

А. М. Алексанян, С. С. Александрян и Б. Г. Аветисян

## Роль нервной системы в иммунологических реакциях

Нервная регуляция иммунологических реакций продолжает оставаться одним из главных и в то же время наиболее слабо разработанных вопросов учения об иммунитете. И это не потому, что не было или нет фактов, указывающих на значение нервной системы в этих явлениях. Объясняется такое положение тем очевидным фактом, что в учении об иммунитете господствовали теории, которые по существу своему отрицали какое-либо участие нервной системы в явлениях иммунитета или в лучшем случае отводили ей второстепенную роль.

Рассматривая приобретение иммунитета как результат взаимодействия микро- и макроорганизма при непосредственном воздействии на ткани антигенного раздражения, эти теории для объяснения наблюдаемых явлений не нуждались в каких-либо дополнительных факторах. Однако в этих теориях имелось одно положение, которое никогда не было доказано ни их авторами, ни более поздними исследователями, а именно: что антиген оказывает первичное раздражающее действие на клетки тканей и что последующая приспособительная реакция организма является результатом взаимодействия только этих двух факторов. Но если справедливо, что иммунологические реакции являются физиологическими и потому должны подчиняться закономерностям, обнаруженным физиологией, а в последней твердо установлен факт, что нервно-рецепторные приборы, которыми усеян весь организм, как наиболее чувствительные, процессом длительной эволюции приспособлены к тому, чтобы первыми воспринимать раздражения, идущие как из внешнего мира, так и из внутренней среды организма, то казалось бы, что и антигенное раздражение не должно было являться исключением и что действие его тоже должно начаться с нервно-рецепторного прибора. С этой точки зрения в соответствии с высказываниями И. П. Павлова иммунологические реакции мы должны рассматривать как специальные защитные рефлексy, выработанные в процессе длительного приспособления организма к внешней среде.

Однако господствовавшие в прошлом теории не только не обладали доказательством того, что антиген первично раздражает тканевые клетки, они не обладали также доказательством, что нервная система не обладает способностью воспринимать антигенное раздражение. Быть может в отрицании рефлекторной природы иммунологических реакций известную роль сыграла их специфичность. Известно, что каждый антиген вызывает специфическую, только для него одну характерную реакцию. Поэтому

предположение о том, что имеются качественно различные нервно-рецепторные приборы, каждый из которых настроен на восприятие только одного антигенного раздражителя, могло и должно было встретить определенные возражения. Однако при ближайшем рассмотрении вопроса, при сопоставлении с имеющимися в физиологии фактами эти возражения представляются лишенными всякого основания. Мы обладаем прекрасными примерами из физиологии пищеварения, где И. П. Павловым были обнаружены специфические реакции пищеварительных желез на каждый отдельный вид пищи. Слюнная железа, например, в зависимости от рода пищи выделяет слюну либо жидкую, либо густую, с большим или меньшим количеством муцина, богатую или бедную солями и т. д.

В статье «О неполноте современного физиологического анализа действия лекарств» И. П. Павлов [1] пишет:

«Исходный же пункт рефлекса составляет раздражение периферических окончаний центростремительных нервов. Этими окончаниями пронизаны все органы и все их ткани. Эти окончания необходимо представлять как крайне разнообразные, специфические, подобно окончаниям нервов органов чувств, приспособленные каждое к своему своеобразному раздражителю механического, физического или химического характера образования». Многочисленные факты, добытые сотрудниками К. М. Быкова [2], явились прекрасным подтверждением взглядов И. П. Павлова. Таким образом, есть основания предположить, что в процессе эволюции организм выработал приспособления, позволяющие дифференцированно воспринимать также и влияние различных антигенов и соответственно этому дифференцированно пускать в ход защитные средства.

Против такого предположения можно было бы выставить тот факт, что часто антиген, который никогда в нормальных условиях не попадает в организм, будучи введен в него, вызывает, тем не менее, специфическую иммунологическую реакцию, приводит к выработке специфических антител, как, например, это имеет место при введении в кровь кролику лошадиной сыворотки. Однако и этот факт не может явиться препятствием для принятия нервно-рефлекторного характера антигенного раздражения. В самом деле, мы имеем многочисленные аналогичные случаи, когда нервная система приходит в возбуждение и специфически реагирует на различные вещества и среди них на такие, с которым организм никогда не встречался и которые являются продуктом человеческих рук. Из сказанного нельзя, конечно, делать вывод, что в организме существуют рецепторные приборы, приспособленные для восприятия только одного какого-либо антигенного раздражения. Речь идет не о существовании отдельных, для каждого раздражителя особых рецепторов (хотя определенное разнообразие рецепторов, как мы знаем, имеется), а о существовании сравнительно немногочисленных приборов, обладающих, вероятно, полирецепторной функцией и пускающих в ход защитные средства организма.

