИНЫ СПИННОГО МОЗГА

Среди важнейших вопросов павловской физиологии одно из центральных мест занимает проблема компенсаторных приспособлений поврежденного организма. Многочисленными исследованиями Э. А. Асратяна (1932—1953) и его сотрудников бесспорно доказана ведущая роль высших отделов центральной нервной системы в приспособительной деятельности поврежденного организма. Однако, если указанная проблема разрабатывается значительное время, всесторонне и глубоко, то весьма незначительное место уделяется этому же вопросу в плане возрастной физиологии. В указанном направлении имеются лишь отдельные работы, посвященные выяснению особенностей восстановления локомоций при ампутации отдельных конечностей щенков и повреждении задних отделов спинного мозга (Э. А. Асратян [1]), при перерезке передних отделов спинного мозга (Р. О. Барсегян [2]), особенностям восстановления моторных и сенсорных функций у щенков после удаления задних столбов спинного мозга на протяжении нескольких сегментов (Л. С. Гамбарян [3]).

Мы поставили перед собой задачу — методом электрооборонительных двигательных условных рефлексов изучить особенности нарушений моторных, сенсорных и вегетативных функций у щенков после перерезки передней половины спинного мозга.

Наши прежние исследования (Т. Г. Урганджян [7, 8, 9]) были посвящены образованию новых и проявлению ранее выработанных условных двигательных защитных рефлексов у собак и щенков. Как после перерезки передней половины, так и после одновременной двухсторонней перерезок передней и задней половины спинного мозга.

В настоящей работе исследованию подверглись 7 щенков в возрасте 3,5—4 месяцев (Бобик, Овчарка, Умница, Худая, Красавица, Черная и Севук), которые все время содержались вместе в виварии в одной и той же обстановке.

Электрооборонительные двигательные условные рефлексы вырабатывались по двигательно-оборонительной методике В. П. Петропавловского [5]. С помощью этой методики нам удалось выработать хорошо выраженные электрооборонительные двигательные условные рефлексy. При выработке условных двигательных рефлексов применяемая для подкрепления сила тока бралась несколько выше порога. В целях максимальной точности работы перед каждым опытом определялся порог действия тока, затем,

несколько сблизив катушки (на 1—1,5 см), начинался опыт. Изолированное действие условного раздражителя продолжалось 15 сек. Ток включался в систему через 2—3 сек. Если щенок поднимал лапу до включения тока, то в течение всего периода действия условного раздражителя (15 сек.) он не получал безусловного подкрепления (электрического тока). С упрочением положительных двигательных условных рефлексов щенки поднимали лапу с первой же секунды действия условного раздражителя и держали ее согнутой вплоть до его окончания. Положительные условные рефлексы образовывались на сильный звонок и касалку. Дифференцировочным раздражителем служил слабый звонок.

Для выяснения скорости и характера выработки условных положительных и отрицательных рефлексов до и после перерезки передней половины спинного мозга, все подопытные щенки были разделены нами на две группы. В первой группе подопытных щенков мы вырабатывали двигательные защитные условные рефлексы до операции. После получения хорошо выраженных прочных положительных и отрицательных условных рефлексов мы произвели перерезку передней половины спинного мозга. В этой группе было пять щенков. У остальных двух щенков (вторая группа), сначала перерезались передние столбы спинного мозга и после восстановления акта стояния и ходьбы вырабатывались условные защитные двигательные рефлексы.

Операция перерезки передней половины спинного мозга производилась по ранее описанному нами способу (Урганджян [7, 8]).

Перерезка передней половины спинного мозга у всех подопытных щенков производилась на уровне V грудного позвонка.

У первой группы подопытных щенков (Севук, Черная, Худая и Красавица), операция привела к сенсорным и моторным нарушениям. Щенки после спинальной операции лежали с сильно вытянутыми передними и парализованными задними конечностями. В первый день даже сильные раздражения (механические или электрические) не вызывали двигательных реакций со стороны задних конечностей и хвоста. Кожная температура задних конечностей была слегка повышена по сравнению как с нормальной температурой задних, так и с температурой передних конечностей. Чувствительность ниже уровня операции была понижена. Имело место незначительно выраженное расстройство со стороны тазовых органов (мочевого пузыря прямой кишки). Щенки Севук и Черная, спустя 4—5 дней, после спинальной операции, а остальные щенки из первой группы, спустя 8—12 дней, могли подниматься на все четыре конечности и передвигаться. При этом походка была неуклюжей, несколько атактичной.

В стадии восстановления локомоции был поставлен первый опыт для оценки состояния ранее выработанных электрооборонительных двигательных условных рефлексов. При этом было обнаружено, что условный рефлекс на положительный раздражитель (сильный звонок) не был налицо. Он появился на 10—15-й день после спинальной операции, но при этом дифференцировка оказалась расторможенной. Щенки в камере условных рефлексов стояли беспокойно. Эти нарушения торможения у щен-

ков должны быть отнесены за счет изменения тормозного процесса, который рассматривался И. П. Павловым как очень лабильный и страдающий в первую очередь, что и имеется у наших щенков.

В процессе восстановления локомоции у щенков появились хорошо выраженные положительные и отрицательные защитные двигательные условные рефлексы. Как видно из рисунка 1 и 2, в ответ на условные сигналы щенки реагировали так же, как и до перерезки передней половины спинного мозга.

У щенка Севук помимо ранее выработанного условного защитного

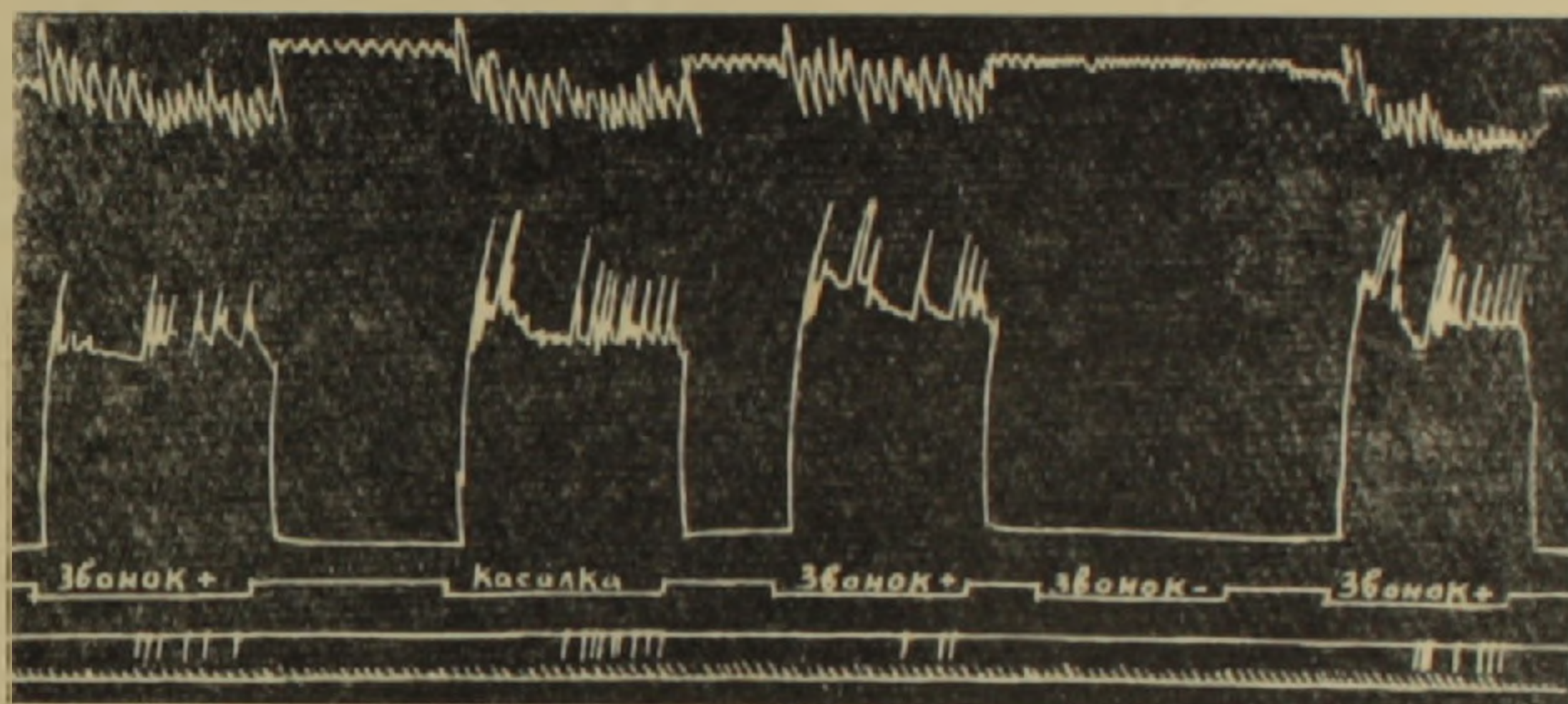


Рис. 1. Щенок Умница. Электрооборонительные условные рефлексы до перерезки передней половины спинного мозга.

Обозначения сверху вниз: запись дыхательных движений, запись двигательной реакции лап, отметка условного раздражения, отметка безусловного раздражения, отметка времени (деление равно 1 сек.). Знак плюс означает положительный раздражитель, знак минус—отрицательный.

двигательного положительного рефлекса удалось образовать новый условный положительный рефлекс (на касалку), полученный через 2—3 подкрепления электрическим током и оказавшийся прочным.

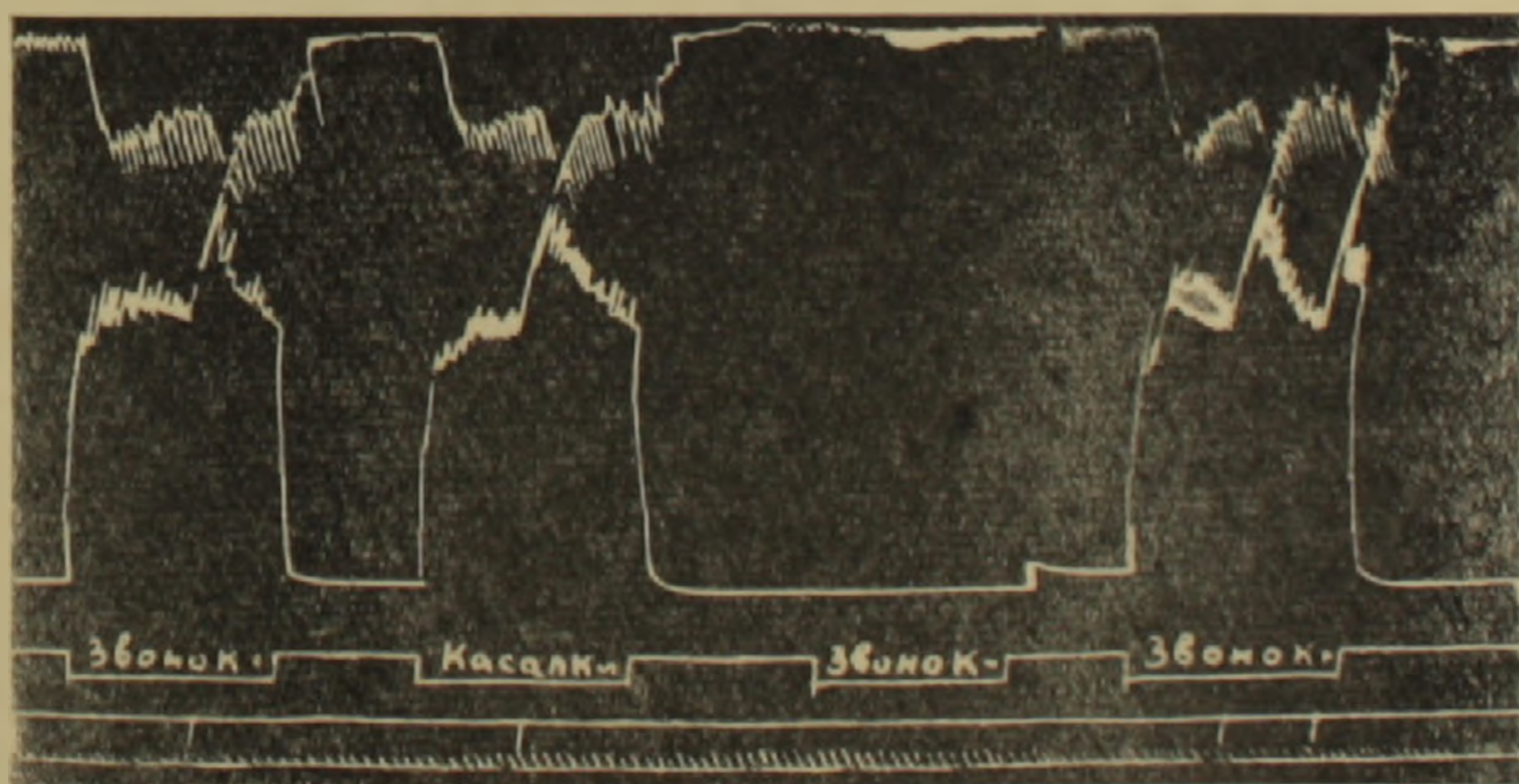


Рис. 2. Щенок Умница. Электрооборонительные условные рефлексы после перерезки передней половины спинного мозга.

Обозначения на рис. 1.

Таким образом, у подопытных щенков первой группы электрооборонительные условные положительные и отрицательные рефлексy после операции были временно заторможены, однако в процессе восстановления локомоций они вновь восстановились и оказались достаточно прочными. Для восстановления исчезнувших условных рефлексов потребовалось несколько меньше подкреплений, чем для их образования. У остальных двух щенков (Бобик и Овчарка) перерезка передней половины спинного мозга вызывала глубокие моторные, сенсорные и вегетативные нарушения. Щенки в первые два три дня после спинальной операции не могли двигать задними конечностями, не реагировали на сдавливание хвоста и задних лап. Задние конечности были вытянутыми вперед, передние находились в состоянии повышенной ригидности. При пассивном сгибании со стороны мышц задних конечностей было выраженное сопротивление. Кожная температура задних лап была повышена на 3—5°C по сравнению с температурой как передних, так и задних лап до операции. Задняя часть тела ниже уровня перерезки передней половины спинного мозга была слегка атрофирована. Несколько дней (5—7) наблюдалась задержка актов дефекации и мочеиспускания. В связи с этим мочу мы выпустили сдавливанием мочевого пузыря. В дальнейшем в первую очередь восстановилась нормальная функция прямой кишки (на 5—6-й день после операции), а спустя еще 2—3 дня восстановилась нормальная функция мочевого пузыря.

Вышеуказанные нарушения функций, при нормальном течении процесса заживления операционной раны, проходили в течение 10—12 дней. При этом наблюдалась атактичность походки, слабость задних конечностей. Щенки часто падали при быстрой ходьбе, беге, особенно при поворотах. Щенки быстро уставали при быстрой ходьбе и беге.

Все оперированные щенки даже в первые дни после операции на кличку и показ мяса виляли хвостом, а в дальнейшем двигали конечностями (феномен Асратяна). После того как щенки начали стоять и ходить у них производилась выработка электрооборонительных двигательных условных рефлексов с задних, т. е. с «пораженных» конечностей.

Следует отметить, что у указанных двух щенков (Овчарка и Бобик) изучение условнорефлекторной деятельности производилось только в послеоперационном периоде. У щенка Бобик из второй группы, опыты по выработке двигательных защитных условных рефлексов были начаты на 20 день после перерезки передней половины спинного мозга. Первый условный рефлекс на сильный звонок образовался на 23-м сочетании. У второго щенка (Овчарка) выработка электрооборонительного двигательного положительного рефлекса на сильный звонок и касалку, а также дифференцировка к ним с задних конечностей была начата месяц спустя после спинальной операции. Первый условный рефлекс появился на 15-м сочетании. Образованные положительные и отрицательные условные рефлексy в дальнейшем не исчезали. Однако, следует отметить, что как восстановившиеся, так и вновь образованные после перерезки передней половины спинного мозга условные защитные двигательные рефлексy

были очень нестойкими, хрупкими. Они то появлялись, то вновь исчезали и очень быстро угашались. Следует подчеркнуть, что особенно была непостоянна дифференцировка. К концу опыта латентный период условных положительных рефлексов удлинялся, величина сгибания лапы уменьшалась и условный рефлекс обнаруживался не на каждое условное раздражение, дифференцировка при этом оказывалась расторможенной. С течением времени, когда более или менее хорошо восстановились моторные, сенсорные и вегетативные нарушения, выработанные двигательные защитные условные рефлексы становились более постоянными и хорошо выраженными, ничем не отличаясь от условных рефлексов дооперационного периода. После выработки и упрочения положительных условных рефлексов щенки поднимали лапу с первой же секунды действия условного раздражителя и держали ее согнутой вплоть до его окончания (рис. 3).

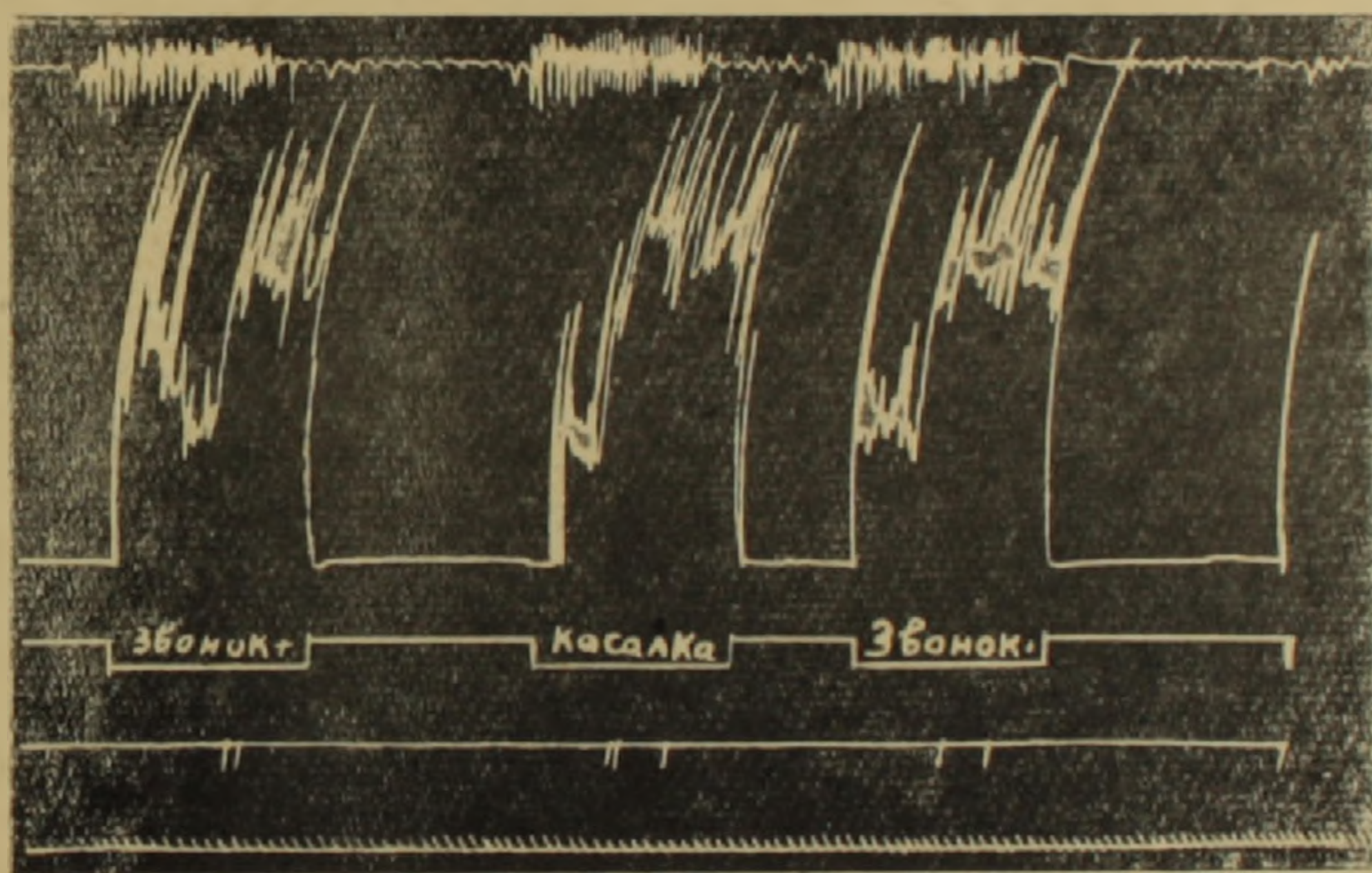


Рис. 3. Щенок Севук. Электрооборонительные условные рефлексы после спинальной операции. Обозначения на рис. 1.

Таким образом нам удалось не только восстановить ранее выработанные положительные и отрицательные условные рефлексы (первая группа), но и выработать новые условные положительные и отрицательные рефлексы с задних, т. е. с «пораженных» конечностей (первая и вторая группа).

Для выработки условных рефлексов после перерезки передней половины спинного мозга потребовалось больше сочетаний условного и безусловного раздражителей.

Следует далее отметить, что для оценки тормозного процесса у щенков как до спинальной операции, так и после нее нами производилось угашение положительных условных рефлексов. Полное угашение положительного условного рефлекса (сильный звонок) при двух минутных промежутках между раздражениями происходили до спинальной операции через 12—14 дней, а после операции — через 5—7 подкреплений. Угашенные положительные условные рефлексы легко растормаживались и быст-

ро восстанавливались при подкреплении. Указанный факт можно рассматривать как результат быстрой истощаемости нервных клеток поврежденной нервной системы (охранительно-целебное торможение). У щенков по кличке Овчарка и Умница после получения хорошо выраженных, постоянных, тонических условных рефлексов на сильный звонок и касалку с левой задней лапы, манжетки от регистрирующего прибора и электродов были перенесены на правую заднюю лапу. Как показали наши исследования в первый же день с первого же раза в ответ на условные сигналы, щенки поднимали правую заднюю лапу вместо левой, т. е. происходило переключение в условнорефлекторной деятельности (Э. А. Асратян [1]).