Отрицание участия нервной системы в первичном восприятии антигенного раздражения не имеет за собой фактических данных.

Напротив, в настоящее время мы имеем факты, указывающие на реф-

лекторную природу антигенного раздражения (Гордиенко [3], Адо [4] и др.). Однако, если этих фактов в связи с важностью вопроса все еще недостаточно и нервно-рефлекторный характер антигенного раздражения требует еще дальнейших исследований, то вопрос о роли нервной системы в регуляции иммунологических реакций в настоящее время уже не может вызвать никакого сомнения. Следует отметить, что признание нервной регуляции иммунитета не решает главного вопроса о первичном нервно-рефлекторном действии антигенного раздражителя. Так, например, Здродовский [5] считает, что антиген первично оказывает влияние на ретикулоэндотелиальную систему, что ведет к образованию «эффекторных органов» и только после того как эффекторные органы формируются, нервная система вступает с ними в связь и тем самым приобретает возможность оказывать на них влияние.

В доказательство регулирующей роли нервной системы в иммунологических явлениях могут быть приведены факты, указывающие на возможность условно-рефлекторного изменения защитных реакций организма (Подкопаев и Саатчиан [6], Выгодчиков и Барыкина [7], Долин и Крылов [8] и др.).

В связи с особой ролью вегетативной нервной системы, как непосредственно иннервирующей внутренние органы и осуществляющей регуляторные влияния, идущие из центральной нервной системы, был испытан также ряд вегетативных ядов и, в частности, адреналин и пилокарпин. В большинстве случаев введение пилокарпина приводило к повышению уровня антител, и, наоборот, введение адреналина—к его понижению. Таким образом, яд, действие которого аналогично возбуждению парасимпатической нервной системы, приводит к повышению титра антител и наоборот, яд имитирующий возбуждение симпатической нервной системы—к понижению титра антител. С этими данными хорошо согласуются наблюдения Гордиенко с искусственным раздражением блуждающего нерва на шее. При этом было найдено повышение титра антител в течение всего времени, пока длилось раздражение.

Целью настоящей статьи является изложение экспериментального материала, касающегося дальнейшего изучения нервной регуляции иммунитета, в частности особенностей условно-рефлекторного изменения уровня антител в крови.

В цитированных выше работах для выработки условного рефлекса условный раздражитель подкреплялся многократным введением антигена. Приступая к работе, мы прежде всего обратили внимание на то, что такой способ образования условных рефлексов имеет определенные недостатки. Во-первых, при многократном введении антигена уровень антител в крови после каждого введения показывает новый подъем. Поэтому к моменту испытания наличия условного рефлекса на изолированное действие условного раздражителя уровень антител в крови должен быть очень высоким, что является нежелательным ввиду соответственного увеличения пределов его колебаний от случайных неучитываемых причин.

Во-вторых, в опытах ряда авторов, примененный условный раздра-

житель не являлся индифферентным и оказывал определенное влияние на титр антител в крови.

Мы решили проводить наши опыты в иных методических условиях. В основном они сводились к тому, чтобы найти такое вещество, которое при введении в организм вызывало бы отчетливое изменение уровня антител с тем, чтобы на основе действия этого вещества, как реакции безусловной, образовать условный рефлекс. Исходя из ряда соображений мы остановились на фенамине, который, как это было выяснено в предварительных опытах [9], при введении кролику *per os* в больших дозах закономерно вызывал понижение агглютинационного титра их сыворотки.

В двух сериях экспериментов, выполненных на 6 кроликах, мы определяли влияние фенамина и образованного на его основе условного рефлекса на уровень агглютининов в сыворотке. Для этой цели кролики предварительно иммунизировались гретой брюшнотифозной вакциной. К концу иммунизации сыворотка кроликов вызывала агглютинацию специфической культуры в разведении 1 : 6400 и в дальнейшем на протяжении всего промежутка времени, пока длились опыты, агглютинационный титр показывал незначительные колебания.