Таким образом, данные, полученные у этих щенков, дают нам основание заключить, что переключателем в условнорефлекторной деятельности явились манжетки регистрирующего прибора и электродов. Экстероцептивные импульсы с поверхности лапы, связанные с прикреплением манжеток, были достаточны для того, чтобы вызывать переключение путей, чтобы направить условные импульсы по новому маршруту. Как видно из рис. 4, условные положительные и отрицательные рефлексы в ответ

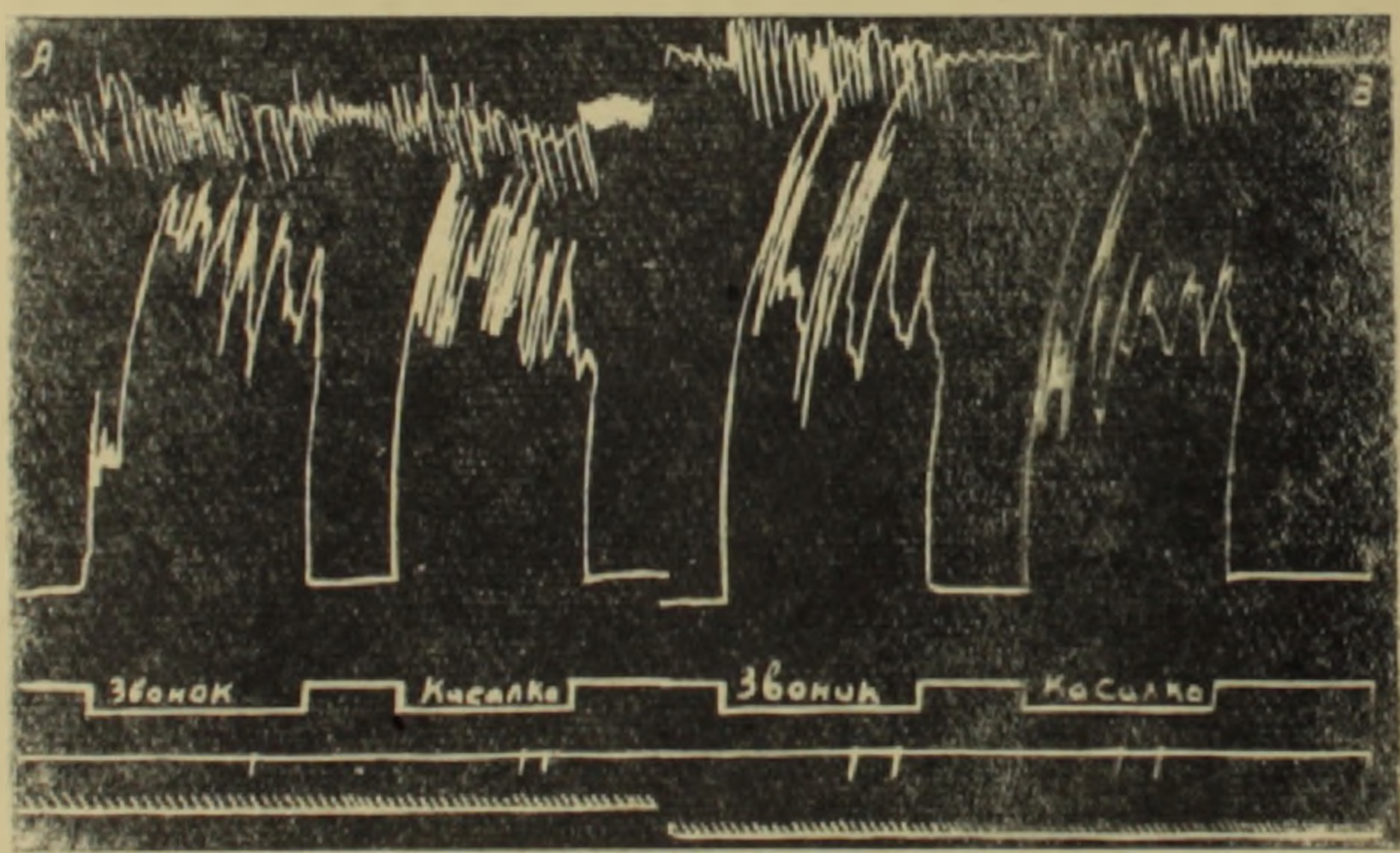


Рис. 4. Щенок Овчарка. Электрооборонительные условные рефлексы после перерезки передней половины спинного мозга (опыт с перемещением манжеток). А—манжетки от электродов и прибора для регистрации движения лапы прикреплены к правой задней лапе вместо обычно левой; В—манжетки от электродов и прибора для регистрации движения лапы прикреплены к левой задней лапе.

Обозначения на рис. 1.

на условные сигналы с правой задней лапы почти ничем не отличаются от таковых с левой задней лапы. Подобные же данные у взрослых собак были получены Я. М. Прессманом [6] и Л. С. Гамбаряном [4].

Данные с перемещением манжеток позволяют утверждать, что у щенков после произведенной спинальной операции не нарушается корковая локализация кожных раздражений. На основании полученных данных можно заключить, что принцип переключения не только имеет место

в деятельности нервной системы у взрослых, нормальных собак, но и у щенков.

Для углубленного изучения динамики корковых процессов, мы наряду с регистрацией движения лапы, регистрировали также дыхательные движения с помощью гофрированной трубки, соединенной с мареевской капсулой. При анализе кривых дыхания нам удалось установить, что условные раздражители, вызывающие подъем лапы, всегда вызывают изменение кривой нормальной дыхательной реакции.

Как видно из приведенных рисунков, положительные условные раздражители (сильный звонок и касалка) всегда вызывали у щенков резкое учащение дыхания, в то время как дифференцировочный раздражитель вызывал торможение и углубление дыхания.

Далее наши исследования показали, что в процессе выработки условных рефлексов и их восстановления после операции, изменения в дыхательной системе всегда проявляются раньше, а вслед за этим через несколько дней в процесс включается и реакция отдергивания лапы (рис. 5).

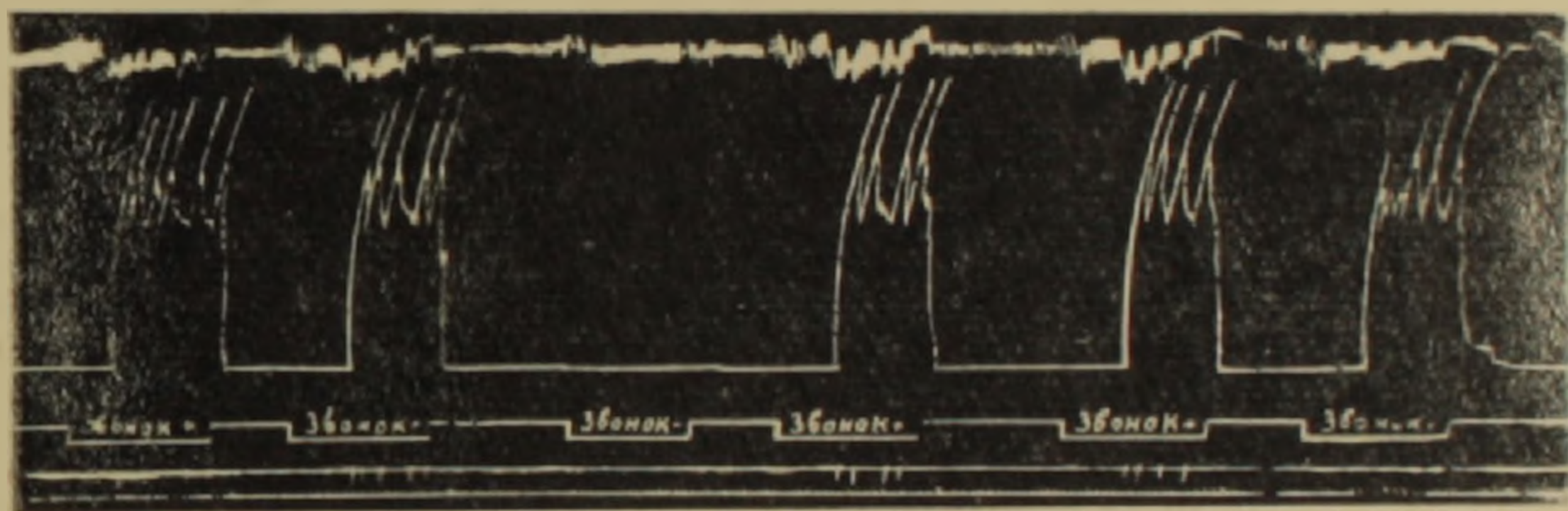


Рис. 5. Щенок Красавица. Электрооборонительные двигательные рефлексы после спинальной операции. При отсутствии условной реакции с конечности, заметны четкие условнорефлекторные изменения дыхания. Обозначения на рис. 1.

Таким образом, перерезка передней половины спинного мозга на уровне V грудного позвонка вызывала почти такие же нарушения, какие нами были обнаружены у взрослых собак (Т. Г. Урганджян [7]).

Обобщая полученные выше данные, можно прийти к общему заключению, что при перерезке передней половины спинного мозга у щенков наблюдаются быстро проходящие явления спинального шока. Послеоперационные нарушения двигательных, чувствительных и вегетативных функций у щенков при прочих равных условиях проходят быстрее, чем у взрослых собак.

Оперативное повреждение передних отделов спинного мозга щенков не препятствует проявлению ранее выработанных и образованию новых двигательных-защитных положительных и отрицательных условных рефлексов.

Электрооборонительные двигательные условные рефлексы у щенков как до операции, так и после нее вырабатываются, восстанавливаются и угашаются гораздо быстрее, чем у взрослых собак.

Տ. Գ. ՈՒՐԳԱՆԶՅԱՆ

ԷԼԵԿՏՐՈՊԱՇՏՊԱՆԱԿԱՆ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵՔՍՆԵՐԸ ԹՈՒԼԱՆԵՐԻ
ՄՈՏ՝ ՈՂՆՈՒՂԵՂԻ ԱՌԱՋՆԱՅԻՆ ԿԵՍԻ ՀԱՏՈՒՄԻՑ ՀԵՏՈ

Ա մ փ ո փ ու մ

Նկատի ունենալով, որ փաստված ֆունկցիաների վերականգնման մեխանիզմի պարզարանման գործում մեծ նշանակություն ունեն օնտոգենետիկ հետազոտությունները, մեր առջև խնդիր է դրված ուսումնասիրել պայմանական ռեֆլեկտոր գործունեությունը շան թուլաների մոտ՝ ողնուղեղի առաջնային կեսի հատումից հետո: Ստացված տվյալները ցույց են տալիս, որ թուլաների մոտ վերականգնման պրոցեսները տեղի են ունենում անհամեմատ ավելի արագ, քան մեծահասակ շների մոտ:

Պայմանական ռեֆլեքսները վերը նշած խիրուրգիական փաստվածքից հետո ժամանակավորապես անհետանում են, որոնք, սակայն ժամանակի ընթացքում համարյա թե լրիվ վերականգնվում են և մշակվում են նորերը:

Մեզ հաջողվեց ստանալ նաև պայմանական ռեֆլեկտոր գործունեություն փոխարկում:

Պայմանական ռեֆլեկտոր գործունեություն փոխարկումը մինչև այժմ թուլաների մոտ չի ուսումնասիրված:

Մեր ուսումնասիրությունները ցույց են տալիս, որ թուլաների մոտ պայմանական ռեֆլեքսների մարումը, համեմատաբար հասուն շների հետ, տեղի է ունենում արագ:

Ողնուղեղի առաջնային կեսի հատումից հետո պայմանական ռեֆլեքսների մարումը թուլաների մոտ 2—3 անգամ ավելի արագ է տեղի ունենում: Մարած պայմանական ռեֆլեքսները վերականգնվում են բավական արագ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. Изд. АМН, 1953.
2. Барсегян Р. О. Близкие и отдаленные последствия перерезки передней половины спинного мозга на разных стадиях постнатального онтогенеза у собаки. Труды Ин-та физиологии АН АрмССР, том III, 1950.
3. Гамбарян Л. С. Условные двигательные рефлексы у собак после удаления задних столбов спинного мозга на протяжении нескольких сегментов, ДАН СССР, том 98, 2, 1954.
4. Гамбарян Л. С. Условные рефлексы у собак после высокой перерезки задних столбов спинного мозга, Изд. АН АрмССР, 1953.
5. Петропавловский В. П. К методике условнодвигательных рефлексов. Физиологический журнал СССР, том XVII, 2, 1934.
6. Прессман Я. М. 1939 (цитир. по Асратяну, 1953).
7. Урганджян Т. Г. Автореферат диссертации, Москва, 1953.
8. Урганджян Т. Г. Роль коры больших полушарий головного мозга в компенсаторных приспособлениях после перерезки передней половины спинного мозга у собак. Доклады АН АрмССР, том XXI, 2, 1955.
9. Урганджян Т. Г. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 12, 1956.

Т. Х. СТЕПАНЯН

ВЛИЯНИЕ ЭЛЕКТРОСУДОРОЖНЫХ ПРИПАДКОВ НА ИНКРЕТОРНУЮ ФУНКЦИЮ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

Многочисленными данными как экспериментальных, так и клинических исследований доказано, что судорожный припадок различного происхождения сопровождается целым рядом сдвигов физиологических процессов организма (М. Я. Полякова и М. К. Кокин [6], Т. С. Заичкина [2], Н. С. Иванова [4], Е. В. Майстрах [5], В. З. Григорян [1], Т. Х. Степанян [7] и др.). В литературе нет данных относительно влияния судорожного припадка того или иного происхождения на функцию поджелудочной железы.

Материал предыдущих наших исследований свидетельствует об изменении секреторной функции поджелудочной железы при электросудорожных и кардиазоловых судорожных припадках, проявляющемся в резком понижении количества поджелудочного сока и одновременном повышении активности ферментов его — амилазы и трипсина.

Настоящая работа преследует цель изучить влияние электросудорожного припадка на инкреторную функцию поджелудочной железы в условиях физиологического эксперимента.

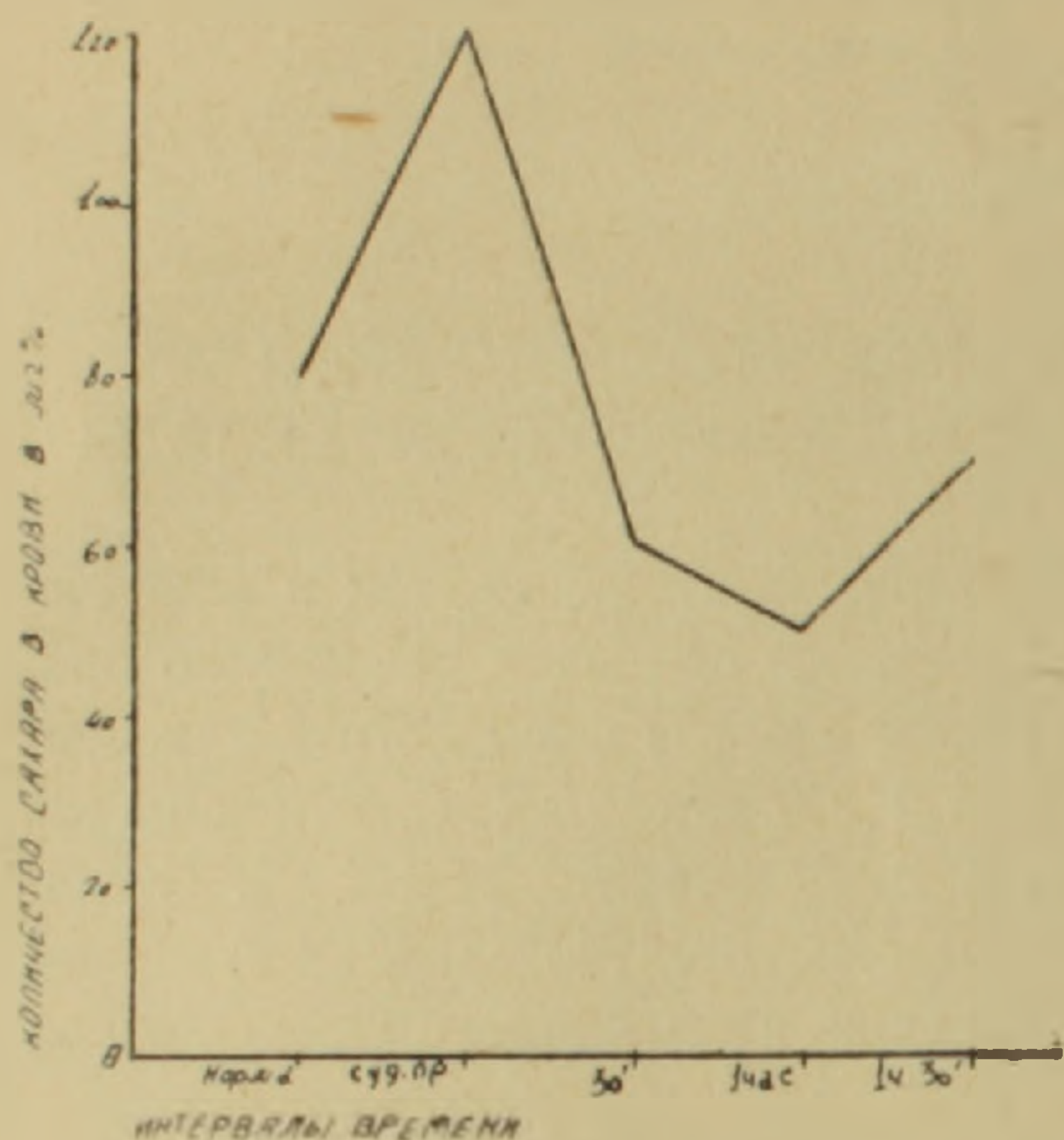
Поставлено всего 56 опытов над двумя собаками. Как известно, о функциональном состоянии инсулярного аппарата поджелудочной железы (инкреторной функции) судят как по соответствующей биологической пробе, так и по содержанию сахара в крови и в моче, с применением пробы с двойной сахарной нагрузкой. В своих исследованиях мы пользовались вторым методом. Сахар в крови определяли по способу Хагедорна и Иенсена, затем вызывался электросудорожный припадок, на фоне которого и испытывалась проба с двойной сахарной нагрузкой.

Опыты производились в следующем порядке: предварительно устанавливался нормальный исходный фон уровня содержания сахара в крови у собак, после чего вызывался электросудорожный припадок и через каждые 30 минут в течение 2—2½ часов снова определялось количество сахара в крови.

Исследования показали, что в период судорожного припадка наблюдается повышение содержания сахара в крови, а затем уже, в следующих порциях крови картина меняется на противоположную — развивается гипогликемия (кривая 1).

Однако известно, что содержание сахара в крови зависит не только от выделения поджелудочной железой гормона — инсулина. Оно связано с деятельностью целого ряда систем организма. Чтобы выяснить, связаны

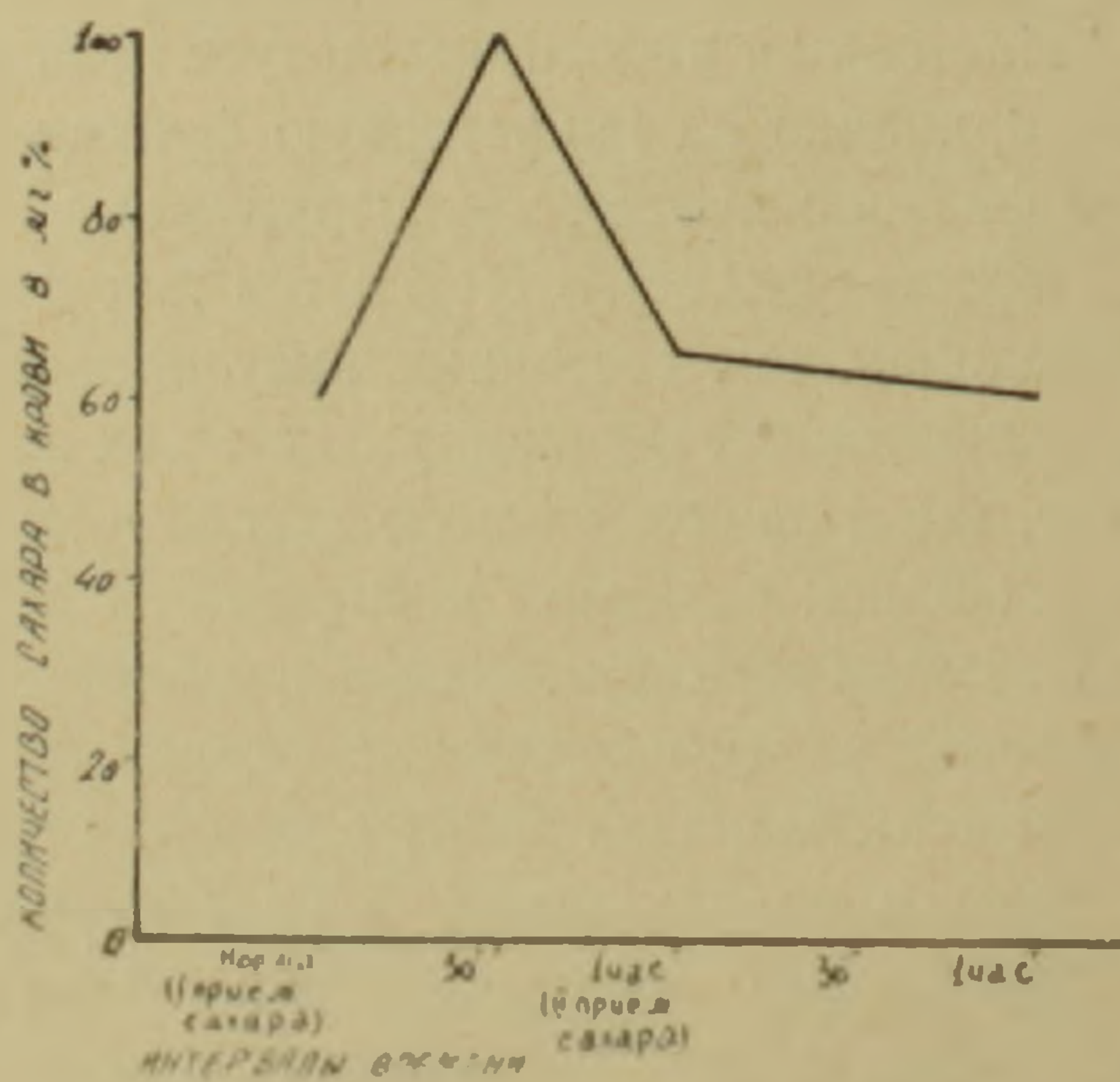
ли полученные изменения содержания сахара в крови при электросудорожных припадках с изменением инкреторной функции (инсулинообразовательной) поджелудочной



Кривая 1.

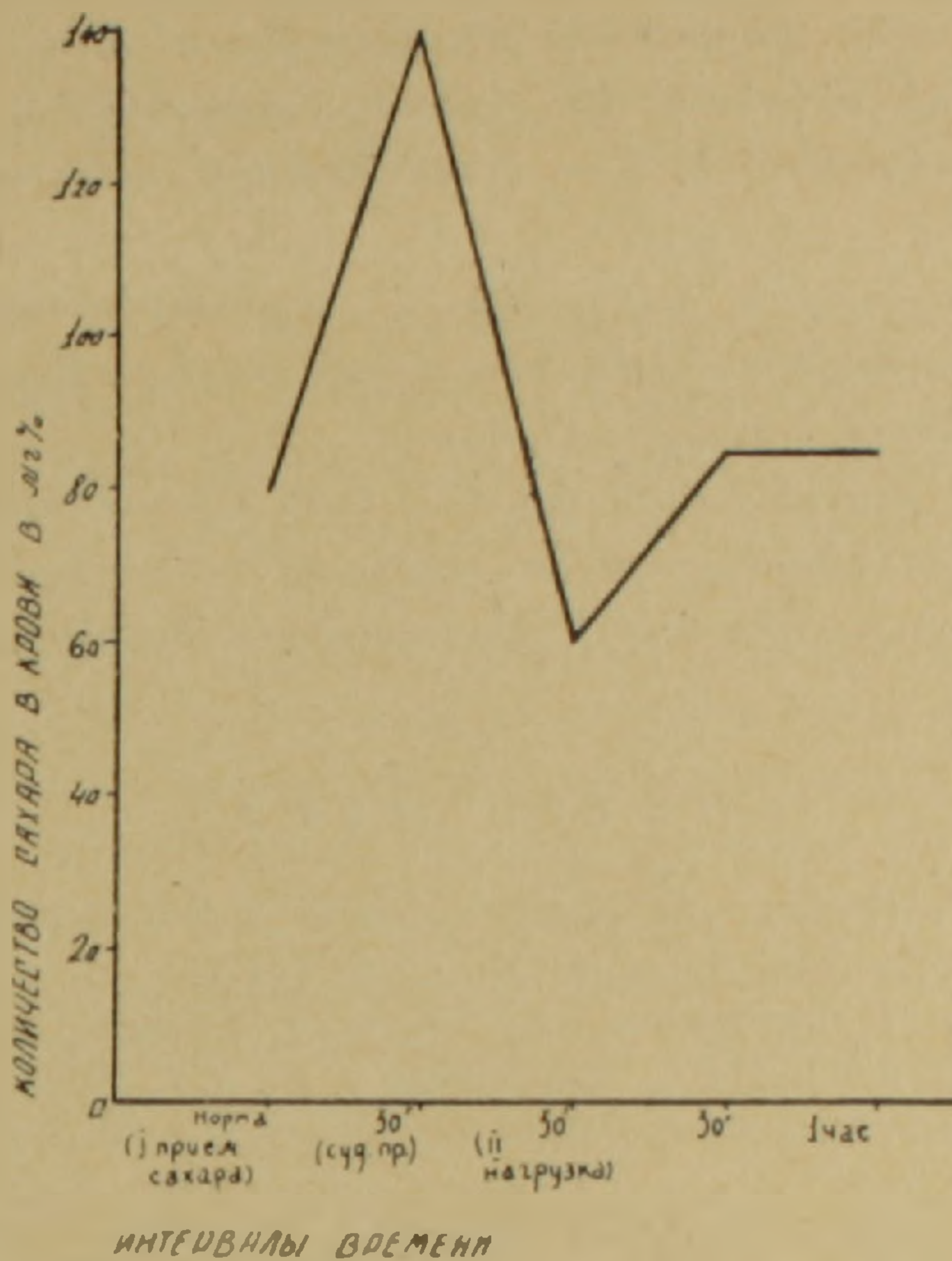
железы, мы в своих исследованиях применяли так называемую пробу с двойной сахарной нагрузкой, описанную в литературе проф. И. К. Зюзиным [3]. При этом животному натошак давалось внутрь определенное количество глюкозы, из расчета 0,7 г — 1 г глюкозы на 1 кг веса животного. Этот первый прием сахара сопровождался повышением сахара в крови; при нормальном функционировании инсулярного аппарата поджелудочной железы в кровь, также выделялся и инсулин. Определялся момент, когда гипергликемия от первого приема сахара ликвидировалась и устанавливался исходный уровень содержания сахара в крови. В этот момент и давалась вторая нагрузка глюкозы. При повторном применении сахар попадал в кровь, уже содержащую инсулин, и поэтому повторный прием сахара не вызывал увеличения последнего в крови (кривая 2).