Введение фенамина в количестве 15—20 мг всегда вызывало падение титра агглютинации, определяемого спустя 4—6 часов после дачи фенамина. В качестве условного раздражителя был взят электрический звонок, действие которого начиналось за несколько секунд до скармливания фенамина, и хинин, который в количестве нескольких миллиграмм смешивался с фенамином. Хинин был избран с тем, чтобы возможно дольше prolongировать действие условного раздражителя. Вместе с этими двумя раздражителями, конечно, действовал еще ряд других, связанных с обстановкой опытов, как-то: всегда почти однообразные движения экспериментатора, процедура скармливания и т. д.

Существенные результаты опытов, обнаруживших полное совпадение в обеих сериях экспериментов, сводятся к следующему: нами было установлено, что после сравнительно немногочисленных подкреплений условного раздражителя безусловным фенамином образуется условный рефлекс, т. е. при действии одного лишь звонка и хинина агглютинационный титр сыворотки крови, взятой спустя 4—6 часов после действия условного раздражителя, обнаруживал такое же уменьшение, как и при действии фенамина. Так, например, в первой серии опытов наличие условного рефлекса было обнаружено после 9 подкреплений. Во второй серии опытов испытание условного раздражителя было произведено после 11 подкреплений, при этом у двух кроликов наблюдалось условно-рефлекторное снижение титра агглютинации, а у остальных двух титр не изменился. После 25 подкреплений условный рефлекс обнаружен у всех кроликов. Следует отметить, что падение титра агглютинации как от действия фенамина, так и от действия условного раздражителя хотя и было сравнительно незначительным, тем не менее за редкими исключениями всегда отчетливо наступало.

После того как мы получили условно-рефлекторное снижение агглю-

тигационного титра было решено угасить условный рефлекс. Как известно, характерной особенностью любого условного рефлекса является его угасание. Если условный раздражитель не подкрепляется безусловным, то с течением времени он перестает вызывать реакцию. Условный рефлекс постепенно угасает и тем раньше, чем менее он упрочен. Наши опыты показывают, что выработанный нами условный рефлекс также подвержен угашению. Многократное изолированное применение условного раздражителя—процедура скармливания хинина при действии звонка—привело в конце концов к полному угашению условного рефлекса. При этом у кроликов второй серии опытов, у которых условный рефлекс был более прочным, угашение наступило несколько позже, чем у кроликов первой серии опытов (рис. 1)\*.

В недавно вышедшей работе, посвященной роли коры головного мозга в иммунологических реакциях организма, А. О. Долин и В. Н. Крылов [8], наблюдавшие условно-рефлекторный подъем титра агглютинации, не могли получить угашения выработанного ими условного рефлекса на протяжении довольно значительного срока—нескольких месяцев.

Авторы склоняются к мнению, что иммунологические реакции **стоят** несколько особняком по сравнению с другими, известными нам.

Результаты наших опытов не подтверждают, таким образом, данных А. О. Долина и В. Н. Крылова. Вероятная причина такого расхождения очевидно заключается в том, что в опытах А. О. Долина и В. Н. Крылова условный раздражитель (тугос бинтование лап на 3—6 часов и помещение в ящик) каждый раз подкреплялся инъекцией вакцины, т. е. таким безусловным раздражителем, который от опыта к опыту изменял реактивность организма к этому раздражителю. Благодаря этому изменялась реактивность организма не только в отношении вводимой вакцины, но и в отношении условного раздражителя. Таким образом, относительная сила условного раздражителя после каждой инъекции увеличивалась. Возможно также, что при таком способе образования условного рефлекса ни время, в течение которого производилось угашение, ни частота угашения, ни количество не были достаточны для получения ожидаемого эффекта. Высказанные нами соображения, конечно, не решают вопроса. Необходимо дальнейшие исследования, которые помогут вскрыть особенности корковой регуляции иммунологических реакций. Что же касается данных, полученных нами, то они целиком укладываются в рамки существующих понятий и показывают, что защитные реакции и, в частности условно-рефлекторные иммунологические реакции, ничем не отличаются от всех других, известных нам до настоящего времени, и подчиняются общим закономерностям образования и разрушения временных связей.

Угасание условного рефлекса, как известно, не равнозначно простому его исчезновению. Условный положительный раздражитель, систематически не подкрепляемый безусловным, постепенно теряет свое положи-

\* Соответствующая диаграмма результатов первой серии опытов приведена в нашей предыдущей работе [9].

тельное действие и, в конце концов, приобретает свойства отрицательно раздражителя.

И тогда вместо возбуждательного процесса в соответствующем очаге коры мозга развивается процесс торможения, который, при определенных условиях, иррадирует на соседние корковые и подкорковые участки, захватывая более или менее обширные районы больших полушарий.

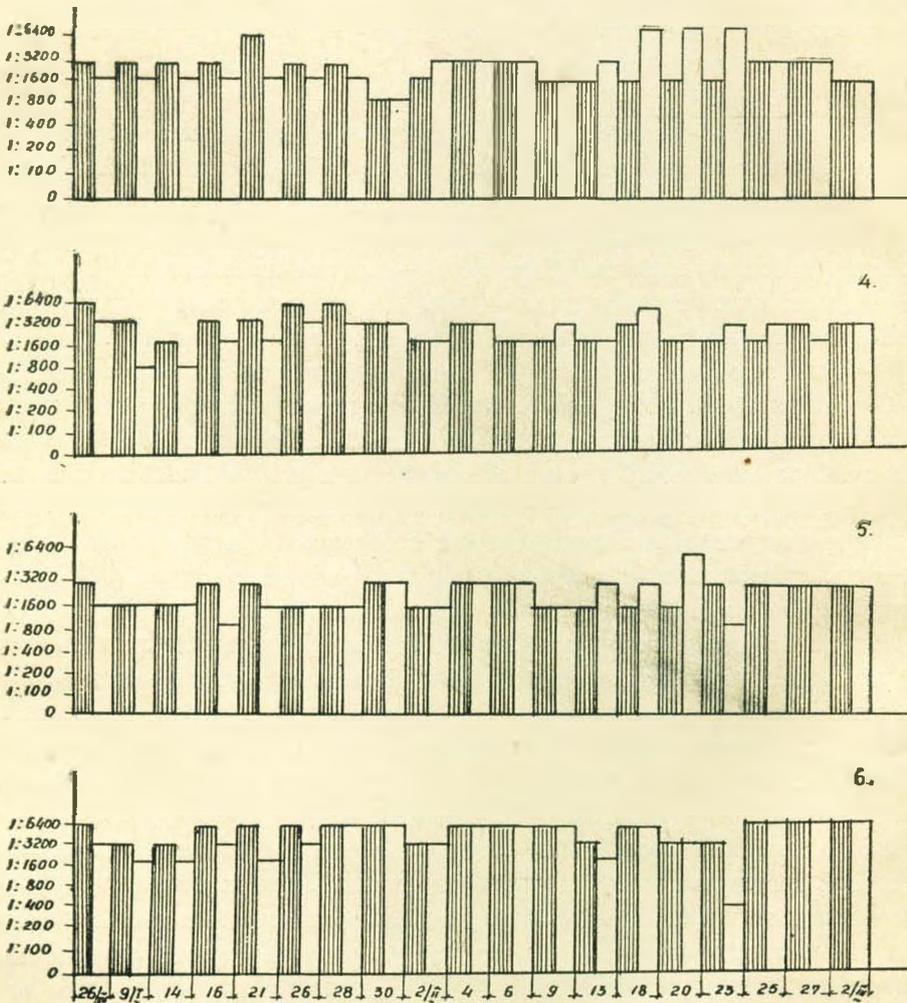


Рис. 1. Реакция агглютинации при угашении условного рефлекса. Цифры внизу указывают дату взятия крови, цифры слева—разведение сыворотки, черные столбики—реакция агглютинации до дачи фенамина или условного раздражителя, заштрихованные столбики—реакция агглютинации спустя 4—6 часов после дачи фенамина или условного раздражителя. Первая пара столбиков—реакция агглютинации до и после дачи фенамина, остальные—до и после изолированного применения условного раздражителя.

Естественно, перед нами встал вопрос—как изменяется уровень антител при развитии тормозного процесса, когда условный раздражитель, следовательно, вызывает в коре мозга процесс, противоположный возбуждительному. Имеющиеся в литературе данные позволяли думать, что характер ожидаемых изменений агглютинационного титра будет противоположным по сравнению с тем, что наблюдается при положительном значении условного раздражителя.