Когда же исследования с двойной сахарной нагрузкой предпринимались на фоне электросудорожных припадков, то оказывалось, что повторный прием сахара уже сопровождался вторичным увеличением его в крови (кривая 3).



Кривая 2.

Этот факт, как мы склонны думать, зависит от того, что при электросудорожных припадках наряду со сдвигами в общей цепи сахарного обмена, угнетается инкреторная функция поджелудочной железы и на первоначальный прием сахара инсулин в кровь не выделяется, в силу чего и повторный прием сахара сопровождается вторичным увеличением его в крови.



Кривая 3.

Для того, чтобы иметь возможность полученные изменения содержания сахара в крови при электросудорожных припадках полностью связать с соответствующим изменением функционального состояния инсулярного аппарата поджелудочной железы, нами начаты новые исследования по изучению и функционального состояния адреналовой системы при данной реакции организма.

Исходя из полученных данных, можно предварительно заключить, что электросудорожный припадок сопровождается угнетением инкреторной функции поджелудочной железы, что проявляется в повышении содержания сахара в крови, которое в последующем сменяется его понижением.

Кафедра физиологии Ереванского
медицинского института

Поступило 14 VI 1956

Տ. Խ. ՍՏԵՓԱՆԻԱՆ

ԷԼԵԿՏՐԱՑՆՅՈՒՄԱՅԻՆ ՆՈՊԱՆԵՐԻ ԱԶԴԵՅՈՒԹՅՈՒՆԸ ԵՆԹԱՍՏԱՄՈՔՍԱՅԻՆ
ԳԵՂՁԻ ՆԵՐՋԱՏԱԿԱՆ ՅՈՒՆԿՅԻԱՅԻ ՎՐԱ

Ա մ փ ո փ ու մ

Համաձայն գրական տվյալների, ցնցումներն օրգանիզմում ուղեկցվում են տարբեր օրգան-սխեմների ֆունկցիաների փոփոխություններով: Չկան տվյալներ այն մասին, թե ինչպե՞ս են ազդում տարբեր ծագում ունեցող ցնցումները ենթաստամոքսային գեղձի գործունեության վրա:

Մեր նախորդ հետազոտությունները ցույց տվեցին, որ էլեկտրացնցումների և կարգիազույին ցնցումների ազդեցության տակ փոխվում է ենթաստամոքսային գեղձի իներետոր ֆունկցիան (պակասում է հյութի քանակը և միաժամանակ բարձրանում է նրա ֆերմենտների ամրազալի և տրիպսինի ակտիվությունը):

Տվյալ աշխատության նպատակն է՝ էքսպերիմենտի պայմաններում ուսումնասիրել էլեկտրացնցումային նոպաների ազդեցությունը ենթաստամոքսային գեղձի իներետոր ֆունկցիայի վրա:

Կատարված է ընդամենը 56 փորձ՝ 2 շան նկատմամբ:

Հետազոտությունները ցույց են տվել, որ էլեկտրացնցումներն ուղեկցվում են ենթաստամոքսային գեղձի ներզատական ֆունկցիայի կասեցմամբ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Григорян В. З. Влияние электросудорожных припадков на высшую нервную деятельность животных. Диссертация, Ереван, 1953.
2. Заичкина Т. С. Об антитоксической функции печени при эпилепсии. Журн. „Невропат. и псих.“, им. С. С. Корсакова, т. 54, в. 7, 1954.
3. Зюзин И. К. О нарушении некоторых секреторных и инкреторных функций поджелудочной железы при органических поражениях головного мозга. Журн. „Невропат. и псих.“, т. 52, в. 6, 1952.
4. Иванова Н. С. О водовыделительной и концентрационной функции почек при эпилепсии. Журн. „Невропат. и псих.“, т. 54, в. 7, 1954.
5. Майстрах Е. В. Течение экспериментальной камфорной эпилепсии на фоне гипер- и гипогликемии. Механ. патологич. реакц, 11—15, 1949.
6. Полякова М. Я. и Кокин М. К. К вопросу о биологических особенностях крови больных эпилепсией. Журн. „Невропат. и псих.“, 5, 1950.
7. Степанян Т. Х. К вопросу о некоторых биохимических и морфологических сдвигах в крови при электрошоке и кардиазоловом шоке. Диссертация, Ереван, 1953.

Г. А. ЕПРЕМЯН и Л. А. МАТИНЯН

ГИСТО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОМПЕНСАТОРНЫХ ПРИСПОСОБЛЕНИЙ У ЧЕРЕПАХ ПОСЛЕ ПЕРЕРЕЗКИ ЗАДНЕЙ ПОЛОВИНЫ СПИННОГО МОЗГА

Гисто-физиологическая характеристика компенсаторных приспособлений у животных, у которых впервые начинаются присущие млекопитающим морфологические дифференциации проводящих систем спинного мозга, является одной из очередных задач в проблеме пластичности нервной системы. К таким животным, как известно [2], относятся пресмыкающиеся, одним из представителей которых являются черепахи. Экспериментально разрешение этой задачи представляет интерес для понимания эволюции нервных механизмов компенсаторных приспособлений центральной нервной системы.

Опыты ставились на 16 взрослых и 4 молодых пресноводных черепахах (*Clemmis caspica caspica*). У всех животных перерезка задней половины спинного мозга производилась между VIII шейным и I грудным позвонками.

В целях изучения характера нарушений, вызванных указанной перерезкой спинного мозга, а также изучения динамики развития компенсаторных приспособлений был использован ряд тестов физиологических исследований (определение порога рефлекторной возбудимости конечностей, сила их сокращения и время расслабления, локомоция, рефлекс положения и т. д.). Последние проводились нами до операции на здоровых черепахах и после оперативного вмешательства.

У взрослых черепах поперечная перерезка задней половины спинного мозга вызывала не глубокие и сравнительно быстро проходящие нарушения чувствительных и двигательных функций организма, связанных с частью спинного мозга, находящейся ниже уровня перерезки. Картина нарушения функций и динамика их восстановления нижеследующая. При указанной перерезке спинного мозга резко повышается рефлекторная возбудимость нижней половины щита и задних лапок. Непосредственно после операции и в первые 3—8 дней после нее на малейшее механическое, электрическое и термическое воздействие (слабое сдавливание, укол лапки или хвоста, прикладывание пробирки с теплой водой 30—35°C, слабый индукционный ток), получается бурная двигательная реакция обеими задними лапками. Аналогичный эффект получается и в случае механического раздражения задней половины брюшной среднечувствительной линии. В первые 2—3 дня как при указанных, так и при более сильных раздражениях задних лапок черепахи слабо реагируют движениями передних лапок, головы. Наряду с повышением чувствительности зад-

них лапок наблюдается также и незначительное снижение силы их рефлекторного мышечного сокращения, ускорение времени их расслабления, расстройства локомоции. Оно выражается в том, что черепахи задние лапки часто кладут на землю не подошвенной, а тыльной стороной. При положении спиной вниз им не удастся осуществить рефлекса перевертывания, а плавание осуществляется лишь при помощи передних лапок. На 3—4 день операции восстанавливается проводимость спинного мозга снизу вверх. Раздражение задних лапок усиливает как их защитный рефлекс-флексию, так и флексию передних лапок и головы, как это наблюдалось в норме.

В качестве примера в таблице 1 приводятся результаты опытов, полученных на взрослой черепахе. Как видно из таблицы, после поперечной перерезки задней половины спинного мозга повысился порог возбудимости задних лапок, несколько снизилась сила их рефлекторного мышечного сокращения и ускорилось время их расслабления. На 5 день после операции указанные расстройства компенсировались и получили нормальные величины. Со стороны передних лапок, как видно из этой таблицы, после операции заметных изменений не наблюдается.

У четырех молодых черепах после поперечной перерезки задней половины спинного мозга наблюдались слабо выраженные чувствительные и двигательные расстройства. В отличие от взрослых черепах эти расстройства, спустя 24—36 часов после операции, полностью компенсировались. По-видимому, это связано со слабой как функциональной, так и морфологической локализацией и дифференциацией структурных элементов спинного мозга молодых, растущих черепах, которые увеличиваются с возрастом, как это известно из нейрогистологии [2].

Интересно отметить, что у трех взрослых черепах, перенесших перелом панцыря (в области средних и поясничных позвонков) в естественных условиях их жизни и являющихся нормальным к моменту исследования, перерезка задней половины спинного мозга вызвала очень незначительные нарушения сенсорных и моторных функций. У таких черепах при прочих равных условиях имеющиеся нарушения проходили гораздо быстрее (спустя 1—2 дня), чем у взрослых оперированных черепах. Подобные факты наблюдались нами и раньше [3, 4]. По-видимому, у таких черепах развивающийся «механический иммунитет» (по И. П. Павлову [5]) после первичной травмы делает их центральную нервную систему более устойчивой к последующему повторному ее поражению в виде поперечной перерезки задней половины спинного мозга, чем у нормальных черепах, спинной мозг которых повреждается впервые.

Таким образом, проведенными исследованиями установлено, что в результате поперечной перерезки задней половины спинного мозга у взрослых черепах развивались неглубокие и сравнительно быстро проходящие нарушения (5—8 дней) чувствительных и двигательных функций организма. У лягушек, как известно, вырезывание задней половины спинного мозга на протяжении одного позвонка не вызывает заметных изменений в его рефлекторной деятельности [6].

Таблица 1

Величины порога рефлекторной возбудимости, рефлекторного сокращения и времени расслабления скелетных мышц черепахи
в норме и после операции

Черепаха № 26, самец, вес — 800 г

Д а т а	П е р е д н и е л а п к и						З а д н и е л а п к и					
	п р а в а я			л е в а я			п р а в а я			л е в а я		
	Порог в см	Сила рефл. мышц. сокр. в г	Время рассл. в сек.	Порог в см	Сила рефл. мышц. сокр. в г	Время расслаб. в сек.	Порог в см	Сила рефл. мышц. сокр. в г.	Время рассл. в сек.	Порог в см	Сила рефл. мышц. сокр. в г	Время рассл. в сек.
30.IX 1955 г.	13,5	800	49	13	800	54	14	1300	60	14,5	1300	64
1.X	13	800	46	13,5	800	50	14	1300	63	14	1300	67
3.X	13,5	800	50	13	800	48	14,5	1300	68	13,5	1200	59
3.X	Произведена поперечная перерезка задней половины спинного мозга между VIII шейным и I грудным позвонками											
4.X	12,5	800	45	12	800	41	16	1100	28	15,5	1000	27
5.X	13	800	47	12,5	800	43	15,5	1200	31	15,5	1100	35
6.X	13,5	850	40	13	800	36	16,5	1200	46	16	1200	50
7.X	13	800	45	12	700	40	15	1250	51	15,5	1300	53
8.X	12,5	750	39	13	800	49	14	1300	62	14,5	1300	60
10.X	13	800	52	12	750	53	14	1300	67	14	1300	55

Сказанное станет понятным, если учесть те прогрессивные изменения, которым подверглась центральная нервная система рептилий.

У рептилий мы имеем начало всех дифференцировок, какие наблюдаются в спинном мозгу млекопитающих. Отличие состоит лишь в том, что у рептилий все эти дифференцировки имеют еще несколько диффузный характер, почему и не выражены так отчетливо, как у млекопитающих. Спинной мозг рептилий цефализирован нисходящими пучками значительно сильнее, чем у амфибий, точно так же, как и фронтальная восходящая кумуляция его чувствительных путей у этих позвоночных более значительна. Впервые у рептилий задние чувствительные пучки оказываются цефализированными. У них отчетливо выделяются задние, боковые и передние столбы спинного мозга. Особенное внимание обращает на себя значительная дифференцировка серого вещества задних рогов и значительная локализация в них некоторых пучковых нейронов. Таким образом, у лягушки отсутствие изменений в рефлекторной деятельности спинного мозга после вырезывания его задней половины можно объяснить слабой морфологической специализацией и дифференциацией проводящих путей спинного мозга. У черепах же, в связи с формированием морфологической дифференциации и специализации центральной нервной системы, после перерезки задней половины спинного мозга наступают вышеуказанные чувствительные и моторные нарушения и уже требуется определенный промежуток времени для того, чтобы произошла «перестройка» путей и оставшаяся неповрежденной передняя половина спинного мозга проводила бы импульсы, которые до того шли через заднюю половину. Вслед за Э. А. Асратяном [1] «перестройку» спинальных путей мы рассматриваем как сложный интрацентральный процесс, имеющий многоступенчатый характер.

Зависимость восстановления функций от эффективности или выраженности пластических свойств нервной системы и от степени наносимого повреждения заставила нас выяснить — смогут ли высшие отделы центральной нервной системы черепах компенсировать нарушения, являющиеся результатом более глубоких повреждений спинного мозга, чем поперечная перерезка его задней половины? Для ответа на этот вопрос мы у трех взрослых черепах произвели больше половины перерезки спинного мозга. Однако на протяжении свыше четырех месяцев ни у одной из черепах нарушения моторики пораженных обеих задних конечностей не компенсировались. Хотя между задними и передними половинами существуют рефлекторные связи (импульсы передаются через оставшуюся часть спинного мозга), однако за такой длительный период компенсированные движения, которые могут обеспечить функцию стояния, не говоря о координации движений передних и задних лапок при ходьбе, все время отсутствуют. В морфологической литературе имеется указание, что восстановительная функция задерживается при одновременном поражении симпатических ганглиев и периферических нервов [8]. Для подтверждения наших физиологических наблюдений через определенный промежуток вре-

мени мы у 7 черепах проводили гистологические исследования спинного мозга.

Кусочки спинного мозга фиксировались в 10% нейтральном формалине. Срезы готовились замораживающим способом в пределах от 15—30 микрон толщиной. Окраска проводилась гематоксилин-эозином, а также и по Бильшовски-Грос модификацией Лаврентьева.

Микроскопические исследования препаратов от 3-х нормальных черепах без повреждения спинного мозга показало, что у черепах двигательные нервные клетки передних рогов спинного мозга удлиненной формы без сильной конфигурации тела нейрона. Отростки, отходящие от тела нейронов, малочисленные. Спинномозговой канал выстлан двурядно кубическими эпендимальными клетками (рис. 1, 2).

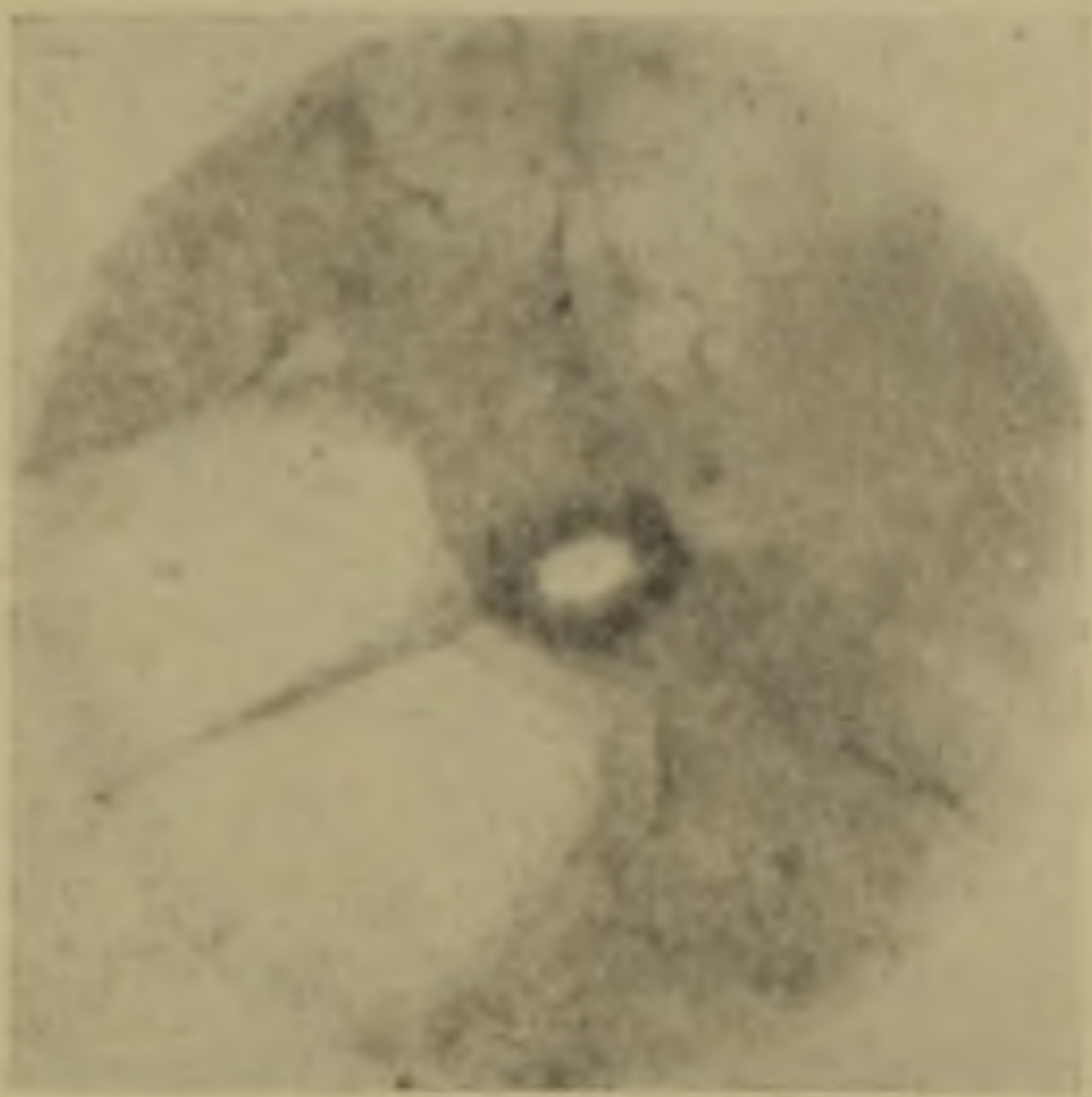


Рис. 1. Контроль. Поперечный срез спинного мозга. Видны клетки двурядной эпендимы. Гематоксилин-эозин. Ок. 8 об. 20.

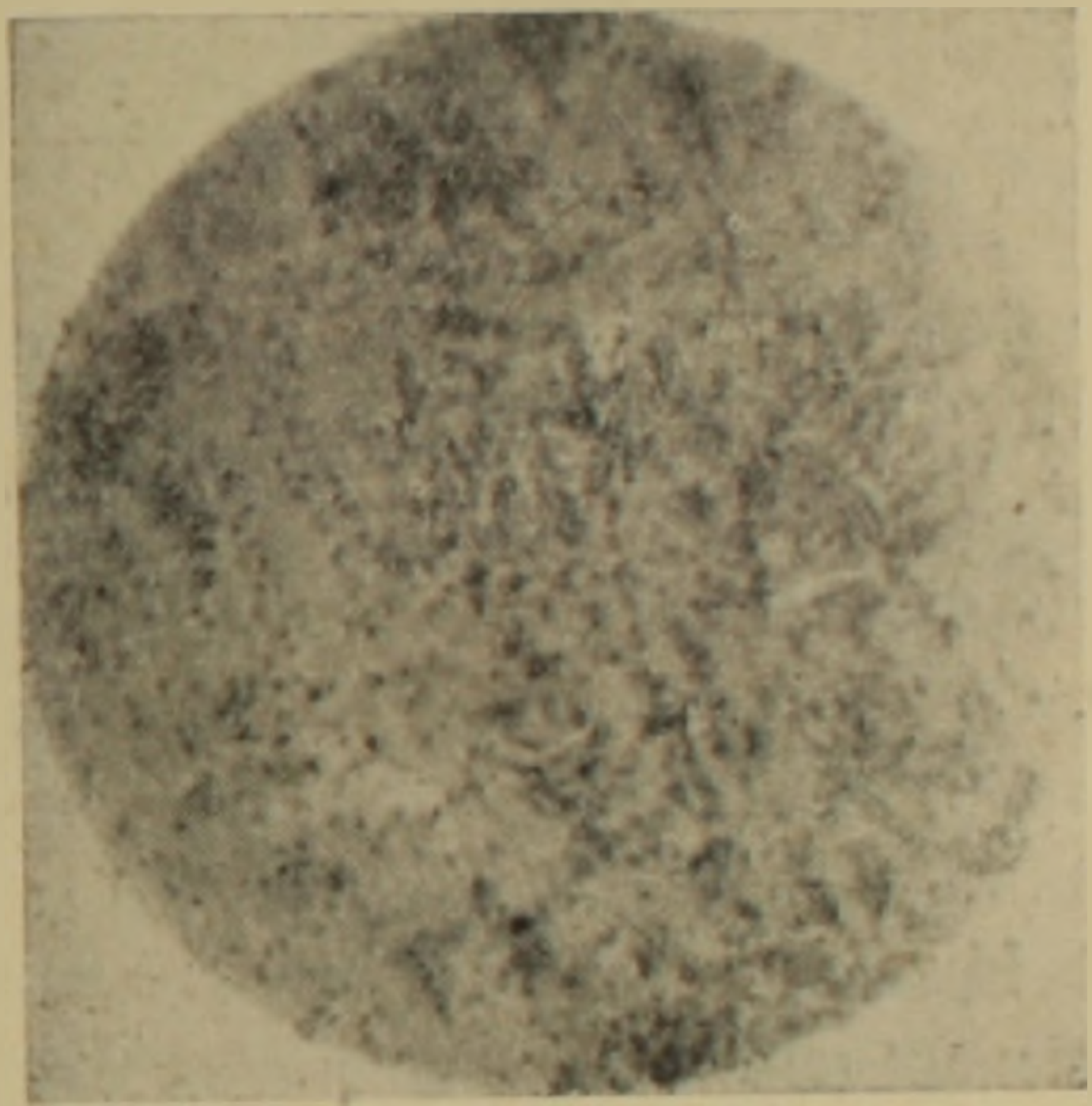


Рис. 2. Контроль. Продольный срез спинного мозга. Видны нейроны. Гематоксилин-эозин. Ок. 8 об. 20.

Черепашка № 1, самка, весом 1100 г, 22 июля 1955 г. перерезана задняя половина спинного мозга на уровне 8 спинного позвонка (поясничное утолщение). Черепашка погибла 30.IX.1955 г., т. е. через 70 дней после операции. Микроскопически обнаружено утолщение пораженного участка спинного мозга со сращением с окружающей тканью позвоночного канала. Микроскопически на продольных срезах препаратов почти всю половину занимает бесструктурная масса с единичными клеточными элементами круглой или удлиненной формы. За указанной массой отмечается мощная полоска (рис. 3) в продольном направлении, состоящая из клеток удлиненно-веретенообразной формы с пучками нервных волокон, которые идут более густо, чем в неповрежденной половине спинного мозга. Выше и ниже указанного повреждения на расстоянии до 1 мм имеется место опустошения нейронов, размножение глиальных круглых клеток с зернистой протоплазмой, а также и клеток в виде перицитов кровеносных сосудов.

Черепаша № 17, самец, весом 1100 г, 19. VII. 1955 г. перерезана задняя половина спинного мозга между 8 шейным и 1-м грудным

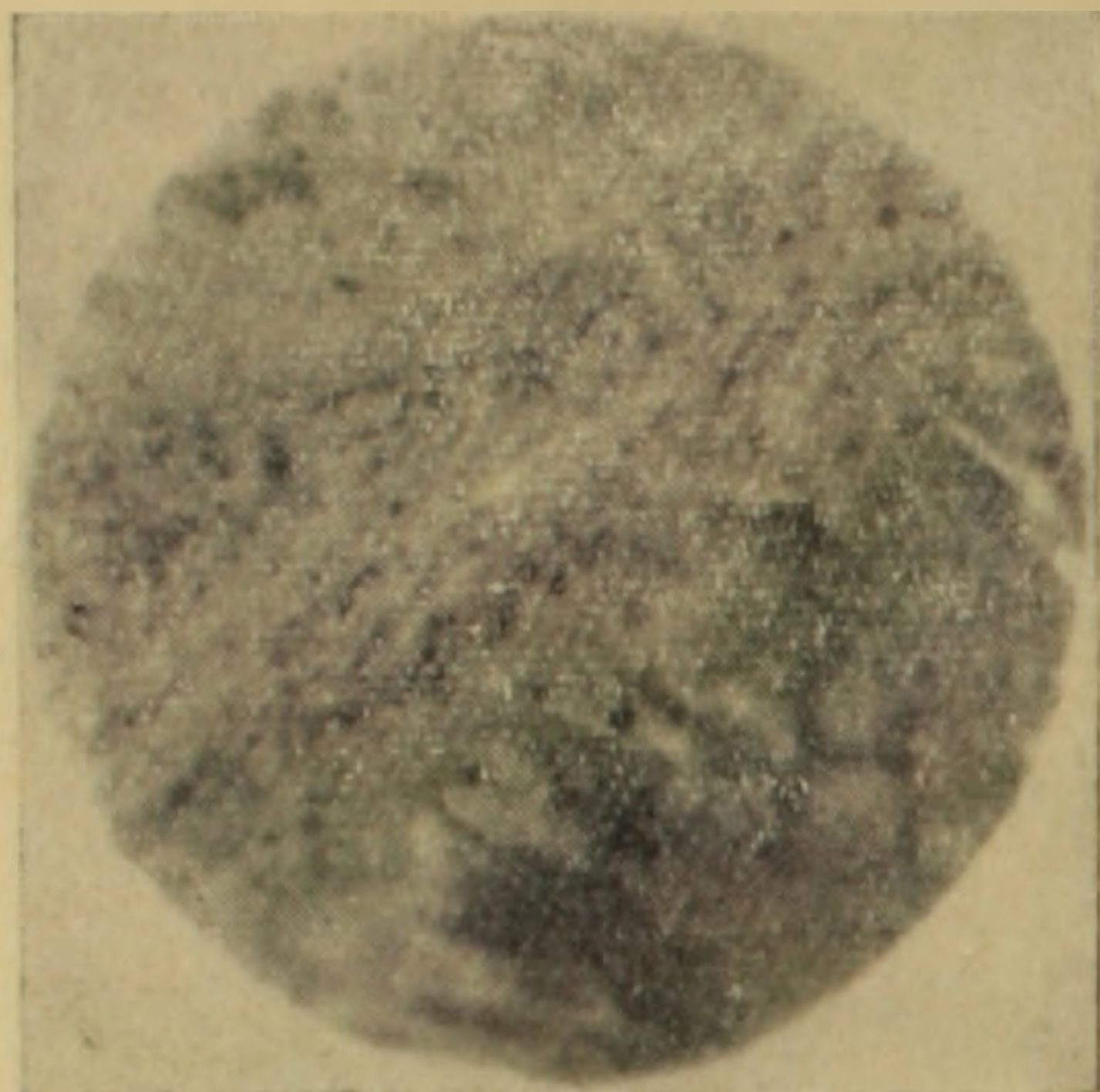


Рис. 3. Опыт. Продольный срез спинного мозга. За бесструктурной массой видна мощная полоска нервных волокон. Гематоксилин-эозин. Ок. 8 об. 20.

позвонком. 21 X 1955 г. черепаха погибла. Таким образом, через 90 дней спинной мозг был подвергнут гистологическому исследованию.

Микроскопически пораженный участок спинного мозга утолщен сращением с тканью позвоночного канала. Микроскопические препараты сагитального разреза характеризовались тем, что поврежденная задняя половина отграничивалась клеточным ростом эпендимной глии в виде непрерывного тяжа со значительным врастанием в некротическую массу. Спинномозговой канал расширен дугообразно

(рис. 4). Передняя половина спинного мозга богата нервными волокнами. Спинномозговая ткань на расстоянии 1—2 мм от повреждения бедна нейронами, имеются явления гибели нейронов, а в передней половине спинного мозга нейроны как бы гипертрофированы (рис. 5).

Идентичность гистологических картин спинного мозга у 7 других подопытных черепах делает возможным не привести описания всех случаев, но их общая морфологическая характеристика сводится к следующему: в поврежденном сегменте спинного мозга встречались нейроны с зернистостью с конгломератами. В ряде случаев изменена конфигурация тела нейрона, границы их нечетки, отростки плохо выявляются. Встречались нейроны (ближе к повреждению) с вакуолизированной протоплазмой со смещением ядра к периферии тела клетки и кариорексисы. Вокруг распавшей некротической массы задней половины отмечалось значительное количество глиальных элементов с зернистой протоплазмой [7, 9].

Отмеченная морфологическая картина в сочетании с физиологическими исследованиями позволяет прийти к следующим выводам:

1. У взрослых черепах поперечная перерезка задней половины спинного мозга вызывает неглубокие и сравнительно быстро (5—8 дней) проходящие нарушения чувствительных и в особенности двигательных функций организма ниже уровня перерезки.

2. У молодых черепах указанная операция вызывает слабо выраженные чувствительные и двигательные нарушения ниже уровня перерезки. В отличие от взрослых черепах, эти расстройства у молодых компенсируются очень быстро (в течение 24—36 часов после операции).

3. У взрослых черепах перерезка задней половины спинного мозга, произведенная больше половины, вызывает глубокие, некомпенсиру-

ющиеся нарушения чувствительных и моторных функций обеих задних конечностей. Этот факт позволяет считать, что пластичность центральной нервной системы черепах имеет свои пределы.

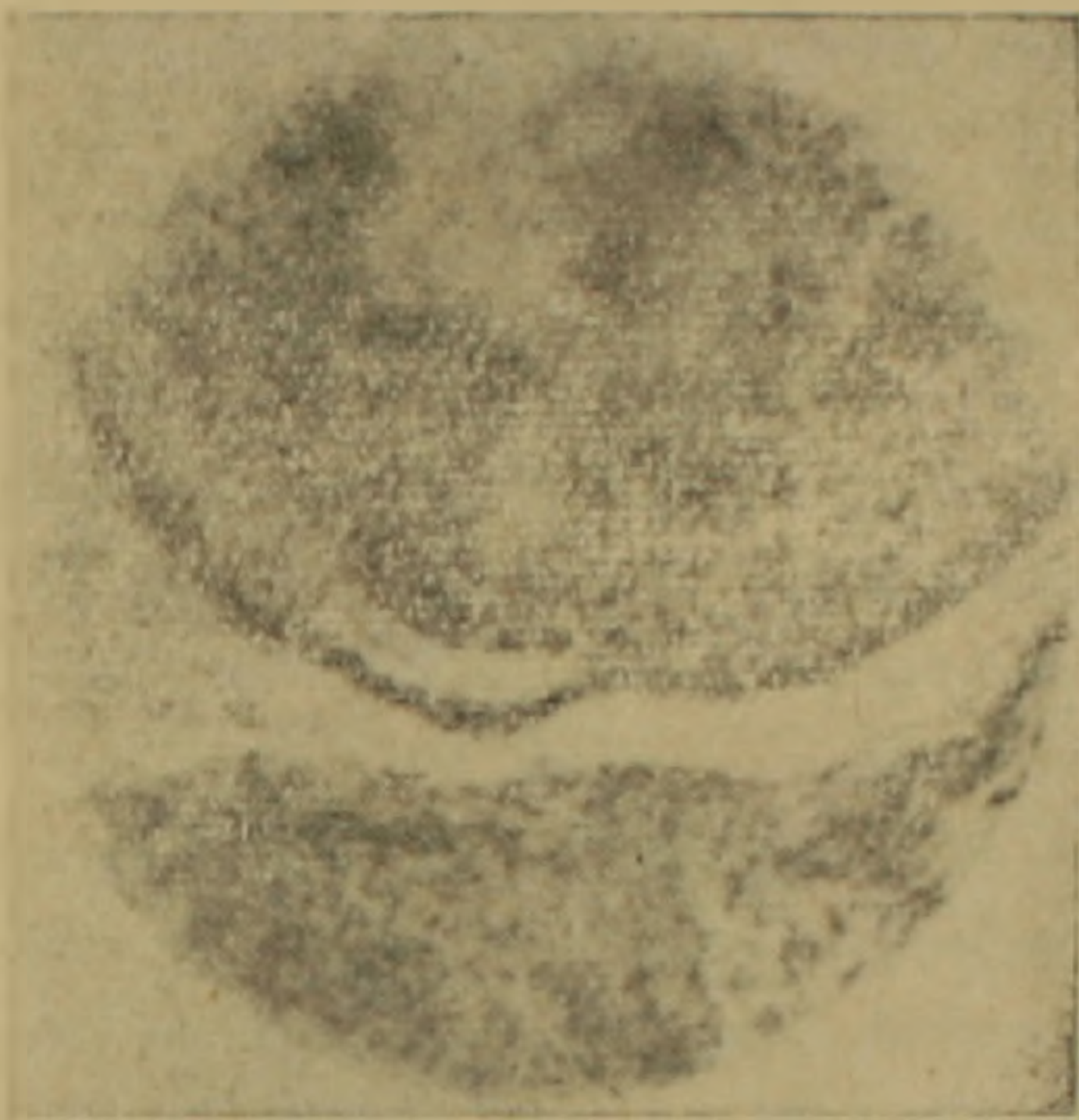


Рис. 4. Продольный срез спинного мозга. Видно дугообразное расширение спинномозгового канала, размножение эпендимарных клеток и увеличение нервных волокон. Гематоксилин-эозин. Ок. 8 об. 20.

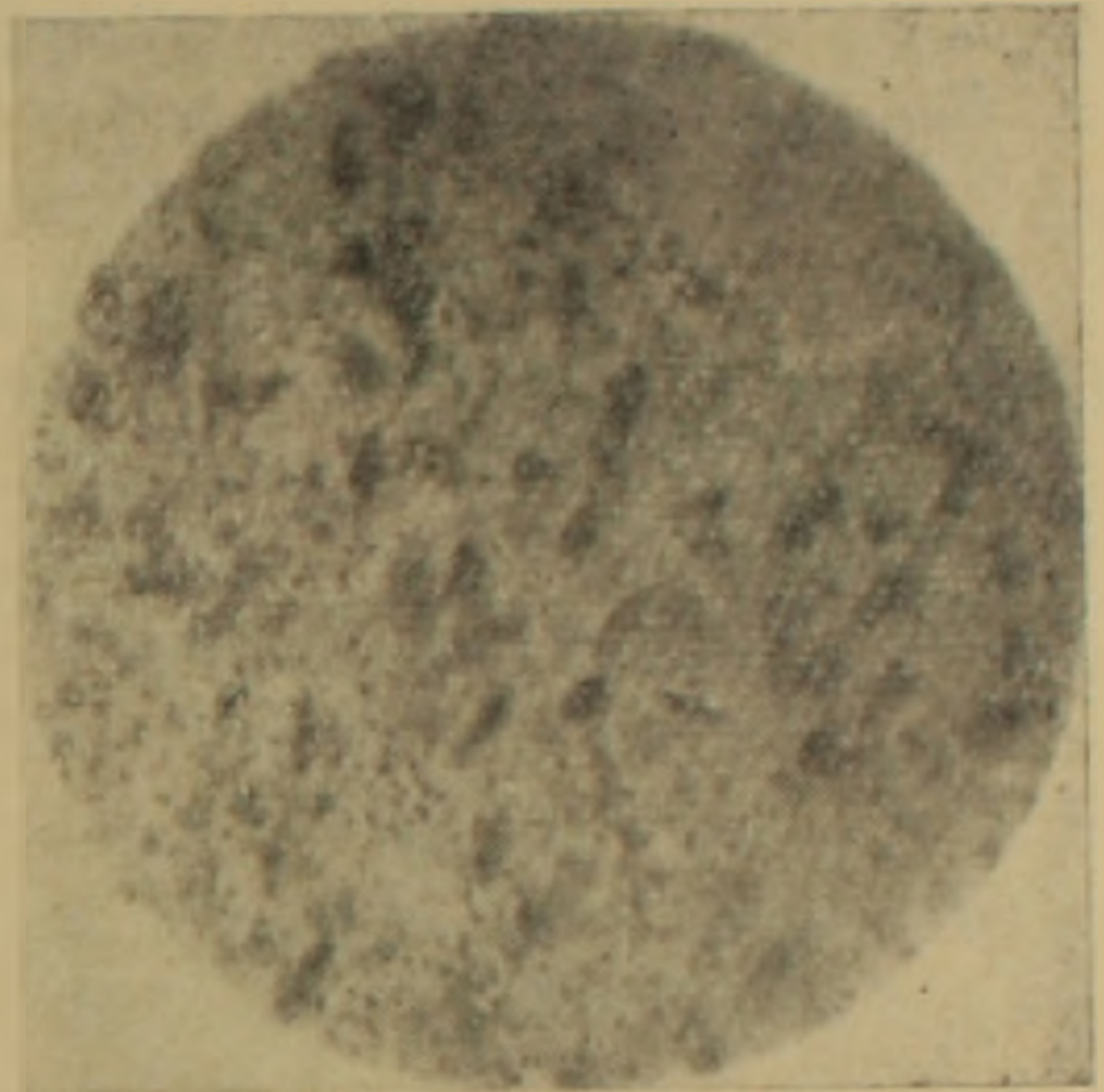


Рис. 5. Опыт. Продольный срез спинного мозга. Нейроны неповрежденного участка как бы гипертрофированы. Гематоксилин-эозин. Ок. 8 об. 20.

4. Восстановление нарушенных функций у взрослых черепах после перерезки задней половины спинного мозга обусловлено, с одной стороны, гипертрофией неповрежденных нейронов, а с другой, что самое главное, развитием, по-видимому, новых, межнейрональных связей в неповрежденной половине спинного мозга.

Кафедра гистологии Ереванского медицинского
института и Институт физиологии
Академии наук Армянской ССР

Поступило 25 X 1956

Գ. Հ. ԵՓՐԵՄՅԱՆ, Լ. Ա. ՄԱՏԻՆՅԱՆ

ԿՈՄՊԵՆՍԱՏՈՐ ՀԱՐՄԱՐՈՂԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ՀԻՍՏՈՅԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ
ԲՆՈՒԹԱԳՐՈՒԹՅՈՒՆԸ ԿՐԻԱՆԵՐԻ ՄՈՏ ՈՂՆՈՒՂԵՂԻ ՀԵՏԻՆ ԿԵՍԻ
ՀԱՏՈՒՄԻՑ ՀԵՏՈ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Կոմպենսատոր հարմարողականությունը հիստոֆիզիոլոգիական բնութագրությամբ կենդանիների մոտ, որոնց մոտ նոր է տեղի ունենում կաթնասուններին յուրահատուկ ողնուղեղի հաղորդչական ուղիների մորֆոլոգիական դիֆերենցիան, հանդիսանում է ներփայլին սխտեմի պլաստիկականությամբ հերթական խնդիրներից մեկը: Այդպիսի կենդանիներ են համարվում սողուն-

ները, որոնց թվին են պատկանում նաև կրիաները: Վերահիշյալ հարցի էքսպերիմենտալ լուծումը իրենից ներկայացնում է կենտրոնական ներվալին սխտեմի մեխանիզմների կոմպլեքսատոր հարմարողականության էվոլյուցիոն զարգացման խնդիրը: Վերահիշյալ առումով, հեղինակների կողմից փորձերը կատարվել են 16 հասակ առած և 4 երիտասարդ քաղցրահամ ջրալին կրիաների վրա: Բոլոր կենդանիների մոտ կատարվել է ողնուղեղի հետին կեսի հատում 8-րդ վզալին և առաջին կրծքալին ողների սահմանում:

Ֆիզիոլոգիական և մորֆոլոգիական հետազոտությունների հիման վրա հեղինակները հանգել են հետևյալ եզրակացություններին:

1. Հասակն առած կրիաների մոտ ողնուղեղի հետին կեսի հատումից հետո չեն առաջանում երկարատև խանգարումներ և համեմատաբար արագ (5—8 օրվա ընթացքում) հատումից դառնալիս զգալիորեն և հատկապես շարժողական ֆունկցիաները վերականգնվում են:

2. Երիտասարդ կրիաների մոտ նշված օպերացիան օրգանիզմի հատածի ստորին մասում առաջացնում է թույլ զգալիական և շարժողական խանգարումներ: Ի տարբերություն հասակն առած կրիաների, երիտասարդների մոտ արդ խանգարումները շատ արագ են կոմպլեքսացվում (օպերացիայից հետո 24—36 ժամվա ընթացքում):

3. Հասակն առած կրիաների մոտ ողնուղեղի հետին կեսից ավելի հատելու դեպքում առաջանում են խորը խանգարումներ, կոմպլեքսացիայի չենթարկվելով հետևի վերջույթների զգալիական և շարժողական ֆունկցիաները: Այդ փաստը թույլ է տալիս ընդունելու, որ կրիաների կենտրոնական ներվալին սխտեմի պլաստիկականությունը իրեն սահմաններն ունի:

4. Հասակն առած կրիաների ֆունկցիաների խանգարման վերականգնումը ողնուղեղի հետին կեսի հատումից հետո պայմանավորվում է մի կողմից՝ չփնասված ներոնների հիպերտրոֆիայով, իսկ մյուս կողմից, որ ամենագլխավորն է, ըստ երևույթին ողնուղեղի չփնասված կեսում միջներոնալ նոր կապերի զարգացմամբ:

ЛИТЕРАТУРА

1. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. С. 19, 279, 1953.
2. Заварзин А. А. Избранные труды, т. III, стр. 167, 169, 1950.
3. Матинян Л. А. Научные труды Института физиологии Академии наук Армянской ССР, т. III, стр. 65, 1950.
4. Матинян Л. А. и Адамян Ф. А. Тезисы докладов 16 конференции, посвященной вопросам высшей нервной деятельности, 1953.
5. Павлов И. П. Полное собрание трудов, т. 3, стр. 446, 1949.
6. Сеченов И. М. Физиология нервных центров, 1952.
7. Голуб Ф. М. Значение периферического отрезка поврежденного нерва в развитии нервных дистрофий, 1944.
8. Мушегян Г. П., Епремян Г. А. и Адамян Ф. А. К вопросу о регистрации периферических нервов. Научные труды Института физиологии АН АрмССР, 1950.
9. Шияневский А. Я. Влияние уровня перерезки периферического нерва на скорость его регенерации. Дисс., 1956.

Л. Е. РАХМАН

О ВЛИЯНИИ БОЛЕВОГО РАЗДРАЖЕНИЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ
К КРОВОПОТЕРЕ*

В большинстве случаев болевое раздражение предшествует кровопотере и несомненно отражается на ее исходе. Сильные продолжительные боли часто приводят к шоку (Н. Н. Бурденко [3], М. А. Бубнов [2], И. Р. Петров [6] и др.), при котором, как известно, устойчивость к кровопотере значительно понижена. Однако вопрос о влиянии кровопотери на организм, подвергшийся предварительно небольшому болевому раздражению, до настоящего времени изучен еще недостаточно полно, хотя он и имеет большой теоретический и практический интерес.

Изучение влияния несильного раздражения афферентного нерва на течение и исход кровопотери в опытах на животных проводились в лаборатории И. Р. Петрова, Т. Е. Кудрицкой [5], которая показала, что после повторных раздражений седалищного нерва (5—7 раздражений, каждое в течение 1 минуты с паузами в 10 минут), даже небольшая, медленная кровопотеря, составлявшая 13—14% всей массы крови, и не вызывавшая в контрольных опытах заметного падения кровяного давления, вызывала заметно выраженное (в среднем на 17,4%) понижение кровяного давления. Еще более заметное падение кровяного давления Кудрицкая получила при выпускании 25% всей крови. Если у контрольных собак давление при данной кровопотере снизилось на 7,2%, то у собак, перенесших нервно-болевое раздражение, снижение артериального давления, в среднем, достигло 30,8%. Таким образом, исследование Т. Е. Кудрицкой показало значительное изменение реактивности организма и его устойчивости к небольшой кровопотере, под влиянием предварительного нервно-болевого раздражения.

Настоящая работа является продолжением изучения реактивности организма и его устойчивости к кровопотере под влиянием небольшого нервно-болевого раздражения. В отличие от опытов Т. Е. Кудрицкой нас интересовало влияние болевого раздражения на устойчивость организма к массивной кровопотере.

Методика. Эксперименты проводились на собаках. Животные без предварительного введения наркотиков, фиксировались на спине. Под местной анестезией (1/4% новокаина) отпрепаровывались левая сонная артерия, правая бедренная артерия и правый седалищный нерв или правый бедренный нерв. В левую сонную артерию вставлялась стеклянная канюля для регистрации артериального давления, которое производилось на заколоченной ленте кимографа с помощью ртутного манометра.

* Работа проводилась под руководством чл.-корр. АМН И. Р. Петрова.

Изучались следующие показатели: поведение животных, артериальное давление, пульс и дыхание. Раздражение седалищного или бедренного нервов проводилось электрическим током (сапный аппарат Дюбуа, расстояние между катушками 10 см) и длилось 25—30 секунд с перерывами в 10 минут. Всего наносилось 3 раздражения. После последнего раздражения все животные до начала кровопускания лежали 20 минут на операционном столе. Затем производилось массивное кровопускание из бедренной артерии в течение 37—42 минут до наступления клинической смерти.

Результаты собственных исследований. Величина смертельной кровопотери в 7 контрольных опытах была в пределах 65,5—84,3%, составляя в среднем 74,8% всей массы крови. Собаки погибали через 40—50 минут после начала кровопускания.

В 9 опытах изучалось влияние раздражения седалищного нерва на течение и исход кровопотери. Раздражение электрическим током седалищного нерва во всех случаях сопровождалось бурной двигательной реакцией животного, учащением пульса и дыхания. После первого раздражения кровяное давление повышалось на 16—30 мм Hg и через 3—5 минут возвращалось к первоначальной величине. Второе раздражение вызывало повышение артериального давления на 10—22 мм Hg. Двигательная реакция была выраженной. После третьего раздражения в двух случаях (опытах № 116, 118) артериальное давление не повысилось, а двигательная реакция была слабо выражена. В остальных опытах отмечалось повышение кровяного давления на 6—12 мм Hg.

После трехкратно наносимых раздражений на седалищный нерв, собаки обычно лежали спокойно, между тем как после фиксации к столу без наркоза они периодически проявляли двигательное беспокойство.

Через 15 минут после последнего болевого раздражения в 4-х опытах (113, 117, 118, 119) наблюдалось повышение артериального давления на 6—14 мм Hg по сравнению с исходным. В 2-х опытах (116, 121) давление не изменилось, а в 3-х опытах (114, 115, 120) понизилось на 6—12 мм Hg в сравнении с исходным (табл. 1).

Несколько иная картина наблюдалась в опытах с раздражением бедренного нерва.

После каждого раздражения бедренного нерва наблюдалась выраженная двигательная реакция животного, сопровождавшаяся повышением кровяного давления на 8—14 мм Hg. По прекращении раздражения возбуждение животного постепенно исчезало и кровяное давление приходило к первоначальной величине. После трехкратного раздражения поведение животных мало отличалось от исходного.

Через 15 минут после нанесения последнего раздражения во всех опытах наблюдалось повышение артериального давления на 4—8 мм Hg. Лишь в одном опыте (104) отмечалось падение кровяного давления на 14 мм Hg. (табл. 2).