Многочисленные исследования учеников И. П. Павлова показали, что тормозной процесс является активным процессом. Так, еще в 1912 г. Г. В. Фольборт [10] отмечает, что процесс, лежащий в основе угасания и условного тормоза, имеет существенные черты сходства с процессом раздражения и его надо считать за активный процесс, и что отсутствие условного рефлекса при этом нельзя рассматривать как отсутствие деятельности, как покой центральной нервной системы, т. к. тут имеется своеобразная деятельность, противоположная возбуждению. Дальнейшие исследования подтвердили этот вывод.

И. П. Павлов в многочисленных высказываниях по этому поводу усиленно подчеркивал деятельный характер тормозного процесса.

В последнее время появился ряд работ, которые представляют для нас особый интерес в связи с тем, что в них действие положительных и отрицательных условных раздражителей испытывалось либо в несколько иных методических условиях, чем обычно, либо в отношении деятельности таких органов, которые позволяли учитывать как ослабление этой деятельности, по сравнению с определенным исходным ее уровнем, так и усиление ее. Так, например, А. О. Долин [11] изучал сердечную деятельность и имел поэтому возможность наблюдать как замедление, так и учащение пульса. Сотрудники К. М. Быкова А. А. Рогов [12] и А. Т. Пшоник [13] изучали сосудистые условные рефлексы и поэтому в состоянии были наблюдать изменения объемного пульса как в сторону его уменьшения, так и увеличения. Особого внимания заслуживают исследования К. М. Быкова и О. Ивановой [2] и В. Н. Черниговского [14], изучавших слюнные условные рефлексы. В своих опытах указанные авторы длительное деятельное состояние слюнной железы получали путем введения собаке нескольких миллиграммов пилокарпина. В опытах всех перечисленных выше авторов, благодаря тому, что испытания положительных и отрицательных условных рефлексов производились на фоне определенного уровня деятельности органа, удалось установить, что тормозные раздражители оказывают противоположное действие по сравнению с эффектами, получаемыми при действии положительных условных раздражителей. Так, например, если положительный условный раздражитель уменьшает секрецию слюнных желез, то отрицательные условные раздражители, наоборот, увеличивают ее. Если положительный условный раздражитель вызывает сужение сосудов, то отрицательный, наоборот, приводит к расширению сосудов и т. п. К таким же выводам пришли М. Я. Михельсон [15], изучавший проницаемость клеток слюнных желез для иода, и К. А. Дрягин [16], установивший те же закономерности в отношении деятельности почек, в част-

ности в отношении диуреза и количества выделяемого почками хлора. За последние несколько лет ряд аналогичных фактов был обнаружен Г. Х. Бунятыном [17] и его сотрудниками, которые на примере обменных процессов подтвердили активный характер коркового тормозного процесса и противоположное, по сравнению с возбуждательным процессом, его действие на процессы обмена.

Таким образом, исходя из литературных данных мы вправе были ожидать, что если наш положительный условный раздражитель вызывает уменьшение титра агглютинации, то при его угашении он должен постепенно потерять свое положительное значение и приобрести свойства отрицательного раздражителя и, соответственно этому, вместо уменьшения титра агглютинации вызвать его увеличение. Наши опыты подтвердили это предположение.

Как в первой, так и во второй серии опытов при изолированном применении условного раздражителя в процессе угашения условного рефлекса наблюдалось увеличение агглютинационного титра.

Конечно, здесь нельзя было ожидать уже той строгой однозначности в характере реакции, которая имеется при испытании положительного действия условного раздражителя. В своих «Лекциях о работе больших полушарий головного мозга» И. П. Павлов [18] приводит ряд моментов, оказывающих влияние на ход угашения, нарушающих его, и приводящих к восстановлению положительный условный рефлекс.

«Наблюдаемые иногда при угашении самопроизвольные колебания ритмического характера,—пишет он,—легко понимаются как явление борьбы, уравнивания между раздражительным и тормозным процессами».