У собак, перенесших раздражение электрическим током седалищного нерва, с началом кровопускания отмечалось резкое падение кровяного

Т а б л и ц а 1

Изменение кровяного давления и величина смертельной кровопотери у собак после раздражения седалищного нерва

№ опыта	Пол	Вес в кг	Возраст	Упитанность	Время кровоп. в мин	КД до опыта в мм Hg	КД после раз- драж. сед. нер- ва в мм Hg	Объем смер- тельной кровопотери		Продолж. жизни после кровопотери в мин
								в %	в мл	
113	Самец	16	8 лет	хор.	40	110	150	39	480	9
114	Самец	25,6	7 лет	хор.	40	136	126	41	820	12
115	Самец	18,2	9 лет	хор.	40	160	148	39,3	550	3
116	Самка	16,6	5 лет	хор.	38	140	140	34,4	430	—
117	Самец	25,2	6 лет	хор.	40	130	144	37,1	720	—
118	Самец	10,9	3 года	уд.	37	126	132	32,7	275	7
119	Самка	10	2 года	уд.	42	120	128	31	240	12
120	Самец	12,8	4 года	хор.	40	166	160	39	390	25
121	Самец	14,6	6 лет	хор.	40	130	130	36,3	401	20

Т а б л и ц а 2

Изменение кровяного давления и величина смертельной кровопотери у собак после раздражения бедренного нерва

№ опытов	Пол	Вес в кг	Возраст	Упитанность	Время кровоп. в мин	КД до опыта в мм Hg	КД после раз- дражен. бед- ренного нерва в мм Hg	Объем смер- тельной кровопотери		Продолж. жизни после кровопотери в мин
								в %	в мл.	
104	Самка	8,5	1 год	уд.	38	130	116	63	410	4
105	Самка	10,5	2 года	уд.	38	136	140	62,5	500	5
106	Самец	10,9	2 года	уд.	39	130	138	54,7	460	3
107	Самка	6,5	1 год	уд.	36	110	114	48	240	—
108	Самка	10,2	3 года	хор.	40	120	128	60	480	3
109	Самка	9,3	3 года	хор.	40	140	146	53,1	380	5
110	Самец	14	2 года	хор.	40	150	154	71,3	770	9
111	Самка	11,7	5 лет	хор.	40	124	130	74,4	670	7
112	Самка	13	4 года	хор.	40	120	128	52	520	16

давления, которое быстро снижалось до минимальных цифр. Уже после потери 20—25% всей массы крови в 4-х опытах из 9 мы наблюдали появление волн третьего порядка на кривой артериального давления. Дыхание во всех случаях урежалось, становилось неравномерным, с отдельными глубокими вдохами, особенно в терминальном состоянии. Пульс становился малым, частым. Величина смертельной кровопотери после нервно-болевого раздражения седалищного нерва была в пределах 31—41%, в среднем 35,6% всей массы крови животного, т. е. значительно меньше, чем в контрольных опытах.

Кровопускание, производимое после раздражения электрическим током бедренного нерва, давало менее резкое падение кровяного давления.

Воли 3-го порядка на кривой артериального давления мы не наблюдали. Дыхание в начале кровопускания учащалось, а в дальнейшем, при большой кровопотере, становилось редким, прерывистым, переходя к концу кровопускания в агональное. Во всех опытах отмечалось учащение пульса, исчезающего к концу кровопускания. Величина смертельной кровопотери после раздражения бедренного нерва была в пределах 48—74,4%, в среднем составляя 59,7% всей массы крови, а между тем в контрольных опытах, как уже отмечалось, средняя величина смертельной кровопотери равнялась 74,8% всей крови.

Обсуждение результатов исследования. Из приведенных данных видно, что объем смертельной кровопотери у животных, предварительно перенесших раздражение чувствительного нерва был значительно меньше, чем у контрольных. Болевое раздражение, как известно, вызывает значительное изменение функции центральной нервной системы и вторично эндокринных желез, с чем и можно связать изменение реактивности после болевой травмы. Раздражение афферентных нервов, как известно, может вызвать как повышение, так и понижение артериального давления в зависимости от функционального состояния центральной нервной системы в момент нанесения раздражения, что получило подтверждение в наших опытах. При раздражении седалищного нерва в 4-х опытах кровяное давление повысилось, в 3-х опытах оно понизилось и в 2-х осталось без изменений. При раздражении бедренного нерва мы наблюдали в 8-ми опытах повышение кровяного давления, и в одном опыте оно понизилось. Разницу в изменении сосудистого тонуса при раздражении различных афферентных нервов, видимо, можно объяснить различным количеством чувствительных волокон, несущих раздражение с периферии к центру.

Исследованиями И. Р. Петрова с сотрудниками установлено, что резкое возбуждение центральной нервной системы сопровождается изменением сосудистых рефлексов. Еще в 1934 г. П. П. Гончаров и И. Р. Петров [4] обнаружили исчезновение депрессорных сино-каротидных рефлексов в период возбуждения при раздражении головного мозга. Позднее Е. И. Антипенко [1] наблюдал ослабление прессорного сино-каротидного рефлекса после раздражения афферентного нерва.

Как известно, компенсация кровопотери происходит вследствие рефлекторного спазма сосудов, тахикардии, учащения дыхания и др. изменений, возникающих в результате раздражения соответствующих рецепторов сосудистых стенок. Вероятно, ослабление прессорных рефлексов, имевшее место в наших опытах, создало неблагоприятные условия для восстановления кровяного давления. Характерно, что даже сравнительно непродолжительное раздражение седалищного и бедренного нервов, при котором клинически в поведении животных мы не могли отметить каких-либо существенных изменений, вызывало значительное понижение их устойчивости в кровопотере.

Полученные данные убедительно показывают, что даже сравнитель-

но небольшая болевая травма вызывает изменение реактивности организма и устойчивости его к кровопотере. Так, если в контрольных опытах величина смертельной кровопотери в среднем равнялась 74,8% всей крови, то после непродолжительного раздражения бедренного нерва она равнялась, в среднем, 39% всей крови, а несильное раздражение седалищного нерва являлось даже причиной гибели животных уже при потере, в среднем, 35,6% всей массы крови животного.

В ы в о д ы

1. Сравнительно легкая болевая травма, наносимая раздражением нервов электрическим током, вызывает заметное понижение устойчивости к тяжелой кровопотере.

2. Понижение устойчивости животных к кровопотере при одинаковом по интенсивности раздражении нервов электрическим током зависит от особенностей раздражаемого нерва.

3. Понижение устойчивости к кровопотере после болевого раздражения нередко внешне не проявляется сколько-нибудь четкими клиническими признаками.

Кафедра патологической физиологии
Военно-медицинской академии
им. С. М. Кирова (Ленинград)
и Военный госпиталь 372 (Ереван).

Поступило 26 III 1957

Լ. Ե. ՌԱԽՄԱՆ

ԱՐՅԱՆ ԿՈՐՍՏԻ ԿԱՅՈՒՆՈՒԹՅՈՒՆՐ՝ ԿԱԽՎԱԾ «ՅԱՎԻ» ԳՐԳՌՈՒՄՆԵՐԻՑ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Այս աշխատության մեջ բերվում են տեղեկություններ օրդանիզմի կարունություն մասին՝ մեծ քանակությամբ արյուն կորցնելու դեպքում էլեկտրական հոսանքի միջոցով թույլ «ցավի» գրգռումներ առաջ բերելով:

Ստացված տվյալները ցույց են տալիս, նր նստալին և ազդրալին ներվերի նախնական գրգռումները, ստուգիչ դիտողությունների համեմատությամբ, առաջ են բերում մահացու արյունահոսության զգալի նվազում:

Եթե մահացու արյունահոսության տվյալներն ստուգիչ փորձերում համեմատել են արյան ամրոզ մասնաչի 65,5—84,3 %-ին, ապա նստալին ներվի գրգռման ժամանակ ալդ տոկոսն իջնում է մինչև 35,5-ի, իսկ ազդրալին ներվի գրգռման ժամանակ՝ մինչև 59,7-ի:

Եզրակացություններ

1. Համեմատաբար թեթև «ցավի» գրգռումը, որն առաջ է բերվում էլեկտրական հոսանքի օղնությամբ ներվերի գրգռումով, առաջացնում է արյան ծանր կորստի կարունության իջեցում:

2. Կենդանիների մոտ, արյան կորստի կախումթյան իջեցումը, որն առաջ է բերում էլեկտրական հոսանքի միջոցով ներվերի գրգռում, կախված է տվյալ ներվի յարահատկությունից:

3. «Ցավի» գրգռումների հետևանքով առաջ բերված՝ արյան կորստի կախումթյան իջեցումը երբեմն կլինիկորեն չի արտահայտվում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Антипенко Е. Н. Первая Всесоюзная конференция патофизиологов.
2. Бубнов М. А. Комплекс боли и нервно-сосудистый фактор в происхождении первичного травматического шока. М., 1940.
3. Бурденко Н. Н. Шок. Центральный меджурнал, том 12, 4, С—333—406. 1933.
4. Гончаров П. П. и Петров И. Р. О центральной регуляции кровообращения и дыхания. Физиологический журнал СССР, т. 17, 1934.
5. Кудрицкая Т. Е. Влияние кровопотери на организм, перенесший нервно-боленое раздражение. В кн. Труды ВМА, том X, VII, 1952.
6. Петров И. Р. Шок и коллапс. Моногр. Изд. ВМА, Л., 1947.
7. Петров И. Р. Труды ВМА им. С. М. Кирова. IV, стр. 23—36, 1935.

ИССЛЕДОВАНИЯ Л. А. ОРБЕЛИ ЗА 1903—1911 гг.

Л. А. Орбели свою научную деятельность начал еще будучи студентом Военно-медицинской академии и в 1903 г. получил золотую медаль за работу под заглавием «Сравнение работы пепсиновых желез до и после перерезки блуждающих нервов».

После окончания Военно-медицинской академии он совместил службу во флоте с экспериментальными исследованиями, а в 1908 г. защитил докторскую диссертацию и целиком переключился на научную работу.

1909—10 гг. он был в заграничной научной командировке, где выполнил целый ряд экспериментальных исследований.

В 1911 г. Л. А. Орбели получает звание приват-доцента Военно-медицинской академии.

В Ленинградском филиале Центрального Государственного Военно-исторического архива хранится Дело относительно получения звания приват-доцента Л. А. Орбели. Здесь наряду с другими документами находится рапорт, направленный в конференцию Военно-медицинской академии, комиссии по рассмотрению ученых трудов кандидатов на приват-доцентуру. Вслед за рапортом идут рефераты научных работ Л. А. Орбели, выполненных им с начала научной деятельности вплоть до 1910 г. Эти рефераты принадлежат перу Л. А. Орбели.

Публикуя ниже эти документы, мы исходим из следующих соображений: вышеупомянутые работы были напечатаны почти полвека назад, большая часть их на иностранных языках, в дальнейшем они не вошли в сборники научных трудов их автора и в данное время представляют библиографическую редкость; эти рефераты являются аннотациями работ Л. А. Орбели, из которых можно получить определенное представление о том, что считает автор более важным в аннотированных работах.

Тексты мы приводим без каких-либо сокращений, сделав только краткие подстрочные примечания, при составлении которых пользовались биобиблиографией Л. А. Орбели, изданной АН СССР в 1946 г.

Рефераты не датированы и вероятная дата первых трех рефератов 1909 г., остальных — 1911 г.

А. А. Лалаян

АРХИВНАЯ КОПИЯ*

В конференцию Императорской Военно-медицинской Академии

РАПОРТ

Доктор медицины Левон Абгарович Орбели, командированный конференцией академии на 2 года (1909—1910 гг.) для усовершенствования в заграничных лабораториях и ищущий теперь звания приват-доцента академии по кафедре физиологии животных, работал: по физиологии в лабораториях профессоров: И. Павлова, здесь, Е. Нering'a в Лейпциге, Garte-p'n'a в Гиссене и Langelen'a в Кембридже; по анатомии мозга у проф. Fleesig'a в Лейпциге и по анатомии и физиологии морских животных самостоятельно на международной морской станции в Неаполе.

* ФУГВИА. ф.749, оп. 42, д. 156, лл. 4—5. Рапорт написан рукой И. П. Павлова. Подписи автографа.

3. Им представлено 10 печатных физиологических работ:

1. Сравнение работы пепсиновых желез, до и после перерезки ветвей блуждающих нервов. Архив биологических наук, т. XII.
2. Условные рефлексy с глаза у собаки. Диссертация. 1908 г.
3. К вопросу о локализации условных рефлексов в центральной нервной системе. Труды Общества русских врачей в СПб. 1908 г.
4. Die Abhängigkeit der electromotorischen Wirkungen der Froschhaut von den Eigenschaften der Ableitungsflüssigkeiten. Zeitschrift f. Biologie. 132, IV.
5. Совместно с R. Dittler'ом. Über die Herstellung gleicher Helligkeit auf ungleich gestimmten Sehfeldsteilen Pflüger's Arch. Bd 132, 1910.
6. Совместно с R. Dittler'ом. Über das Verhalten des Dreibildphänomens bei Reizung des Sehorganes mittels zweier bewegter verschiedenfarbiger Lichtquellen Pflüg. Arch. Bd. 132, 1910.
7. Совместно с E. Brücke. Die Aktionsströme der Uretermukulatur während des Ablaufes spontaner Wellen. Pflüg. Arch. Bd. 133, 1910.
8. Совместно с J. Langley. Observations on the sympathetic and sacral autonomic system of the frog. Journal Physiology. V.21. 1910.
9. Совместно с J. Langley. Some observations on the degeneration in the sympathetic and sacral autonomic nervous system of amphibia following nerve section. Journal of Physiol. V. XLII, 1911.
10. Совместно с J. Barcroft. The influence of lactic acid upon the dissociation curve of blood. Journal of Physiol. V. XLI. 1910.

Как видно из этого перечня, работы д-ра Орбели относятся ко многим важнейшим отделам физиологии.

Прилагаемые при сем отдельно рефераты свидетельствуют, что работы доктора Орбели отличаются безупречностью применения методики, очень тонким анализом наблюдаемых явлений и осторожностью и точностью в выводах. Этими работами установлено значительное число новых и важных физиологических фактов.

В силу всего этого комиссия признает д-ра Орбели по его научной компетентности и научным заслугам вполне достойным звания приват-доцента по кафедре физиологии; почему д-р Орбели должен быть допущен для испытания его лекторских способностей, к чтению пробных лекций.

Проф. И. Павлов
Проф. Н. Кравков
Проф. М. Ильин

Л. Орбели

«Сравнение работы пепсиновых желез до и после перерезки ветвей блуждающих нервов»*.

* Работа опубликована в Тр. об-ва русск. врачей в 1903, год 71, сентябрь-октябрь, с. 95—108. Реферат опубликован в приложении Изв. Воен.-мед. акад. 1909 г., т. XVIII, № 2, стр. 123—125.

Работа посвящена вопросу об участии блуждающих нервов в нормальной отделительной работе желудка. Автор изучал нормальную отделительную работу изолированного, по методу Павлова, желудочка (с сохранением блуждающих нервов), затем перерезал серозно-мышечный мостик, который соединял изолированный желудочек с большим желудком и по которому шли в маленький желудочек ветви блуждающих нервов (иначе говоря, превращал Павловский желудочек в Гейденгайновский). Таким образом получилась возможность изучить работу того же самого изолированного желудочка при совершенно тех же условиях, как в норме, но только без влияния блуждающих нервов. Отличие этой методики от методики предшествовавших авторов заключается в том, что сравнение проводилось не только на одной собаке, но на одном и том же кусочке слизистой оболочки, а во-вторых, перерезка нервных ветвей в серозно-мышечной пластинке обеспечивала полное сохранение нормальных условий, так как большой желудок, поджелудочная железа и кишка сохраняли вполне свою иннервацию. Следовательно, влияние перерезки секреторных нервов не затемнялось никакими побочными обстоятельствами.

Производя, таким образом, точное и подробное сравнение работы желудка до и после перерезки нервов, автор показал, что перерезка ветвей блуждающих нервов резко сокращает работу желудочных желез: уменьшается выработка жидкой части сока (воды и кислоты) и растворенного в ней фермента; при чем количество воды и кислоты уменьшается равномерно, так что концентрация раствора кислоты остается нормальной; выработка же фермента понижается в более значительной степени, так что наряду с уменьшением общего количества фермента замечается и понижение концентрации.

Изучение отдельных моментов показало, что это уменьшение секреции должно быть приписано выпадению так называемого «психического» отделения, действие же так называемых химических возбудителей в значительной степени сохраняется. Более подробно автор остановился на третьем моменте работы желудочных желез, на задерживающем действии жира, и показал, что перерезка блуждающих нервов ведет к уничтожению задерживающего влияния жира, тогда как гиперсекреторная фаза в поздние часы при жирной пище сохраняется. Для объяснения последнего обстоятельства автор испытал действие чистого жира и нашел, что жир в поздние часы, вероятно, после распада в двенадцатиперстной кишке, вызывает отделение желудочного сока (факт впоследствии подтвержденный и разработанный в диссертации Пионтковского) и что это секреторное действие продуктов переваривания жира происходит независимо от блуждающих нервов. Полное подтверждение этих данных получилось в изменениях хода отделения при разных сортах пищи. Далее автором отмечено постепенное и неуклонное понижение работоспособности желудка с перерезанными нервами, приводящее в конце концов (по прошествии 1 года и 9 мес.) почти к полной бездеятельности его.

Микроскопическое исследование не обнаружило каких-либо замет-

ных изменений в строении желез, так что это понижение работоспособности должно быть приписано понижению возбудимости секреторного аппарата.

В заключение автор приводит несколько опытов, касающихся механизма действия алкоголя на желудочные железы. Из опытов этих явствует, что алкоголь возбуждает желудочные железы отчасти рефлекторно (по блуждающим нервам, отчасти через кровь, но и в последнем случае алкоголь действует при посредстве нервов (вероятно, симпатических), так как атропин вполне парализует секреторное действие алкоголя.

Л. Орбели

«Условные рефлексы с глаза у собаки» (докторская диссертация)*.

Работа представляет из себя экспериментальное исследование, входящее, как один из отделов, в систему учения об условных рефлексах, разрабатываемую в лаборатории проф. И. П. Павлова. Чтобы разобраться в характере и значении нового научного направления, автор обратился к критической философии, результатом чего явилось «Введение», в котором автор доказывает с точки зрения современной теории познания необходимость объективного изучения всех жизненных отправлений животных.

В следующей главе автор дает сжатое и систематизированное изложение всего существующего материала об условных рефлексах и рисует, таким образом, общую картину современного состояния учения об условных рефлексах, а вслед за тем дает характеристику этого учения: он подчеркивает полное соответствие этой научной дисциплины тем требованиям теории познания, которые изложены были в «Введении», и сравнивает учение проф. Павлова со взглядами других сторонников объективного метода (т. Бэра, Бэтэ, Икскулля, Циглера, Леба). Специальная часть работы начинается с обзора литературных данных по вопросу о реакции собаки на световые раздражения: из обзора этого обнаруживается, что до настоящего времени систематического изучения вопроса почти не было. Что касается собственного исследования автора, то оно представляет первый опыт систематического изучения реакции собаки на световые раздражения.

Методика наблюдения автора заключалась в том, что он сочетал у собак еду с возникновением определенных световых явлений на экране, образовывал таким образом искусственные условные слюноотделительные рефлексы на световые раздражения, а затем изучал зависимость условных рефлексов от тех или иных различий (качественных и количественных) в световом раздражении.

* Диссертация опубликована в 1908 г. Реферат опубликован в приложении Изв. Воен.-мед. акад. 1909 г., т. XVIII, № 2, стр. 125—128, № 3, стр. 129—130.

Первый частный вопрос, на котором останавливается автор, это: являются ли лучи различной преломляемости (различных цветов) различными раздражителями для нервной системы собаки. После целого ряда вариаций опытов, в которых автору не удалось выработать у собаки различное отношение к различным цветам, автор говорит, что «в спорном вопросе о способности собаки различно реагировать на лучи различной преломляемости» ему приходится высказываться в отрицательном смысле, в своих наблюдениях автор не нашел никаких указаний на различное действие различных лучей.

Второй вопрос касается интенсивности светового раздражения. На основании ряда опытов автор утверждает, что интенсивность раздражения (степень положительного или отрицательного колебания в силе света) оказывается существенно важной, так как более сильному раздражению соответствует более сильный эффект. Этот факт важен тем, что обнаруживает в условном рефлексе те же отношения как и в простых рефлексах. Однако автор заметил, что это общее свойство нервных реакций может быть в случае условных рефлексов маскировано, так как при известной степени возбудимости собаки, уже слабые раздражения могут давать настолько большой эффект, что раздражения более сильные уже его не увеличивают. Но и тут значение силы раздражения является только маскированным, так как сильные раздражения могут вызывать значительный эффект еще в то время, когда слабое раздражение уже потеряло силу благодаря угасанию.

Далее автор задается вопросом: чем определяется сила светового раздражения. На основании ряда опытов он делает вывод, что сила светового раздражения зависит не только от степени колебания интенсивности света, но и от размеров освещаемой площади, причем эти два условия могут взаимно компенсировать друг друга.

В-четвертых, автор останавливается на вопросе о значении прерывистого и постоянного раздражения и рядом специально поставленных опытов показывает, что на условных рефлексах повторяется характерное свойство нервной ткани отвечать на прерывистое раздражение более сильным эффектом, чем на раздражение постоянное.

Вслед за этим, автор, опять-таки специально поставленными опытами, показывает, что на условных рефлексах с глаза обнаруживается общее свойство нервной системы приходить в состояние возбуждения, преимущественно в момент приложения раздражения и отвечать на короткие, одиночные раздражения длительным эффектом. Однако, благодаря некоторым особым свойствам условных рефлексов (приспособляемости к определенной длительности раздражения), это явление может быть замаскировано. Отчетливо эта способность выступает лишь в тех случаях, когда условный рефлекс образован при точном совпадении начала светового раздражения с безусловным рефлексом. Следовательно, в этих опытах автором были исследованы в применении к условным рефлексам основные свойства нервной деятельности, изученные общей нервной физио-

логией на нервном волокне и простом рефлекторном аппарате. В столь особенных с первого взгляда реакциях, как условные рефлексы, автору удалось выискать эти общие свойства нервных реакций и, таким образом, сблизить условные рефлексы с более простыми нервными процессами и подвести под общие с ними законы. А вместе с тем, отделились и отличительные свойства условных рефлексов, маскирующие эти общие законы.

Дальнейшая часть работы посвящена вопросу, чем определяются для собаки качественные различия в световом раздражении: воспринимается ли форма предметов, их движение, направление этого движения, как особые стороны световых раздражений и могут ли они управлять реакциями собаки.

Прежде всего автор останавливается на значении формы предметов. Оказалось, что в первое время по образованию рефлекс определяется самым фактом появления фигуры, независимо от формы ее; все фигуры при равной величине и силе освещения действуют одинаково. Далее вырабатывается разница: действует ли та фигура, появление которой сочеталось с едой, а все другие перестают действовать. Выработка этого различия происходит постепенно, проходя через ряд характерных фаз, подробно рассмотренных и изученных автором. Посредством контрольных опытов автор доказывает, что выработанная разница в действии двух фигур зависит именно от разницы в форме, а не от каких-либо иных различий.

Далее, автор показал, что вторым условием качественного различия световых раздражений является движение предметов в поле зрения. При этом значение движения, как особой стороны раздражений, выступает сразу, а значение направления сначала маскировано (как и значение формы), так как разницы в действии различных по направлению движений сначала не наблюдается, а вырабатывается она постепенно.

Автор дает общее объяснение этим фактам, а именно, объясняет это тем, что из раздражения некоторых элементов сетчатки, вырабатывается условный тормоз в отношении других элементов. Отсюда автор выводит, что между различными группами элементов сетчатки устанавливается такое же отношение, как между различными воспринимающими аппаратами целого организма.

Л. Орбели.

«К вопросу о локализации условных рефлексов в центральной нервной системе»*.

Работа представляет из себя доклад о результатах систематического физиологического изучения условных рефлексов собаки, у которой были

* Работа опубликована в Тр. об-ва русск. врачей, 1908, год 75, март—май, стр. 290—301. Реферат опубликован в приложении Изв. Воен.-мед. акад. 1909 г., т. XVIII, № 3, стр. 130—132.

удалены верхние половины обоих мозговых полушарий: одним горизонтальным разрезом с каждой стороны была срезана та часть полушария, которая приходилась кверху от *girus supracus*, именно — верхняя половина лобной доли, вся теменная и почти вся затылочная доля. По количеству мозгового вещества удалено около половины обоих полушарий, а по функциям: Минковская сфера кожно-мышечных восприятий, Минковская зрительная сфера, ассоциационный центр Демог'а. Сохранены обонятельные доли, Минковская слуховая сфера. Между операциями на обеих сторонах прошло 6 месяцев.

Задачу исследования составлял капитальный для учения об условных рефлексах вопрос: необходимо ли участие больших полушарий для осуществления условных рефлексов, или они могут осуществляться и при посредстве одних только остальных отделов центральной нервной системы, без участия больших полушарий.

В промежутке между двумя операциями собака не представляла резких отклонений от нормы. В это время у нее были исследованы естественные слюноотделительные условные рефлексы и образованы два искусственных: на стук метронома и на чесание кожи живота. После второй операции оказалось, что у собаки вполне сохранились натуральные условные рефлексы и искусственный рефлекс на стук метронома, а рефлекс на механическое раздражение кожи исчез безвозвратно: но не мог быть вновь образован вплоть до самой смерти собаки (через 12 мес. после второй операции и 18 мес. после первой). Не удалось также образовать рефлексов на охлаждение кожи. Наряду с этим собака вполне сохранила способность к образованию новых условных рефлексов с других воспринимающих аппаратов, так как без всякого труда удалось образовать у нее после 2-ой операции условные рефлексы на свет, на запах камфоры, впоследствии и на звук тонвариатора, и условный тормоз из звука дудки в отношении условного рефлекса на метроном. Следовательно, у собаки сохранилась способность проявлять старые и образовывать новые условные рефлексы со всех воспринимающих поверхностей, кроме кожи. Утрату кожных условных рефлексов автор считает окончательной и стойкой, так как, по собственным исследованиям автора, для восстановления рефлекса достаточно было бы восстановления функции в одном полушарии, а от первой операции прошло много месяцев.

На основании этих данных, сопоставляя их с данными других исследователей, автор заключает, что можно считать условные рефлексы функцией больших полушарий, так как удаление определенных частей мозга ведет к исчезновению условных рефлексов с определенных воспринимающих аппаратов.

Наряду с результатами систематического изучения условных рефлексов, автор описывает общие изменения в состоянии собаки, главным образом, ряд характерных двигательных расстройств, которые становятся вполне понятными, если принять во внимание утрату кожных условных рефлексов.

L. Orbell

„Die Abhängigkeit der electromotorischen Wirkungen der Froschhaut von den „Eigenschaften der Ableitungsflüssigkeiten“*.

Работа начинается с подробного литературного очерка, из которого явствует, что, несмотря на исследования целого ряда работников, вопрос о направлении кожных токов, возникающих при раздражении центробежных нервов, является до сих пор запутанным. Различные авторы и даже одни и те же авторы в различных случаях получали то входящий, то исходящий, то двухфазные токи. Автор предположил, что противоречия в результатах являются следствием существенных недостатков, присущих обычному способу отведения (посредством глиняных электродов) и устраняющих важнейшее условие правильного экспериментирования — постоянство условий. Недостатки эти заключаются в высыхании электродов и самой кожи, в изменении концентрации пропитывающих электроды растворов, в механическом давлении электродов на кожу.

Применив поэтому для отведения кожных токов в качестве электродов большие количества различных жидкостей (чем обеспечивались определенность, доступность контролю и постоянство условий отведения), автор нашел, что как основной ток (Bestandstrom), так и ответный ток при раздражении центробежных нервов закономерно меняются в зависимости от изменения служащей для отведения жидкости. Именно, при соприкосновении наружной поверхности кожи с слабыми (0,005—0,7%) растворами NaCl кожа лягушки развивает входящий основной ток (от +20,0 до +120,0 Millivolt) и отвечает на раздражение нервов развитием исходящего тока. При соприкосновении наружной поверхности кожи с водой (в особенности дистиллированной) развивается ток исходящий (до —80,0 Mv) или слабый входящий (у летних лягушек не выше +20,0 Mv, у зимних до +60,0 Mv). Раздражение нервов при этом неизменно вызывает входящий ток.

Эти реакции на раздражение нервов при вышеуказанных условиях так постоянны и регулярны, что всегда на любом препарате лягушечьей кожи можно получать попеременно и повторно то входящий, то исходящий ответный ток.

Переход «водяного типа» кожных токов в «солевой тип» происходит приблизительно при концентрации 0,003—0,005% NaCl и выражается развитием двухфазных ответных токов с преобладанием то входящей, то исходящей фазы, смотря по концентрации раствора. При концентрации 0,005—0,0075% NaCl «солевой тип» обычно выражен вполне отчетливо.

Ответные токи различного направления при отведении через воду или через солевой раствор отличаются длиной латентного периода, именно входящий ответный ток возникает позже (0,8"—2,2" от начала раздражения), чем исходящий (0,4"—1,3"). Умеренное нагревание укорачивает, умеренное охлаждение удлиняет латентный период обоих токов,

* Работа опубликована в Zs. f. Biol., 1910, Bd. 54.

но при каждой данной температуре латентный период входящего тока длиннее, чем исходящего. Поэтому можно думать, что входящий и исходящий ответные токи суть проявления двух различных физиологических процессов.

При соприкосновении наружной поверхности кожи с растворами NaCl, более крепкими чем 0,7%, обнаруживается постепенное ослабление как входящего основного тока, так и исходящего ответного тока, так что при концентрации 1,0—1,5 NaCl ответный ток снова оказывается входящим.

При соприкосновении наружной поверхности кожи с 0,3—1,0% растворами хлористого калия развивает слабый входящий основной ток (от + 2 до + 25 Mv), а раздражение нервов вызывает входящий ответный ток, которому в большинстве случаев предшествует исходящий предудар.

Сопоставляя свои результаты со старыми данными и с господствующими теориями кожных токов, автор считает для себя неприемлемой новую теорию Галеотти, согласно которой источником электромоторной силы являются электролиты, находящиеся в электродах, сама же кожа служит лишь полупроницаемой перепонкой. Отнюдь не отрицая, что в основе кожных токов лежат физикохимические явления, автор думает, что едва ли возможно столь сложно построенный и разнообразно функционирующий орган, как кожа лягушки, сравнивать *in toto* с полупроницаемой перепонкой.

Автор склоняется больше к старой Hermann'ской теории, которая видит источник электромоторной силы в химических изменениях внутри самой кожи. Изменения эти могут быть различной природы, смотря по условиям в которые поставлена кожа и особенно ее эпителиальный слой. Входящий и исходящий токи являются выражением двух различных физиологических процессов, одновременно протекающих в коже. При действии на кожный эпителий слабых растворов NaCl (0,005—0,7%) усиливается один из этих процессов, при действии воды, растворов KCl и крепких растворов NaCl — усиливается другой. Раздражение нервов особенно благоприятствует тому из двух процессов, который в данный момент благодаря господствующим условиям выражен слабее. Наблюдаемые нами электрические явления суть только алгебраические суммы двух противоположных компонентов.

R. Dittler und L. Orbell

Über die Herstellung gleicher Helligkeit auf ungleich gestimmten Schfeldstellen**.

Работа эта посвящена проверке в области зрения высказанного Fechner'ом положения, что при равной возбудимости величина возбужде-

* Работа опубликована в Pflüg. Arch. ges. Physiol., 1910, Bd. 132, H. 5—7, S. 338—352.

ния пропорциональна силе раздражения. Согласно этому положению, два раздражения, действующих на два пункта различной возбудимости, должны вызвать равное возбуждение, если сила этих раздражений обратно пропорциональна величине возбудимостей на соответствующих пунктах. В применении к зрению это значило бы, что для двух участков сетчатки, в различной степени утомленных, всегда может быть подыскано такое отношение силы раздражений, при котором независимо от абсолютной величины раздражений (абсолютной силы света) будет получаться равное возбуждение, а следовательно, и равная интенсивность или яркость ощущения. Уже 30 лет назад Hering опубликовал опыты, результаты которых стоят в противоречии с гипотезой Fechner'a. В последнее время Wirth на основании экспериментальной проверки утверждает, что положение это (закон Fechner—Helmholz'a) вполне оправдывается в довольно широкой зоне испытанных сил света.

В настоящей работе автор описывает три новых метода, при помощи которых вопрос этот может быть легко и просто проверен. Сущность всех трех форм опыта сводится к тому, что 1) известный участок сетчатки подвергают утомлению; 2) посредством подходящих сил освещения достигают равной яркости ощущения на утомленном и свежем участках сетчатки; 3) быстро вызывают пропорциональное изменение силы света на обоих участках в сторону усиления или ослабления и наблюдают, сохранится ли при этом равенство возбуждений на обоих участках.

Разница же между тремя методами заключается в средствах, при помощи которых достигалось регулирование световых раздражителей. Все три формы опытов, произведенных при различных степенях освещения и адаптации, привели к одному результату:

Если для утомленного и свежего участка сетчатки подобрать такие силы света, чтобы оба участка, несмотря на разную возбудимость, давали равное по яркости ощущение, то равенство это, вопреки утверждению Fechner'a и Wirth'a, немедленно исчезает, если освещение обоих участков будет пропорционально усилено или ослаблено хотя бы на $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ первоначальной величины.

L. Orbell und R. Dittler

„Über das Verhalten des Dreibildphänomens bei Reizung des Sehorganes mittels zweier bewegter verschic denfarbiger Lichtquellen“*.

Как известно, возбуждение, вызванное в сетчатке светом, утихает не сразу, а волнообразно: возбуждение сменяется рядом положительных и отрицательных следов, за первичным изображением с чувственными паузами следует ряд изображений, не связанных с реальным раздражителем. Из них наиболее сильным и похожим на первичное изображение является первое положительное следовое изображение.

* Работа опубликована в Pflüg. Arch. ges. Physiol., 1910, Bd. 132, H. 11--12, S. 600—606.

Hering показал, что при раздражении двумя одинаковыми движущимися поперек своей длины полосками при известной скорости движения и известном расстоянии их друг от друга, хорошо фиксированный глаз видит вместо двух три изображения, из которых первое, по объяснению Hering'a, есть реальное изображение 1-й полоски, второе обусловлено совпадением реального изображения 2-й полоски с первым положительным следом 2-й полоски, наконец, третье есть начисто первый положительный след второй полоски. Явление это названо Hering'ом «Dreibild phänomen». С целью проверки данного Hering'ом объяснения Орбели и Дитлер исследовали это явление при раздражении глаза двумя движущимися полосками различных цветов, так как в случае правильности гипотезы, можно было рассчитывать получить в среднем изображении — сложном — смешение цветов. А в последнем случае, кроме того, возникал еще более важный вопрос, чем будет обусловлен цвет третьего, чисто следового изображения: будет ли он повторением среднего смешанного цвета или одного только второго реального раздражителя?

Длинный ряд опытов показал, что среднее из трех изображений имеет цвет соответствующий смешению двух испытуемых цветов. В случае дополнительных цветов в зависимости от степени насыщенности их, преобладал либо один, либо другой цвет, и лишь при известном соотношении насыщенности среднее изображение получалось бесцветным. Иначе говоря, опыт подтвердил предположение, что среднее изображение есть результат взаимодействия одного реального раздражения со следом другого. Тем интереснее тот факт, что третье, чисто следовое изображение всегда без исключения носит чистый цвет второй реальной полоски даже в тех случаях, когда благодаря взаимодействию дополнительных цветов, в среднем изображении окраска реального раздражителя совершенно уничтожается. Это указывает на то, что в среднем изображении цветовое равновесие является результатом одновременного протекания двух противоположных процессов, и не их взаимного уничтожения.

L. Orbeli und E. V. Brücke

„Beiträge zur Physiologie der autonom innervierten Musculatur.— Die Aktionsströme der Uretermuskulatur während des Ablaufes spontaner Wellen“*.

Работа касается совершенно нового вопроса — электрических явлений, возникающих в гладкой мускулатуре при прохождении нормальной перистальтической волны. Объектом исследования явился оставленный *in situ*, слепка освобожденный от окружающих тканей и приподнятый на нитяных электродах мочеточник собаки. Электрические явления отмечались Эйнтгофенским струнным гальванометром и регистрировались фото-

* Работа опубликована в *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 1910, Bd. 133, H. 7—10, S. 341—364.

(19)

графически. Оказалось, что прохождение перистальтической волны сопровождается сложным, но вполне характерным и неизменно повторяющимся током действия. В каждой электрограмме надо различать две половины, соответственно прохождению волны через места приложения двух электродов. В токе действия, соответствующем единичному месту отведения, различаются три типичных фазы: положительный предудар, главное отрицательное колебание, положительное последствие. Наиболее редко выражена средняя главная фаза, которая и соответствует обычно наблюдаемой при возбуждении мышцы или нерва электроотрицательности. Что же касается двух положительных фаз — предудара и последствия, которые являются отличительным признаком тока действия мускулатуры уретера от других доселе изученных мышц, то авторы склонны видеть в них проявление торможения — расслабления мускулатуры уретера из предела обычного тонуса: сокращению мускулатуры каждого участка предшествует и сопутствует расслабление ее.

I. Langley and L. Orbell.

„Observations on the sympathetic and sacral autonomie system of the frog“*.

С целью выяснить общий план построения автономной нервной системы амфибий и сравнить его с таковым же у птиц и млекопитающих, Langley и Орбели произвели систематическое исследование распределения симпатических и сакральных автономных волокон. Работе предпослано анатомическое описание подвергнутых исследованию нервов, причем особое внимание обращено на типичные вариации в сплетениях спинномозговых нервов.

Метод исследования состоял в раздражении спинномозговых нервов, их корешков, *rami communicantes* и симпатического ствола на различных уровнях в связи с перерезками тех или других путей; объектом наблюдения явились внутренние органы и их сосуды и зрачок.

Распределение симпатических волокон для исследованных органов по спинномозговым нервам оказалось следующим.

В 1-м спинномозговом нерве (*hypoglossus*) не заключается симпатических волокон. В распределении симпатических волокон по спинномозговым нервам наблюдаются вариации, стоящие в связи с вариациями самих спинномозговых нервов.

Происхождение сакрально-автономных волокон для *rectum* и пузыря находится в тесной зависимости от относительных размеров нижних спинномозговых нервов; соответственно трем типам пояснично-крестцовых сплетений можно различить три типа распределения сакрально автономных нервов: передний, средний и задний. При переднем типе пояснично-крестцового сплетения сакрально-автономные волокна полностью прохо-

* Работа опубликована в J. Physiol., 1910, v. 41, № 5, p. 450—482.

Органы	Радужная, оболочка	Сердце	Пищевод, желудок, тонкая кишка, верхнее colon, селезенка и pancreas	Генератив. органы, почки жировые	Нижнее	Мочевой пузырь
Артерии			Art. intestinal communis	Art. reno-genitales	Art. mesenterioi superior	
Спинномозговые нервы	2 3	2 3 4	2 3 4 5	3 4 5 6 7	6 7	6 7

дят в 9-м нерве, при среднем типе в 9-м и 10-м, при заднем только в 10-м. Что касается 8-го нерва, то по правилу он не содержит ни симпатических, ни сакрально-автономных волокон, но в виде редкого исключения при крайних формах переднего или заднего типов в нем может оказаться немного волокон симпатических (при крайне-заднем типе) или сакрально-автономных (при крайне переднем типе).

Сопоставляя полученные результаты с имеющимися данными об автономной системе птиц и млекопитающих, авторы отмечают следующие черты сходства: у лягушки, как у птиц и млекопитающих, автономная система состоит из 1) краниального, 2) среднеспинального или симпатического и 3) сакрального автономных отделов. Область выхода симпатических волокон отделена от областей выхода краниальных и сакральных автономных волокон отделами центральной нервной системы, не дающими автономных волокон (1-й и 8-й спинномозговые сегменты).

Область влияния краниальной системы ограничивается глазом, сердцем и передними отделами пищеварительного аппарата, область влияния сакральной системы — тазовыми органами.

В противоположность этому симпатическая система захватывает своим влиянием все тело, в том числе и области влияния краниальной и сакральной системы.

Автономные нервные волокна у лягушки, как у птиц и млекопитающих, в норме выходят из спинного мозга по передним корешкам; лишь изредка они попадают в небольшом числе в задних корешках. Подобное исключение из правила наблюдается иногда и у птиц, но не у млекопитающих.

Подобно млекопитающим и у лягушек зрачковые волокна выходят несколько кпереди от сердечных, пузырьные несколько кпереди от ректальных. Распределение симпатических волокон для брюшных и тазовых органов находится в тесной зависимости от распределения артерий. Каждая артерия, отходящая от брюшной аорты, получает симпатические волокна более чем от одного спинномозгового нерва; каждый нерв, посылающий волокна к какой-либо артерии, снабжает всю область распространения

этой артерии. Наряду с этим, каждый спинномозговой нерв иннервирует симпатическими волокнами две или более артерии, так что в общем получается значительное нахождение друг на друга областей влияния не только соседних, но и отдаленных спинномозговых нервов.

Некоторые отличия заключаются, во-первых, в том, что благодаря наличию четырех или пяти пар *reno-genital'*ных артерий у лягушки наслоение областей влияния различных нервов кажется менее выраженным: напр., в толстой кишке области, орошаемые *art. mesent superior* и *art. mesent inferior* иннервируются вполне обособленно; тогда как у млекопитающих эти области отчасти иннервируются от общих спинномозговых нервов.

Вазомоторные эффекты в пузыре у лягушки выражены резче, чем у собаки, кошки и кролика. Область спинного мозга, дающая начало симпатической системе (от 2-го до 7-го нервов включительно), является у лягушки более растянутой и именно в сторону области, дающей начало плечевому сплетению.

Наконец, разница наблюдается и в ходе волокон за главным симпатическим стволом. У млекопитающих симпатические волокна, предназначенные для областей иннервируемых краниальной автономной системой, направляются туда частью вместе с краниальными нервами, частью коротким путем в виде обособленных симпатических ветвей (ветви для грудных органов). В области, иннервируемые сакральной системой, симпатические волокна почти всецело идут коротким путем (по п. *hypogastricus*). У лягушки же подобных коротких путей не имеется и симпатические волокна присоединяются всегда к автономным волокнам других систем. Ускорители сердца присоединяются к стволу блуждающего нерва по выходе последнего из черепа; симпатические волокна для пузыря и *rectum* выходят из симпатического ствола по *rami communicantes* нервов, содержащих сакрально-автономные волокна (9 и 10), и далее направляются вместе с этими волокнами по *nervus pelvicus* к пузырю и *rectum*.

Авторы заключают, что несмотря на некоторые различия, общий план построения автономной системы у лягушки тот же, что у млекопитающих и птиц.

J. Langley and L. Orbell

„Some observations on the degeneration in the sympathetic and sacral autonomie nervous system of amphibia following nerve section“*.

Работа посвящена анатомической проверке по методу дегенерации данных, полученных в предыдущей работе физиологическим методом.

У лягушек и преимущественно у жаб перерезались при соблюдении асептических требований те или другие спинномозговые нервы — по одному у каждого индивидуума (перерезались 6-й, 8-й, 9-й нервы по выходе из позвоночного канала и корешки 1, 2 и 3-го внутри канала). По истече-

* Работа опубликована в J. Physiol., 1911, v. 12, № 2, p. 113—124.

нии времени, необходимого для перерождения, животные убивались, начальные участки спинномозговых нервов, симпатический ствол и *ganglia communicantes* обрабатывались 1% осмиевой кислотой и промывались. Определенные участки подвергались расщипыванию в разбавленном глицерине; после чего производилось микроскопическое исследование и подсчет перерожденных волокон.

Результаты исследования подтвердили в главнейшем данные, полученные путем раздражения нервов. Они показали, что в центральной нервной системе имеется промежуточная зона между областью происхождения волокон краниальной автономной и симпатической систем (I-й спинномозговой нерв). Они дают основание считать, что такой промежуток существует и между областью происхождения симпатических сакрально-автономных волокон (8-й нерв). Ход волокон из отдельных спинномозговых нервов по симпатической системе вполне соответствует тому, что можно было ожидать, судя по экспериментальным данным.

Что касается некоторых мелких отличий в деталях, то авторы считают задачей дальнейшего исследования выяснить, зависят ли эти отличия от разницы в организации лягушки и жабы (на которой главным образом исследовано перерождение) или от некоторых неточностей того или другого метода.

J. Barcroft and L. Orbeli.

„The Influence of lactic acid upon the dissociation curve of blood“*.

Работа направлена к выяснению вопроса является ли установленное Barcroft'ом свойство угольной кислоты понижать способность крови к связыванию кислорода специфическим для угольной кислоты, или же является лишь частным случаем общего свойства кислот. Авторы доказали, что это свойство присуще по крайней мере еще одной кислоте — молочной, развивающейся при известных условиях в организме, почему явление это может играть важную физиологическую роль. Для исследования влияния молочной кислоты на диссоциационную кривую крови авторы пользовались разработанным Barcroft'ом и его сотрудниками «дифференциальным методом газового анализа крови», чем в настоящей работе в методику были внесены некоторые изменения, упрощающие все манипуляции и уменьшающие количество потребной для анализа крови настолько, что возможно применение этого метода к очень маленьким животным и к человеку. Авторы сравнивали: во-первых, диссоциационные кривые дефибринированной овечьей крови чистой и после прибавления к ней молочной кислоты; во-вторых, диссоциационные кривые крови, полученной от живых кошек при нормальных условиях дыхания и при искусственно вызванной асфиксии, которая сопровождается, как известно, выработкой молочной кислоты.

* Работа опубликована в J. Physiol., 1910, v. 41, № 5, p. 355—367.

При обеих формах опыта под влиянием молочной кислоты получалось понижение диссоциационной кривой, т. е. ослабление способности крови связывать кислород. Степень понижения зависела от количества прибавленной молочной кислоты и от степени асфиксии.

Авторы приписывают молочной кислоте ту же роль, которая указана Вагг'ом для CO_2 : молочная кислота, как и угольная, является важным агентом тканевого дыхания, так как способствует освобождению кислорода из крови в капиллярах, где концентрация этих кислот больше, чем в артериальной системе.

* ФЦГВИА, ф. 749, оп. 42, д. 156, л. 6—34. Копия.

Из иностранной научной литературы

Изучение засоления (солонцевания) почв в модельных
опытах

Под таким названием в трудах Института агрохимии и почвоведения Венгерской академии наук (том 5, № 3, 1956 г. Будапешт) опубликована работа И. Саболич, Ф. Маге, Ф. Молнар и Л. Кох по изучению процессов засоления почв из окрестностей г. Сарваш.

Район Сарваша находится в пределах Большой Среднедунайской низменности, которая является очень теплой и самой пониженной частью Венгерской народной республики в обширной долине р. Тиссы. Среди садов, кукурузных и пшеничных полей здесь очень много солонцеватых почв лугового типа и, аналогично нашей Приараксинской равнине, в частности Араздаюну, содовых солончаков, которых в Венгрии называют „сикки“.

Эти луговые почвы, занимающие большие площади, без орошения мало пригодны для разведения сельскохозяйственных культур, а при орошении, видимо, под влиянием подъема грунтовых вод они засоляются. Вот почему, Иштван Саболич и другие задались целью изучить механизм появления соды и процесс засоления (солонцевания) луговых почв Большой Среднедунайской низменности, вопрос, который и для нас представляет большой интерес.

Изучаемые авторами луговые почвы не содержат сколько-нибудь значительных количеств, вредных для культурных растений, легкорастворимых солей, по своему механическому составу довольно тяжелы, но в процессе орошения в природных условиях они постепенно обогащаются солями, вплоть до появления заметных количеств соды.

Подопытные луговые почвы в лабораторных условиях обрабатывались различными химическими соединениями в двух сериях. Одна серия почв затоплялась водой постоянно, в течение всего периода исследований, а водный раствор после взаимодействия с почвой через специальный кран выпускался в месяц раз и подвергался аналитической обработке. Во второй серии опытов такая же почва заливалась водой с перерывами, причем кран, выпускающий водный раствор, здесь оставался все время открытым.