При оценке результатов угашения должны быть учтены, во-первых, индивидуальные различия экспериментальных животных, которые сказываются как при образовании условных положительных рефлексов, так и при развитии внутреннего торможения. Далее имеет значение также и сила, интенсивность условного рефлекса и ряд других моментов. В связи с этим противоположный характер изменения титра агглютинации у разных кроликов выступает в разное время, несмотря на то, что опыты на всех кроликах ставились в одни и те же дни и в одно и то же время дня. Далее, в ряде случаев увеличение титра агглютинации чередуется с его уменьшением или отсутствием каких-либо изменений. Эти колебания эффекта, в основе которых лежит явление растормаживания, очевидно, и следует отнести за счет индивидуальных особенностей животных. При сравнении данных обеих серий опытов можно заметить также, что у кроликов второй серии опытов угашение рефлекса наступило несколько позднее по сравнению с кроликами первой серии опытов. Кроме того и увеличение титра агглютинации, связанное с развитием угасательного торможения, у них резче выражено. Эти колебания эффекта, очевидно, следует отнести за счет интенсивности условного рефлекса. Как уже было указано выше, у кроликов второй серии опытов подкрепление условного раздражителя безусловным было вдвое больше, чем у кроликов первой се-

ри, следовательно, и условный рефлекс у них был более упрочен, а этот момент должен оказать значительное влияние на силу условного рефлекса, особенно, если учесть, что мы имели дело с молодыми условными рефлексами.

Несмотря на все эти колебания условного рефлекса, тем не менее увеличение титра агглютинации у всех подопытных животных наступает примерно в одни и те же сроки: а именно—у кроликов второй серии в пределах между 12-ой и 17-ой пробами изолированного действия условного раздражителя, а у кроликов первой серии—между 9-ой и 15-ой пробами.

Наконец, следует отметить также еще одно обстоятельство: как видно из приведенной диаграммы, у всех кроликов без исключения перед появлением тормозного эффекта, т. е. увеличением титра агглютинации, можно заметить наличие еще одной стадии, когда титр агглютинации остается без изменений. Это—переходная стадия превращения положительного условного рефлекса в отрицательный,—стадия, когда положительное действие условного раздражителя еще сохранилось, а отрицательное действие еще не приобрело той интенсивности, которая наблюдается в следующей стадии.

Кроме реакции агглютинации, в опытах на кроликах второй серии была использована также реакция связывания комплемента, как более тонкий индикатор иммунологических сдвигов. Реакция связывания комплемента ставилась нами время от времени в различных стадиях опыта. В общей сложности было поставлено 19 проб реакции связывания комплемента, из них 14 в период угашения условного рефлекса.

В этих опытах было обнаружено, что безусловный раздражитель фенамин вызывает уменьшение титра антител, связывающих комплемент. Такое же действие оказывает и условный раздражитель. Таким образом, наблюдается полный параллелизм между изменениями титра агглютининов и комплемент связывающих антител. Согласные данные получены и в опытах с угашением условного рефлекса (рис. 2). С развитием внутреннего торможения под влиянием условного раздражителя титр антител, связывающих комплемент, увеличивается. При этом важно отметить, что как увеличение титра агглютинации, так и титра антител, связывающих комплемент, происходит в одни и те же сроки, и это является подтверждением того, что смена возбудительного процесса в коре мозга тормозным процессом сопровождается изменением знака реакции в соответствующих эффекторных органах.

Полученные нами результаты, во-первых, подтверждают в новых условиях эксперимента имеющиеся данные о том, что кора головного мозга оказывает регулирующее влияние на иммунологические реакции организма и, во-вторых, указывают на то, что иммунологические реакции могут быть использованы для изучения закономерностей высшей нервной деятельности.