Отдельные образцы почв в обеих сериях обрабатывались растворами $\text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O}$, $\text{CaCO}_3 + \text{NaHCO}_3$, $\text{CaCO}_3 + \text{Na}_2\text{SO}_4$, Na_2SO_4 , NaHCO_3 , а также одной лишь водой. Кроме того, при помощи изотопа S^{35} изучалась динамика накопления H_2S .

Результаты исследований, сведенных авторами в трех таблицах, показывают следующее.

В пределах каждой отдельной серии опытов обработка различными, указанными выше, растворами, в смысле влияния каждого из них на изменение первоначальной подопытной почвы, особенно большой разницы не выявила. Может быть заслуживает внимания лишь то, что при обработке почвы раствором $\text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O}$ с временным затоплением в первое время меньше всего—0,25% из общего содержания гумуса перешло в воднорастворимую форму; при постоянном же затоплении почвы водой наибольшее количество воднорастворимого гумуса—0,38% получается при обработке раствором Na_2SO_4 . В последующие месяцы это положение меняется.

Но между двумя сериями опытов с временно и постоянно затопляемыми почвами уже наблюдается резкая разница.

Из приведенных авторами аналитических данных видно, что во второй серии опытов, под влиянием постоянного затопления количество воднорастворимого гумуса постепенно и довольно значительно увеличивается, подвижность гумуса резко возрастает. Через месяц в этой же серии опытов накапливается заметное количество растворимого железа, которое в дальнейшем увеличивается еще больше, достигая 7,5 мг/о. Больше того, в третьем месяце опытов появляется сода, причем она появляется не только во второй серии опытов с постоянным затоплением, но и в первой серии, где почва заливается водой с перерывами. Разница в том, что количество образующейся соды во второй серии опытов намного больше—оно здесь достигает 5,7—6,3 мг/о, в то время, как в первой серии не превышает 1,1 мг/о.

Вместе с тем, обращает на себя внимание то обстоятельство, что сода образуется во всех образцах второй серии, независимо от того каким раствором она обработана. Но в количественном отношении наблюдается определенная разница между влиянием отдельных растворов. Так, например, больше всего соды накапливается в почвенных образцах, обрабатываемых $\text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O}$, H_2O и NaHCO_3 , а меньше всего при наличии $\text{CaCO}_3 + \text{NaHCO}_3$.

Наконец, параллельно с образованием значительного количества соды во второй серии опытов с постоянным затоплением появляется H_2S , и довольно много—до 12 мг/о, причем в первой серии опытов, где соды очень мало, а растворимого железа почти нет, H_2S не образуется.

Вместе с тем следует отметить, что максимальное количество H_2S образуется там, где почва обработана раствором $\text{CaCO}_3 + \text{Na}_2\text{SO}_4$.

Результаты изучения процесса образования H_2S при помощи изотопа S^{35} с прибавлением к одной части постоянно затопляемых почв SO_4 , а к другой органического метионина показывают, что после трехмесячной обработки H_2S образуется только при применении метионина; при обработке почвы с применением SO_4 сероводорода вовсе не образуется.

Отсюда следует важный вывод о том, что кроме известных процессов восстановления в почве сульфатов H_2S может образоваться и из органических соединений, содержащих серу, и играть существенную роль в образовании соды, что приводит к засолению и солонцеванию почвы.

Х. П. МИРИМАНЯН.

ԿԱՌԱՎ ԽՈՐԱԿԻՐՈՒԹՅԱՆ

Խ. Ա. ԵՐԻՑՅԱՆ

ԳԻՏՈՂՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ ԳՅՈՒՂԱՏՆՏԵՍԱԿԱՆ ՄԻ ՔԱՆԻ ՏԵՐՄԻՆՆԵՐԻ Մ Ա Ս Ի Ն

Մեր գյուղատնտեսական գրականության մեջ տերմինները (առարկաների և գործողությունների անունները) հաճախ սխալ են դորժածվում: Շատ տերմիններ էլ սխալ են մեկնարանված նաև մեր բառարաններում: Ղա ստեղծում է տերմինների խառնաշփոթություն: Մյուս կողմից էլ մեր մասնագետներից ոմանք, ելնելով սխալ հիմունքներից, անհաջող տերմիններ են հորինում, մի բան, որն ավելի է խճճում գրությունը: Վերջին հաշվով ստացվում է գյուղատնտեսական տերմինների ծայր աստիճան աններդաշնակություն:

Լեզվի ճոխությունն ու հստակությունը բարձր կուլտուրա ստեղծելու նախապայմանն են հանդիսանում: Լավ մշակված տեխնիկական լեզուն մեծ չափով նպաստում է նաև գրական ու խոսակցական լեզվի բարգավաճմանը, հետևաբար պետք է պայքարել տեխնիկական լեզվի հստակության համար:

Բառարաններում եղած գյուղատնտեսական տերմինների մի քանի սխալների և հակասությունների մասին ուղում ենք անել մի երկու դիտողություն: Որպես օրինակ, նախ բերենք *նոստր* (աճար) և տեսենք, թե ինչպես է նա լուսարանվում մեր բառարաններում:

Հայկական ՍՍՐ Գիտությունների ակադեմիայի հրատարակությամբ 1947 թվականին լույս տեսած հայ-ռուսերեն բառարանում հաճախ թարգմանված է *рожь*, տարեկանը նույնպես *рожь* է թարգմանված: Դադրաշյանի *ռուս-հայերեն բառարանում* *рожь*-ը թարգմանված է հաճախ, բերված է նաև *рожь-ի լատիներենը՝ Secale cereale*, ուրեմն, ըստ Դադրաշյանի նույնպես, հաճախ է *рожь*-ը միեկունյն բույսն է:

Ստ. Մալխասյանցի «Բացատրական բառարան»-ում հաճախ լատիներեն նշանակում է թե՛ *Secale cereale* և թե՛ *triticum dicoccum* (հատոր 3, էջ 19), այնինչ եթե ելնենք լատիներեն անվանումներից, ապա *Secale cereale* հացահատիկը *ռուսերեն* նշանակում է *рожь* (աշորա, տարեկան), իսկ *Triticum dicoccum*-ը *полба* (հաճար), այսինքն, դրանք բոլորովին տարբեր բույսեր են:

1935 թվականին լույս տեսած «Ռուս-հայերեն նոր բառարանը» թե՛ *полба*-ն և թե՛ *рожь*-ը թարգմանել է հաճախ (աճար) (երկրորդ հատոր, էջեր 433 և 867):

Նույն սխալը կրկնել է և 1945 թվականին լույս տեսած «Ռուս-հայերեն բառարանը» (էջեր 293 և 384). Ուրեմն, այս բառարաններից զգալի է գլուխ հանել, թե ո՞րն է ճիշտը: Սակայն ով ծանոթ է այս բույսերին, նա գիտե, որ *Secale cereale* հացարույսը *ռուսերեն* կոչվում է *рожь*, իսկ հայերեն՝ աշորա կամ տարեկան (որոշ տեղերում կոչվում են և չավդար, որը թուրքերեն է): *Рожь*-ը (աշորան, տարեկանը) այն հացահատիկն է, որից ստացվում է սև գույնի հաց, աշորու հաց կամ *ржаной хлеб*: Իսկ *Triticum dicoccum* հացարույսը *ռուսերեն* կոչվում է *полба*, հայերեն՝ հաճար (աճար). Ղա այն հացահատիկն է, որից պատրաստում են ձափար: *Рожь-ի* հետ սա ոչ մի առնչություն չունի, ոչ էլ տարեկանի կամ աշորայի:

Երկու խոսք աշորա և տարեկան տերմինների մասին: Տարեկան-ը մենք համարում ենք անհաջող տերմին, քանի որ նա ցույց է տալիս տարիքը և գրանով, կարծես, ենթադրվում է, որ նա մի տարեկան բույս է, այնինչ հիմք չկա նրան մի տարեկան անվանելու, որովհետև նա, ինչպես և ցորենը, ունի թե՛ աշնանացան և թե՛ գարնանացան ձևեր,

որոնց հասունացման համար ցանքից մինչև հունձը ամենևին մի տարի չի պահանջվում:

Աշորա-ն ավելի հարմար տերմին է: Ըստ Սահակ վարդապետ Ամատունու «Բառ և բան» բառարանի (1912 թ.) աշորա տերմինը դործածվում էր Լուսում, Սուրմալուի և Էջմիածնի գավառներում, Մուշ քաղաքի շրջակա գյուղերում, պարսկահայերի մոտ և այլուր: Այդ տերմինը տեղ է գտել նաև Ստ. Մալխասյանցի ու Հայկազյան ասածնոն բառարանների մեջ: Իր ժամանակին Երևանի Պետական համալսարանի գյուղատնտեսական ֆակուլտետի և հետագայում Հայկական Գյուղատնտեսական ինստիտուտի գիտական աշխատողները աշորա-ն ավելի հարմար համարեցին, քան տարեկան-ը: Այսօր էլ գիտական աշխատողների գերակշռող մասը իր աշխատություններում գործ է ածում աշորա տերմինը:

Մեր բառարաններում մինչև այսօր էլ միատեսակություն չկա նույնիսկ կարտոֆիլ տերմինի նկատմամբ:

Դադրաշյանն իր Ռուս-հայերեն բառարանում картофель-ը թարգմանել է կարտոֆիլ, իրավացիորեն գղտնացնելով, որ դա գետնախնձոր չէ: Իսկ Ստ. Մալխասյանցը կարտոֆիլ-ը (կարտոլ, կարտոփ) համարում է գետնախնձոր: 1947 թվականին հրատարակված հայ-ռուսերեն բառարանը կարտոֆիլ-ը թարգմանել է картофель, իսկ գետնախնձորը՝ земляная груша. սա ճիշտ է: 1945 թվականին հրատարակված ռուս-հայերեն բառարանը картофель-ը թարգմանել է կարտոֆիլ և գետնախնձոր: «Ռուս-հայերեն նոր բառարան»-ը (1933 թ.) картофель-ը թարգմանել է կարտոֆիլ, կարտոլ: Մեր հավատա Ընթերցողը:

Ինչպես հայտնի է, կարտոֆիլ բույսը Ռուսաստան է բերվել 18-րդ դարի առաջին կեսին Իսպանիայից: Ժամանակի ընթացքում մեր ժողովուրդը հասարակացրել է կարտոֆիլ անունը, դարձնելով այն կարտոլ, կարտոփ, բայց սկզբնական կարտոֆիլ անունը չի վերացել: Մեր թարգմանիչները, ցանկանալով հայացնել կարտոֆիլ տերմինը, անունը դրել են գետնախնձոր, երեխ չիմանալով, որ գետնախնձորը առանձին բույս է և նույնիսկ վայրի վիճակում գոյութուն է ունեցել մեզ մոտ կարտոֆիլից դեռ շատ ու շատ առաջ և այդպես էլ կոչվել է ժողովրդի կողմից: Կարտոֆիլը լատիներեն կոչվում է Solanum tuberosum, իսկ գետնախնձորը՝ Helianthus tuberosus. դրանք պատկանում են տարբեր ընտանիքների և բույսերին առանձին բույսեր են: Հետևաբար, անթույլատրելի է կարտոֆիլը անվանել գետնախնձոր: Կարտոֆիլը վաղուց հայացել է և կարիք չկա նորից «հայացնել», այն էլ ուրիշ բույսի հաշվին: Helianthus tuberosus-ը՝ գետնախնձորը, ռուսերեն կոչվում է земляная груша, ոմանք թարգմանելով ռուսերենից, գետնախնձորն անվանում են գետնատանձ, մոռանալով, որ հայոց բառամթերքում հենց սկզբից գոյութուն է ունեցել գետնախնձոր-ը: 1954 թվականին Հայկական ՍՍՏ Գիտությունների ակադեմիայի հրատարակությամբ լույս տեսած ռուս-հայերեն բառարանում земляная груша-ն թարգմանված է միանգամայն ճիշտ՝ գետնախնձոր:

Մեծ խառնաշփոթություն է տիրում մեր բառարաններում նաև տավար տերմինի նկատմամբ: Դադրաշյանը крупный рогатый скот թարգմանել է տավար (էջ 979): Հայ-ռուսերեն բառարանում (1947 թ.) տավարը թարգմանված է скотина, скот բառերով և չի ասված, որ դա ռուսերեն крупный рогатый скот-ն է, այսինքն՝ խոշոր եղջերավոր անասունը: Скот նշանակում է ընդհանրապես անասուն, որն ընդգրկում է դրեթե բոլոր ընտանի կենդանիներին՝ (ձի, ոչխար, այծ և այլն): «Ռուս-հայերեն նոր բառարան»-ում (1935 թ.) երկրորդ հատոր скот բառը թարգմանված է անասուն, և տավար: Ուրեմն, այստեղ էլ անասունն ու տավարը նույնացվում են: Ժիշտ է, բառարանում ասված է, որ крупный рогатый скот նշանակում է խոշոր եղջերավոր անասուն, բայց չի ասված, որ վերջինը հենց ինքը՝ տավարն է: Ռուս-հայերեն երկրորդ բառարանում (1945 թ.) կրկնվում են հիշյալ բառարանների նույն սխալները:

Ստ. Մալխասյանցի բացատրական բառարանում տավար-ը՝ բացատրվում է որպես խոշոր եղջերավոր անասուն՝ կով, եղ, դոմեշ, երինջ, մողի, հորթ, արջառ (հատոր 4): Ուրեմն, այստեղ դոմեշը տավարից չի տարբերվում: Մյուս կողմից՝ դոմեշի մասին առանձին խոսելիս (հատոր 1) դոմեշը մեկնարկվում է որպես սևամեջ եղջերավոր ցեղին պատկանող խոշոր կենդանի, եղից էլ խոշոր, որի լատիներեն անունը բերում է՝ Bos bubalus, այսինչ տավարի, այսինքն, «խոշոր եղջերավոր անասունի» լատիներեն տերմինը՝ Bos taurus-ը չի բերում: Ուստի, ըստ Ստ. Մալխասյանցի, մի կողմից՝ տավարն ու դոմեշը նույնն են, իսկ մյուս կողմից՝ տարբեր ցեղերի պատկանող կենդանիներ: Հակասություններն ավելի են սրվում, երբ նույն բառարանում տավար ասելով հասկացվում են նաև մանր

եղջերավոր անասունները՝ ոչխարն ու այծը (հատոր 4, էջ 390): Ո՞վ չի իմանում, որ ոչխարն ու այծը տավարի հետ ոչ մի առնչութիւն չունեն:

Թե՛ հայերեն խոշոր եղջերավոր անասուն և թե՛ крупный рогатый скот տերմինները պետք է համարել միանգամայն անհաջող, քանի որ, իրականում, խոշոր եղջերավոր անասուն ասելով հասկացվում են անասունների բազմաթիւ տեսակներ, որոնք խոշոր են և եղջերավոր, բայց սովորական крупный рогатый скот կամ Bos taurus (տավար) չեն, այլ յուրաքանչյուրն ունի իր ուրույն անունը: Օրինակ, մեզ մոտ՝ գոմեշը, Ադրբեջանում՝ գոմեշն ու դերուն, Հնդկաստանում՝ գոմեշը, գայալը, գառուրը և բանտենգը, Ղազախստանում, յակը և այլն (տե՛ս «С-Х Энциклопедия», изд. 3-е, հատոր 2, էջ 575): Սրանք բոլորը խոշոր են և եղջերավոր, բայց ոչ մեկը տավար չէ, ուրեմն և Bos taurus չէ: Ռուսաստանում Bos taurus-ը, այսինքն, տավարը խոշոր եղջերավոր անասուն է կոչվել, որովհետև ուրիշ խոշոր եղջերավոր անասուն Ռուսաստանում չի եղել, եղել է միայն տավարը: Ի դեպ՝ ասենք, որ ժողովուրդը մեղանում երբեք խոշոր եղջերավոր անասուն տերմինը չի գործածում, այլ միայն՝ տավար, տավարի միս և ոչ թե խոշոր եղջերավոր անասունի միս:

Բոլոր լեզուներում տավարն արտահայտվում է միաբառ տերմինով, ինչպես, օրինակ, լատիներեն՝ taurina (taurus), հունարեն՝ tauros (ցուլ), ֆրանսերեն՝ tauridec, գերմաներեն՝ Rind, անգլերեն՝ Cattle և այլն: Միայն ռուսերենում է եռաբառ արտահայտվում՝ крупный рогатый скот. Տավար բառի հնչյունական նմանութիւնը taurus-ին, tauros-ին, tauridec-ին հայտանշում է, որ տալսիւր-ը պատահական տերմին չէ:

Մենք տալսիւր տերմինի վրա այսքան երկար կանգ առանք, որովհետև մեր մասնագետներից շատերի կողմից նա արհամարհված է, անվայել են համարում գործածել տավար բառը, գերադասում են «խոշոր եղջերավոր անասուն» անիմաստ տերմինը: Դրանց հակառակ, մեր մեծանուն գրողները՝ Ս. Արտյանը, Բաֆֆին, Պ. Պոռչյանը, Ղ. Աղայանը, Հ. Թումանյանը, Ա. Իսահակյանը, Դ. Դեմիրճյանը, Սա. Զորյանը, Դ. Վարուժանը և ուրիշները երբեք խոշոր եղջերավոր անասուն տերմինը գործ չեն ածել, այլ միայն՝ տալսիւր: Այս հանգամանքը մենք բացատրում ենք նրանով, որ մեր գրողներն իրազեկ են հայ ժողովրդի բառամթերքին և ելնում են զրանից, իսկ մեր մասնագետներից շատերը, շտիրպետելով հայոց լեզվին, բառացի թարգմանութիւնների հետևից են ընկնում: Մենք արդեն տեսանք, որ մեր բառարաններից շատերն էլ նույն վիճակումն են: Ոչ մի բառարանում տավարաբուծութիւն չեք գտնի, այնինչ ձիաբուծութիւն, խոզաբուծութիւն, ոչխարաբուծութիւն և այլն բոլոր բառարաններում կան: Պետք է վերականգնել տալսիւր տերմինը և նրա բոլոր ածանցյալ ձևերը:

Пахарь տերմինը ռուս-հայերեն մեր բոլոր բառարաններում թարգմանված է երկրագործ, նոգազործ, «Ռուս-հայերեն նոր բառարան»-ում՝ նաև ներկագործ, այնինչ մենք զրա համար ունենք հատուկ տերմին՝ հանրահայտ մանկալ-ը: Երկրագործ, նոգազործ ռուսերեն նշանակում է земледелец, իսկ հերկագործը հնարած է անհաջող, пахарь-ին ավելի մոտ կլինենք, եթե ուղղակի անվանվեր ներկող:

Пахтание-ն Դադրաշյանի բառարանում, 1945 թ. ռուս-հայերեն բառարանում թարգմանված է բլնուկ, այնինչ пахтание կամ пахта, որը մեր բառարաններում բացակայում է, նշանակում է թան, իսկ շիճուկը ռուսերեն կոչվում է сыворотка: Հայ-ռուսերեն բառարանը (1947 թ.) րուս-ը թարգմանել է сыворотка, пахтание: Ստացվում է, որ իբր թե այդ երկու տերմինները նույնն են, այնինչ առաջինը շիճուկն է, երկրորդը՝ թանը: Пахтание-ն, ավելի ճիշտ, пахта-ն, ստացվում է խնոցի հարելուց, կարագացման հետեւանքով, իսկ сыворотка-ն (շիճուկ)՝ պանիր պատրաստելուց (պանրաջուր): Այսպիսով, բոլոր բառարաններն էլ շփոթում են пахтание-ն сыворотка-ի հետ: Пахтание նշանակում է նաև խնոցի հարել:

Սխալ են գործածում մեր մասնագետներից ոմանք клетчатка տերմինը, անվանելով այն բջջանյութ, այնինչ, клетчатка նշանակում է բջջարաղանք: Բջջանյութը բջջի պարունակութիւնն է: Թե՛ «Ռուս-հայերեն նոր բառարան»-ի և թե՛ 1945 թվականին հրատարակված «Ռուս-հայերեն բառարան»-ը клетчатка-ն թարգմանել են բջջանյութ և զրանով թյուրիմացութեան մեջ գցել մեր որոշ մասնագետների:

Հակասութիւններ կան նաև малина բույսի տերմինի նկատմամբ: «Ռուս-հայերեն նոր բառարան»-ը թարգմանել է սզնիկ մորենի, սզնիկամոր, 1945 թվականի բառարանը՝ մորենի, մոր, Դադրաշյանը՝ մորենի, իսկ պատուղը՝ մոր, մուռ:

Որքան մեզ հայտնի է, *малина*-ն մեր անտառաչատ շրջաններում, որտեղ առատորեն բուսնում է այդ բույսը, անվանում են մոռենի, իսկ պտուղը՝ մոռ։ Մորի-ն *земляника*-ն է։

Այդ կապակցությամբ ուզում ենք երկու խոսք ասել *земляника*-ի (մորու) մասին, որը Դադրաշյանի բառարանում մի քանի անուն է կրում, այն է՝ ելագ, խմորուկ, մորի, իծամորի, գետնաբուր։ 1945 թվականի բառարանը բաց է թողել խմորուկն ու իծամորին և բերել է միայն մորին և գետնաբուրը։ Մեզ հայտնի է, որ իծամորին մորու հետ կապ չունի, դա առանձին բույս է։ Բայց թե ինչպե՞ս է մորին գետնաբուր դարձել, դժվարանում ենք հասկանալ։ Բացի դրանից, Դադրաշյանը ելագն ու մորին նույնացրել է, իսկ հայտուսերեն բառարանը ելագը համարում է *клубника*, և՛ *земляника*, այնինչ այդ երկուսը տարբեր բույսեր են։ *клубника*-ն յատիներեն կոչվում է *Tragaria elatior*, իսկ *земляника*-ն՝ *Tragaria vesca*։ Նույն անորոշությունը կա նաև Ստ. Մալխասյանցի բառարանում։ Անհրաժեշտ է այս տերմինների նկատմամբ հստակ պարզություն։

Մեր մասնագետների շրջանում տարակարծություն գոյություն ունի զալ և խիժ տերմինների նկատմամբ։ Ոմանք նոր ծնած կենդանիների առաջին կաթը (*молозиво*) անվանում են զալ, մյուսները՝ խիժ։ Բարեբախտաբար մեր բոլոր բառարաններում այդ տերմինների նկատմամբ գոյություն ունի միատեսակություն։ Բոլոր բառարաններն էլ նոր ծնած կենդանու առաջին կաթը անվանում են զալ, իսկ խիժի մասին որոշակի բացատրություն չկա։ Միայն Ստ. Մալխասյանցն է զրադվում այդ տերմինով։

Բառակազմության և հնչյունական տեսակետից խեժը և խիժը շատ մոտ են իրար։ Հավանորեն խիժ-ը խեժ-ի ձևափոխումն է։ Խեժը հեղուկ նյութ է, որը դուրս է գալիս որոշ տեսակի ծառերի փնտրվածքներից և ոչ ում թանձրանում է, այդ թանձրացած նյութը կոչվում է խեժ։ Ստ. Մալխասյանցը բերում է և խեժն-ը բառը, որը «կովի զալ է մորի մեջ եփած»։ «Խեժնի պես փափուկ, մեջը ծակ-ծակ, ծակոտկեն»։ Այստեղից կարելի է հետևել, որ խիժը, խեղապես, եփած զալն է, կտրված, որը նույնպես փափուկ է և ծակոտկեն։ Այդ առումով մենք նպատակահարմար ենք գտնում նոր ծնած կենդանու առաջին կաթը անվանել զալ, իսկ կտրվածը՝ խիժ։

Մեր գյուղատնտեսական նոր գրականության մեջ քայնորեն գործ են ածում *дрожжи* (*дрожжевание*) տերմինները։ «Թուս-հայերեն նոր բառարան»-ը թարգմանել է մերան, խաշ, մակարղ, բուսախաշ բառերով, 1945 թվականի բառարանը կրկնում է նույնը, միայն այն տարբերությամբ, որ բուսախաշ-ի փոխարեն մտցրել է քրիսմոր։ Դադրաշյանը բուսախաշի և խոտախաշի հետ տալիս է զրոյի ուսերեն բառը։ Հայ-ուսերեն բառարանը *дрожжи*-ն անվանում է խաշ։ Ըստ Ստ. Մալխասյանցի, խաշն ունի հինգ նշանակություն։ Այստեղ նշված բառարանային տվյալներից երևում է, որ բերված հայերեն թարգմանիչ բառերն ունեն միայն բացատրական և ոչ թե տերմինարանական նշանակություն, ուստի անհրաժեշտ է, որ տերմինարանական կոմիտեն գտնի *дрожжи*-ի համար մի անվիճելի հարմար տերմին։

Մեր անասնաբուժական գրականության մեջ տարածված է *бонитировка* տերմինը, որը անփոփոխ գործ է ածվում որպես բոնիտիրովկա։ Այդ տերմինը առաջացել է լատինական *bonitas* բառից, որը նշանակում է լավորակություն (*доброкачественность*)։ *Бонитировка* նշանակում է գյուղատնտեսական կենդանիների տոհմական և տնտեսական պիտանիության աստիճանի որակական գնահատումը։ Մեր բառարաններում այդ տերմինը բացակայում է։ Մենք գտնում ենք, որ կարիք չկա *бонитировка* տերմինը անփոփոխ թողնել հայերենում, քանի որ մենք հնարավորություն ունենք դրա իմաստն արտահայտել հայերենով։ Մենք առաջարկում ենք բոնիտիրովկայի փոխարեն գործածել որակում (որակել) բառը, որը բոլոր համապատասխան բնագավառների պահանջներին կտա գոհացուցիչ բավարարում և ավելի մատչելի կլինի հայ ընթերցողի համար, քան բոնիտիրովկա-ն։

Հայտնի է, որ գանձակ կամ բափան ասելով հասկացվում է որոհողների առաջին ստամոքսը և մեր բառարաններում դրանք ճիշտ են բացատրված։ Ռուսերեն դրան ասում են *требуха* կամ *рубца*։ Մեր գիտնականներից ոմանք, կամ չեն հավանել գանձակ և բափան տերմինները, կամ նեղություն չեն քաշել նայելու բառարանները և թարգմանել են ուսերենից *рубца* բառը որպես կտրիչ։ Իսկ կտրիչը, ինչպես գիտենք, մարդու վերին և ստորին ծնոսների առաջին երկուական առամներն են։ Ուսերեն դրանց ասում են *резца*, որոնք *требуха*-ի կամ *рубца*-ի հետ ոչ մի առնչություն չունեն։ *Рубца* նշանակում է

նաև սպի, գանձակ-ը (գանձել բառից) և բափակ-ը (թափել բառից) անհամեմատ ավելի տեղին են, քան նորաստեղծ կտրիչ-ը:

Վերջերս հաճախ հանդիպում է մի այլ նորաստեղծ տերմին՝ գրունտ: Սա գերմաներեն Grund բառն է, որը մտել է սուսայ լեզվի մեջ նույնությամբ՝ грунт: Հայերեն գանձանակում է հող, գետին, երբեմն էլ երկիր: Այս բառերով միշտ էլ հնարավոր է արտահայտել грунт բառի նշանակությունը տարբեր իմաստներով: Օրինակ՝ твердый грунт — ամուր, կարծր, սինդ գետին, плотный грунт — խիտ, պինդ, գետին, посадить в грунт — տնկել հողի կամ գետնի մեջ, грунтовая вода — գետնատակի կամ ստորերկրյա ջուր, հասկանալի չէ, թե ինչու հայկական ՍՍՏ Դիտությունների ակադեմիայի լեզվի ինստիտուտի կողմից 1954 թվականին հրատարակված սուս-հայերեն բառարանում գրունտը մտցված է որպես հայկական տերմին: Ոմանք էլ գրունտը զարձրել են «հողագրունտ», եթե զուտ հայերենով արտահայտենք, կստացվի «հողագետին»: Իմաստ ունի՞ այդ: Խյուրիմացությամբ է դորձածվում ոմանց կողմից նաև «զակվասկա» տերմինը, քանի որ դրա համար մենք ունենք մակարդ, մերան, թթխմոր, մայա տերմինները: Բոլոր դեպքերում, երբ կարելի է սուսերեն դորձածել закваска բառը, կարելի է դորձածել և մակարդ ու մեքան բառերը:

Մի ժամանակ արուսի հերթափոխ արածեցումը մեր գյուղատնտեսական գրականություն մեջ անվանում էին «զագոնային» արածեցում՝ загон (աղալ) բառից: Հիմա էլ են, երբեմն, դորձածում:

Ռուսերենից և ուրիշ լեզուներից պետք է վերցնել այն տերմինները, որոնք մենք չունենք և չենք կարող կազմել մեր բառապաշարի օգնությամբ:

Որրեմն կարիք է լինում ընտրություն կատարել հայերենում եղած տերմինների միջև: Օրինակ՝ աշուրա, թե՞ տարեկան, տրամախաչում, թե՞ խաչածնում, խոնկո՞ւր, թե՞ գոնի, գետնախոնկո՞ւր, թե՞ գետնատանձ և այլն: Ոմանք կարծում են, որ նման խնդիրները կլուծվեն ժամանակի ընթացքում՝ տերմինների մրցման ճանապարհով: Սա սխալ մոտեցում է, տերմինների խնդիրը պետք է լուծել կազմակերպված ձևով, նպատակ ունենալով հրատարակել գյուղատնտեսական տերմինների հատուկ բառարան:

Ստացվել է 15 IV 1956 թ.:

В ОТДЕЛЕНИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР

29 апреля 1956 г. в Академии наук (Ереван) состоялся вечер, посвященный памяти философа-популяризатора биологии, доктора биологических наук, профессора В. В. Лункевича. На вечере присутствовали ученые научно-исследовательских учреждений Отделения биологических наук АН АрмССР и др. научно-исследовательских учреждений республики.

Присутствовала также супруга покойного — А. М. Лункевич, прибывшая из Москвы по приглашению Отделения биологических наук и принявшая активное участие в организации вечера.

Со вступительным словом выступил академик-секретарь ОБН акад. АН АрмССР В. А. Фанарджян. О популяризаторской деятельности В. В. Лункевича рассказал кандидат биологических наук Р. Б. Габриелян.

С докладами о ереванском периоде жизни В. В. Лункевича выступили кандидаты наук С. Т. Тигранян и Л. С. Ованесян. Были также зачитаны воспоминания Л. А. Орбели о В. В. Лункевиче.

Валериан Викторович Лункевич родился 22 июня (н. ст.) 1866 г. в Ереване. После окончания ереванской прогимназии он переехал в Тифлис, где получил гимназическое образование. За гимназией последовали 4 года обучения в университете, сперва — Петербургском, затем — Харьковском.

Демократически настроенные родители, русские революционные демократы и наиболее талантливая профессура обоих университетов — все это определило мировоззрение Лункевича, вооружив его знаниями и горячим желанием просвещать народ.

По окончании университета, поселившись в Тифлисе, Лункевич развернул широкую просветительную деятельность, выступая то как популяризатор, то в качестве лектора, то в роли педагога, то, наконец, литературного критика и музыкального рецензента.

Популяризаторская деятельность Лункевича выразилась в проведении «народных чтений», распространенной тогда формы сообщения знаний населению, а также в составлении научно-популярных книжек. Широкую известность приобрела «Научно-популярная библиотека для народа», состоящая из 40 книжек по разным вопросам естествознания.

Из серьезных научно-популярных книг этого периода можно назвать две: «Наука о жизни. Общедоступная физиология». (1893 г. — армянское издание и 1894 г. — русское изд.) и «Популярная биология» (1897 г.).

Лекторская деятельность Лункевича протекала в помещении «Тифлисского кружка» («Общественном собрании»), где в 1896, 1897 и 1901 гг. им был прочитан ряд лекций по геологии, астрономии, биологии.

Преподавательская деятельность Лункевича проводилась в школе садоводства и виноградарства и в частных училищах, где он преподавал естественные науки. В гимназии он читал систематический курс по общей биологии. Наконец, в народном университете при мужской гимназии он вел общедоступный курс биологии.

Литературно-критическая, публицистическая и музыкально-театрально-рецензентская деятельность длилась 6 лет (1893—1898) и была весьма плодотворной: за это время Лункевич написал свыше 90 статей. Весной 1901 г. Лункевич уехал за границу для совершенствования. Он прожил там до 1917 г., с перерывом в 1905 г., когда довольно долго находился в России. За выступления против царизма он дважды арестовывался, а затем был выслан за границу без права возвращения в Россию. В эти годы Лункевич выпустил: 2-е и 3-е издания (1905 г. и 1910 г.) «Популярной биологии» под названием «Основы жизни», «Популярная биология», 2-е (1903 г.), 3-е (1908 г.) и 4-е (1913 г.) издания «Науки о жизни. Общедоступной физиологии». Впервые была напечатана в

1914 г. «Одна из мировых загадок. Жизнь и клетка». В 1904 г. вышла книга «Нерешенные проблемы биологии», затрагивавшая философские вопросы биологии. В этот же период была составлена вторая часть (по социальным наукам) библиотеки, в количестве 14 (вместо 30 намеченных) книжек. К числу этих книжек можно отнести: «Наши беспорядки и чего добиваются лучшие люди России», «Борцы за свободу и право в России», «Искатели правды и певцы свободы» и ряд других.

Находясь за рубежом Лункевич организовал в Париже «Русский народный университет». После возвращения из-за границы в 1917 г. и до смерти (1941 г.) Лункевич жил в Одессе (около года), Крыму (1919—1933), Москве (1933—1941). В этот длительный послерубежный период были переизданы: 4-е изд. «Популярной биологии» под названием — «Основы жизни. Биология» (1928, 1929, 1931 гг.); 5-е изд. (1928 г.) «Науки о жизни. Общедоступной физиологии»; новое издание книги «Одна из мировых загадок. Жизнь и клетка» под названием: «Клетка и жизнь. Одна из мировых загадок» (2-е изд. 1927 г.) и «Клетка и жизнь. Введение в биологию» (3-е изд. 1935 г.). «Научно-популярная библиотека для народа» пополнилась более чем десятком книжек. В 1936, 1940 и 1943 гг. Лункевич выпустил трехтомник «От Гераклита до Дарвина» — история биологических учений*.

* * *

20 мая Сектор философии АН АрмССР совместно с физико-математическим и биологическим отделениями Академии наук Армянской ССР организовал научное заседание, посвященное проблеме «Диалектический материализм и вопросы естествознания».

Со вступительным словом выступил заведующий Сектором философии Г. Г. Асланян. С докладами выступили: «Новейшее развитие квантовой электродинамики и диалектический материализм» — Р. В. Тевикян, «Основные противоречия в онтогенетическом развитии растений» доктор биол. наук, проф. В. О. Казарян, «Философские основы рефлексорной теории» докт. наук, проф. С. Ш. Саканян

* * *

27 мая в АН АрмССР Отделением биологических наук был организован вечер, посвященный 75-летию со дня смерти великого естествоиспытателя, творца эволюционного учения Чарлза Дарвина*. После вступительного слова акад.-секретаря Отделения биологических наук В. А. Фанарджяна с обстоятельным докладом на тему: «Учение Дарвина и его значение для науки» выступил доктор биол. наук, проф. Г. Г. Батикян. Заслуженный деятель науки А. Г. Араратян сделал доклад о гипотезе Дарвина — пангенезис.

* * *

10 июня Отделением биологических наук был отмечен славный юбилей — 250-летие со дня рождения выдающегося шведского ученого естествоиспытателя-натуралиста Карла Линнея.

Со вступительным словом выступил академик-секретарь ОБН В. А. Фанарджян. Были заслушаны доклады: канд. биол. наук Я. И. Мулкиджаняна «Линней — создатель описательной ботаники», канд. биол. наук Н. Н. Акрамовского «Линней и современная зоология».

На вечере присутствовали научные сотрудники научно-исследовательских учреждений Отделения.

Карл Линней родился 23 мая 1707 г., в шведской деревне Розгульт. Родители готовили его к духовному званию, но любовь к природе была сильнее. Линней поступил в университет, где изучал ботанику, естественную историю и медицину. Уже в 1730 г. талантливому студенту Упсальского университета, в возрасте 23 лет, были поручены

* Справка о В. В. Лункевиче составлена врачом-биологом Н. Н. Герцензоном.

** 75-летию со дня смерти Чарлза Дарвина был посвящен № 4, т. X за 1957 г. «Известия АН АрмССР» (биол. и сельхоз. науки).

лекции. К 1731 г. относится начало его научной и литературной деятельности, создавшей позже в науке целую эпоху.

Непрерывное общение Линнея с природой во время экспедиций и экскурсий вызывали у него стремление не только собирать и описывать факты, но и искать общие закономерности подчинения живой природы.

В 1735 г. в Голландии Линней успешно защитил диссертацию на степень доктора медицины. Здесь же он напечатал первое издание своего великого труда «Система природы», выдержавшей при жизни автора 12 изданий. Его объем с 12 страниц первого издания увеличился до 1327 страниц в 12 издании.

В 1738 г. Линней вернулся на родину в Стокгольм, где получил место врача и титул королевского ботаника. В 1739 г. Академия наук Швеции была переведена в Стокгольм, и Линней был избран ее первым президентом. В 1742 г. он получил кафедру в Упсальском университете, которую занимал до конца своей жизни.

Ко времени пребывания в университете относятся и созданные им основные работы «Система природы», «Философия ботаники», «Виды растений» и др. труды.

Линнеем введена двойная номенклатура—ясные названия растений и животных, состоящие из двух слов, взамен ранее принятых названий, составлявших длинную фразу из пяти-девяти и даже двенадцати слов.

Разработана ботаническая и зоологическая терминология, давшая возможность четко составлять описания и характеристики растений и животных. Только по ботанике разработано свыше 1000 терминов.

В 1753 г. Линнеем создана широко известная во всем мире и принесшая ему известность искусственная (половая) система растений, которая не исходит из реальных родственных-эволюционных связей, основанная на небольшом числе произвольно взятых признаков (количество тычинок, пестиков и др.), изложенная в знаменитой книге «Виды растений».

Создавая классификацию животного мира, которая в еще большей степени была искусственной, Линней впервые ввел в науку высший класс животных-млекопитающихся и отнес к нему человека.

Им описаны новые для науки, около 1500 видов растений и около двух тысяч (1915) видов членистоногих животных.

Линнея, и пожалуй, всю его эпоху характеризует двойственность. Наряду с креационистскими взглядами на происхождение видов: «Видов в природе столько, сколько различных форм сотворил предвечный творец»,—приводятся высказывания Линнея в пользу изменчивости видов путем гибридизации, что ново для Линнея, убежденного теолога, для человека исповедующего неизменяемость видов.

Ф. Энгельс высоко ценил это отступничество Линнея от взглядов на постоянство видов.

Линней воспитал целую школу естественников со всех концов Европы. Развитие русской ботаники почти до первой четверти XIX в. находилось под непосредственным влиянием таланта великого Линнея. Его учениками были также русские ученые Афонин, Карамышев, Демидов.

Теоретические вопросы он всегда умел связывать с требованиями практической жизни.

Достигнув вершины славы, Линней скончался 11 января 1777 г. в Упале, в возрасте 70 лет. Его коллекции растений, животных и минералов и рукописи хранятся в Лондоне в Линнеевском научном обществе, существующем по настоящее время.

Линней считал своим призванием и жизненной задачей — реформировать естественные науки и он осуществил ее*.

* Справка о Карле Линнее составлена канд. биол. наук Я. И. Мулкиджаняном.

Բ Ո Վ Ա Ն Դ Ա Կ Ո Ւ Թ Յ Ո Ւ Ն

Է. Հ. Հաւորաթյան, Տ. Ն. Նեւմեյանովա, Ն. Մ. Շամարինա—Լեոն Արզարի Օրբելի (ծննդյան 75-ամյակի առթիւ)	3
Խ. Ս. Կոչտոյանց—Ներվային կարգավորման և «մեղիատորների» ազդեցութեան առանձնահատկութիւնները խիսունջների մոտ:	13
Ա. Մ. Ալեքսանյան, Ե. Ա. Խուդոյան—Սրտի և շնչասութեան դործունեութեան սլայմանական սեփեկտոր փոփոխութիւնը	17
Ա. Ի. Քարամյան—Արտակեղևային դործունեների ազդեցութեանը վիսուզեղի կեղևի սեփեկտոր դործունեութեան վրա:	27
Վ. Վ. Ֆանարջյան—Նյարդային հետքերի մեխանիզմների էվոլյուցիայի շուրջը	39
Ռ. Ա. Արրամովա—Կինեմատեղիկ գրգռումների դերը տեսողական հետքային սեփեկտորի առաջացման մեխանիզմում ցածրագույն կապիկների և շների մոտ:	51
Հ. Գ. Դեմիրչիօղլյան—Զգայարանների ֆիզիոլոգիայի դարգացումը ալադ. Լ. Ա. Օրբելու և նրա գալրոցի աշխատութիւններում:	69
Հ. Գ. Բալիյովաջյան—Պայմանական սեփեկտոր փոխարկման հարցերի մասին:	77
Տ. Դ. Սարգանջյան—Էլեկտրապաշտպանական սլայմանական սեփեկտորները թուլանների մոտ՝ ողնուղեղի առաջնային կեսի հատումից հետո:	87
Տ. Խ. Ստեփանյան—Էլեկտրադնչումային նոպանների ազդեցութեանը ենթաստամոքսային գեղձի ներդատական ֆունկցիայի վրա:	95
Գ. Հ. Եփրեմյան, Լ. Ա. Մատինյան—Կոմպենսատոր հարմարողականութեան հիստոֆիզիոլոգիական բնութագրութեանը կրիանների մոտ ողնուղեղի հետին կեսի հատումից հետո:	99
Լ. Ե. Ռախման—Արյան կորստի կայունութեանը կախած «ցավի» գրգռումներից:	107
Ա. Ա. Լալայան—Լ. Ա. Օրբելու հետազոտութեանները 1903—1911 թթ.	113

Արտաստիճանային գիտական գրականութեանից

Խ. Պ. Միրիմանյան—Հոգերի ազակալման (ալիալիացման) պրոցեսի ուսումնասիրութեանը մոդելային փորձերում:	129
---	-----

Նստակ խմբագրութեանը

Խ. Ա. Երիցյան—Դիտողութեանները գյուղատնտեսական միջանի տերմինների մասին:	131
--	-----

Հայկական ՍՍԻ Գիտութեանների սկադեմիայի բիոլոգիական գիտութեանների բաժանումում:	137
--	-----

С О Д Е Р Ж А Н И Е

Э. А. Асратян, Т. Н. Несмеянова, Н. М. Шамарина—Леон Абгарович Орбели (к 75-летию со дня рождения)	3
Х. С. Коштоянц—Об особенностях нервной регуляции и действия „медиаторов“ у моллюсков.	13
А. М. Алексанян и Е. А. Худоян—Условнорефлекторные изменения сердечной деятельности и дыхания	17
А. И. Карамян—Влияние экстракорткальных факторов на рефлекторную деятельность коры головного мозга	27
В. В. Фанарджян—К эволюции механизмов нервных следов	39
Р. А. Абрамова—Роль кинестезического раздражения в механизме образования зрительного следового условного рефлекса у собак и низших обезьян	51
Г. Г. Демирчоглян—Развитие физиологии органов чувств в трудах акад. Л. А. Орбели и его школы	69
О. Г. Баклаваджян—К вопросу об условнорефлекторном переключении	77
Т. Г. Урганджян—Электрооборонительные двигательные условные рефлексы у щенков после перерезки передней половины спинного мозга	87
Т. Х. Степанян—Влияние электросудорожных припадков на инкреторную функцию поджелудочной железы	95
Г. А. Епремян и Л. А. Матинян—Гисто-физиологическая характеристика компенсаторных приспособлений у черепах после перерезки задней половины спинного мозга	99
Л. Е. Рахман—О влиянии болевого раздражения на устойчивость к кровопотере	107
А. А. Лалаян—Исследования Л. А. Орбели за 1903—1911 гг.	113

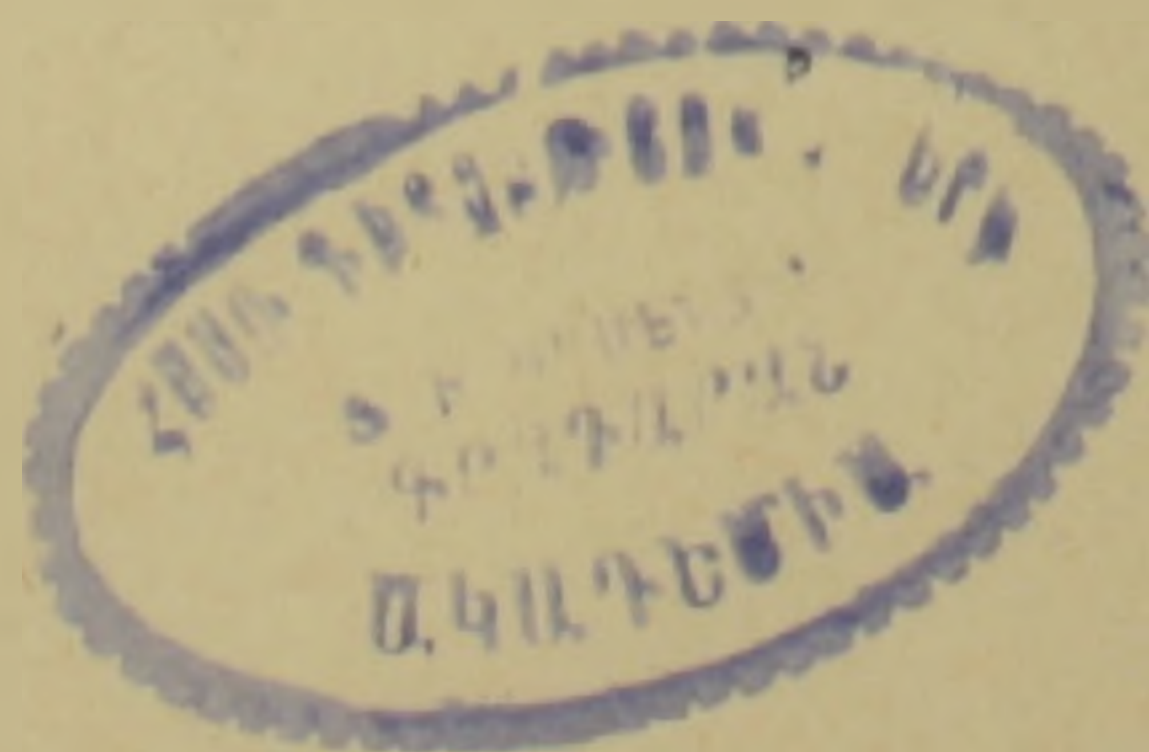
Из иностранной научной литературы

Х. П. Мириманян—Изучение засоления (солонцевания) почв в модельных опытах	129
---	-----

Письмо в редакцию

Х. А. Ерицян—Замечания о некоторых сельскохозяйственных терминах	131
--	-----

В Отделении биологических наук Академии наук Армянский ССР	137
--	-----



Խմբագրական կոլեգիա՝ Գ. Խ. Աղաջանյան, Հ. Ս. Աղեւյան, Ա. Գ. Արարատյան,
Հ. Գ. Բաղդկյան (պատ. խմբագիր), Հ. Ք. Բուճաբյան,
Տ. Գ. Չուրարյան, Ս. Ի. Քալանթարյան (պատ. քարտու-
ղար), Բ. Ա. Ֆանարձյան:

Редакционная коллегия: Г. Х. Агаджанян, А. С. Аветян, А. Г. Араратян, Г. Г. Ба-
тикан (ответ. редактор), Г. Х. Бунятян, С. И. Ка-
лантарян (ответ. секретарь), В. А. Фанарджян, Т. Г.
Чубарян

Сдано в производство 28/VI 1957 г. Подписано к печати 13/VIII 1957 г. ВФ 08313-
Заказ 275, изд. 1430. тираж 750, 12,33 п. л.

Типография Издательства Академии наук Армянской ССР, Ереван, ул. Абовяна, 124.