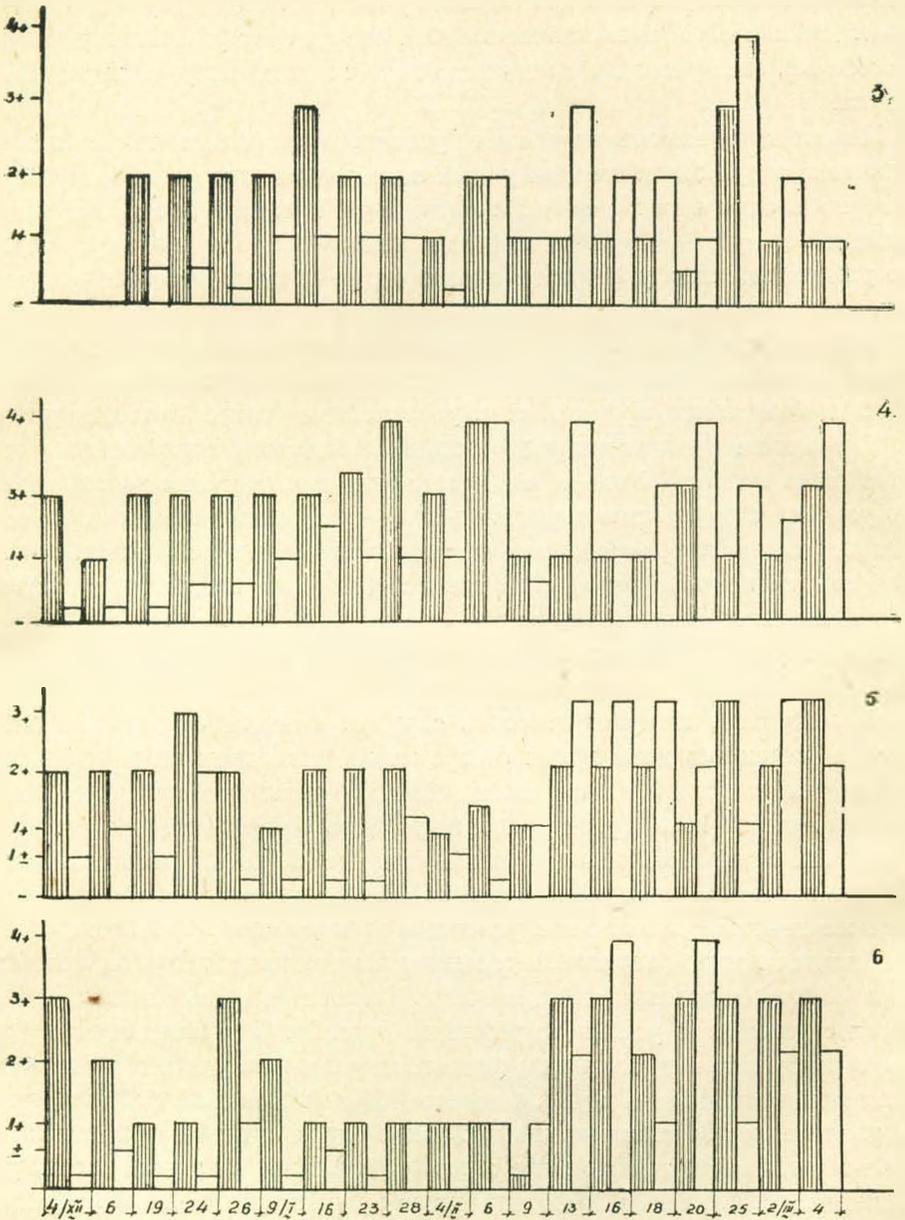


Рис. 2. Реакция связывания комплемента при угашении условного рефлекса. Цифры внизу указывают дату взятия крови, цифры слева — интенсивность реакции. Черные столбики — реакция связывания комплемента до дачи фенамина или условного раздражителя. Заштрихованные столбики — реакция связывания комплемента спустя 4—6 часов после дачи фенамина или условного раздражителя. Первая пара столбиков реакция связывания комплемента до и после дачи фенамина, остальные — до и после изолированного применения условного раздражителя,

ЛИТЕРАТУРА

1. Павлов И. П. Полное собр. трудов, т. I, 323, 1940.
2. Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы, 1947, Ленинград.
3. Гордиенко А. Н. Нервная система и иммунитет, 1949, Краснодар.
4. Адо А. Д. Антигены как чрезвычайные раздражители нервной системы, 1952, Москва.
5. Здродовский П. Ф. Ж. Микр. Эпид. и иммун., 7, 3, 1951.
6. Подкопасв Н. А. и Саатчян Р. Л. Цит. по Гордиенко.
7. Выгодчиков Г. В. и Барыкина О. В. Цит. по Гордиенко.
8. Долин А. О. и Крылов В. Н. Ж. Высш. нервн. деят. II, в. 4, 547, 1952.
9. Алексанян А. М., Александрян С. С. и Аветикян Б. Г. Известия Академии наук Арм. ССР (биол. и сельхоз. науки), VI, 4, 89, 1953.
10. Фольборг Г. В. Тормозные условные рефлексы. Диссертация, 1912, В. М. А. С.-Петербург.
11. Долин А. О. Ж. Высш. нервн. деят. II, в. I, 70, 1952.
12. Рогов А. А. О сосудистых условных и безусловных рефлексах человека, 1951, Москва-Ленинград.
13. Пшоник А. Т. Кора головного мозга и рецепторная функция организма, 1952, Москва.
14. Черниговский В. Н. Цит. по Быкову К. М.
15. Михельсон М. Я. Цит. по Быкову К. М.
16. Дрягин К. А. Цит. по Быкову К. М.
17. Бунятыян Г. Х. Известия Акад. наук Арм. ССР (биол. и сельхоз. науки), V, 4, 17, 1952.
18. Павлов И. П. Полное собр. трудов, IV, 65, 1949.

**Ա. Մ. Ալեքսանյան, Ս. Ս. Ալեքսանդրյան և Բ. Գ. Ավետիսյան**

**ՆԵՐՎԱՅԻՆ ՍԻՍՏԵՄԻ ԴԵՐԸ ԻՍՈՒՆՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ՌԵԱԿՑԻԱՆԵՐՈՒՄ**

**Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ի Մ**

Մեր նախորդ աշխատանքներում ցույց է տրված, որ իմունացրած ճագարներին մեծ քանակությամբ ֆենամին տալը առաջ է բերում կենդանիների շիճուկի ազլյուտինացիոն տիտրի նկատելի անկում, որը մաքսիմալ կերպով արտահայտված է լինում ֆենամին ընդունելուց 4—6 ժամ հետո: Հետագա աշխատանքներում պարզվեց, որ երբ ֆենամին տալը բազմիցս զուգակցվում է ինդիֆերենտ գրգռիչի հետ, ինչպես օրինակ խինին ուտեցնելը էլեկտրական զանգը հնչեցնելու հետ, ապա հաջողվում է առաջ բերել շիճուկի ազլյուտինացիոն տիտրի անկում մշակված պայմանական ռեֆլեքսի հիման վրա:

Նույն եղանակով հաջողվում է իջեցնել նաև շիճուկի կոմպլեմենտ կապելու տիտրը:

Ա. Օ. Դոլինի և Վ. Ն. Կրիլովի վերջերս հրատարակված հոդվածում բերված են նրանց փորձերի արդյունքները: Այդ աշխատանքի մեջ նրանք հանգում են այն եզրակացություն, թե պայմանական ռեֆլեքսների ուսմունքի տեսակետից իմունոլոգիական ռեակցիաներն ունեն որոշ յուրահատկություն, քանի որ նրանք ենթակա չեն պայմանական ռեֆլեքսներին հատուկ մարման երևույթին:

Մեր փորձերում հաջողվել է ստանալ պայմանական ռեֆլեքսի մարում: Այնուհետև մեր փորձերում հայտնաբերված է, որ եթե պայմանական ռեֆլեքսը մարելուց հետո շարունակենք պայմանական գրգռիչով ազդել, ապա այդ

գրգռիչը բացասական նշանակութիւնն է ձեռք բերում: Ի՞նչ սկզբում պայմանական գրգռիչը ազդում էր իջեցնելով շիջուկի ազլլուտինացիոն և կոմպլեմենտ կապելու տիտրը, ապա պայմանական ռեֆլեքսը մարեւուց հետո, նույն գրգռիչն առաջ է բերում շիճուկի տիտրի բարձրացում: Այսպիսով, գրգռման պրոցեսի փոխարինումը արգելակման պրոցեսով, որը տեղի է ունենում պայմանական ռեֆլեքսը մարեւու ժամանակ, փոխում է էֆեկտոր օրգանի ռեակցիայի նշանը, այդ ռեակցիայի ուղղութիւնը:

Ստացված արդյունքները էքսպերիմենտալ նոր պայմաններում հաստատում են այն տվյալները, ըստ որոնց գանգուղեղի կեղևը կանոնավորող դեր է խաղում օրգանիզմի իմունոլոգիական ռեակցիաներում: Այս ռեակցիաները կարող են օգտագործվել ներվային սիստեմի բարձրագույն գործունեութիւնն ուսումնասիրելու նպատակով: