

дослідження навколишніх предметів і з предметами. На цій основі утворюються зв'язки, що відображають зв'яз-

у допитливість» — зачатки того, що ння у мавп він бачить і тоді, коли йно, гадати, що обидва ці стимули мавпи, і у людини вони з рештою ужити тому, щоб дістати будь-коли дницького рефлексу у відображенні потім в активному впливі на нього. рефлекс на рівні поведінкових ре- лекс, в якому не можна не бачити едовища. Звідси випливає, що і в тувальною реакцією, існує не тіль- кий виникає в результаті випадко- те також і відображення об'єктив-

ки та відношення відображаються сконало, як у людини. Можна га- вному на рівні явищ і здійснюєть- дві сигнальні системи, пізнає дійс- альній системі, вона використовує мисленням; дійсність відображає- ннях (що, очевидно, тільки й е овиводах, пов'язаних з живанням ише зачатки здатності до абстра-

що і в умовному рефлексі поля- речей», а вбачав у ньому один «середі» йшлося про суто штуч- му, що відповідно задуму експе- метронома. Звук замінив собою ожна говорити про те, що умов- му сигнального значення, вносив овно, не відображала натураль- ях. Такого роду умовні подраз- а при виробленні штучних умов- рефлекс і асоціацію, Павлов, слід оротке висловлювання Павлова невірних інтерпретацій — аж до ного застосування рефлекторної піальну зміну (або додаток) у що після «середі» 13.XI 1935 р. жодного разу не повертався до Навряд чи він не згадав би дуже важливе. Висловлювання чать про те, що Павлов залн-

XI 1935 р. Павлов говорив про д мати на увазі, що не тільки ни вживаються в різному ро- бов, причина, висновок, зміст, також розуміються і вживаю- тим же дослідником): в одних окому розумінні, в інших — цях вживав термін «умовний е зміст, що й в терміні «тим- нервової діяльності вживають

ох другосигнальних тимчасо- на основі аналізу і синтезу ей опосередковано через них. ися деяка непевність у тому, афовані достатньо повно і ому разі, друковані праці ами «серед», не перевірені

поняття «асоціація» не як «родове поняття», що включає і «умовний рефлекс», і не як рівнозначущє з «умовним рефлексом», а як таке, що означає особливий вид тимчасового зв'язку між корковими пунктами, при якому участь підкорки не обов'язкова [4]. Не без підстав Е. Берклі твердить, що «Внаслідок непевності слів звичайної мови нам не тільки виявляється важко точно узнати, що означає таке слово, коли його вживають інші, але й ми самі помиляємося, вживаючи його» [2].

Останнім часом при дослідженні вищої нервової діяльності людини переважно вживають терміни «умовний зв'язок», «тимчасовий зв'язок», «нейроасоціації» і менш часто користуються терміном «умовний рефлекс». У цьому проявляється законне прагнення розрізнити тимчасові зв'язки у людини і тварин. Проте навряд чи доцільно відмовлятися від універсального застосування терміна «умовний рефлекс», зокрема, по відношенню до людини, якщо надавати цьому терміну широкого значення. Аргументи на користь широкого розуміння і збереження цього терміна можна знайти і в статті Е. А. Асратяна.

Література

1. Асратян Э. А. Каузальный условный рефлекс.— Вопросы философии, 1970, 10.
2. Беркли Э. Символическая логика и разумные машины. М., 1961, 24.
3. Горский Д. П. Логика, М., 1958, 254.
4. Майоров Ф. П. История учения об условных рефлексах. М., 1948, 338.
5. Павлов И. П. Двадцатил. опыт объективн. изучения высш. нервн. деят. (поведения) животных. Изд. 7-е, М., Медгиз, 1951, 451.
6. Павловские среды, т. II и III, 166, 261.
7. Протопопов В. П. Исследование высшей нервной деятельности в естественном эксперименте, Киев, 1950, 157.
8. Рушкевич Е. А. Образование временных связей и соотношение сигнальных систем при определении причинно-следственных отношений.— В сб.: Пробл. психиатрии, Киев, 1970, с. 75.

Відділ патології вищої нервової діяльності
Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця
АН УРСР, Київ

Надійшла до редакції
16.II 1976 р.

УДК 575.12+577.156.41

В. І. Вдовиченко, С. Л. Няньковський

ЕВОЛЮЦІЯ «КИСЛОГО» ТРАВЛЕННЯ

В механізмі виникнення багатьох захворювань шлунка велике значення надається взаємодії двох факторів: з одного боку агресивному вмісту шлунка (пепсин та соляна кислота), з іншого боку — захисному бар'єру у вигляді шлункового слизу [2]. І фізіологу, і клініцисту-гастроентерологу цікаво знати, на якому етапі еволюції виникло «кисле» травлення і в якій мірі формувались відповідно фактори «захисту» проти згаданих агресивних компонентів шлункового соку, що перешкоджають самоперетравлювання шлунка.

Питання про час виникнення травлення за участю пепсину в кислому середовищі остаточно не з'ясоване [1, 6, 11]. Традиційно вважалося, що «кисле» травлення — це привілей хребетних з сформованим шлунком. Однак аналіз літератури з цього питання свідчить, що це не зовсім так.

Звернемось до найпростіших. Для них властиве примітивне внутріклітинне травлення, яке здійснюється в цитоплазмі клітин або у спеціалізованих травних вакуолях. Завдяки низькій проникності мембран цих вакуолей травлення в них відбувається до певної міри автономно і при досить кислому середовищі: у амеби — при рН 3,5—4,0, а в парамеції — навіть при рН 1,4. Однак дуже швидко середовище травлення стає близьким до нейтрального [17].

У багатоклітинних позаклітинне травлення пов'язане з виникненням засобів для механічного подрібнення їжі та хімічного її розщеплення до розмірів, що роблять її здатною для послідовного внутріклітинного перетравлення. Причому, в часі еволюції відбувається поступова заміна внутріклітинного травлення на позаклітинне, або порожнинне. Так, у губок травлення ще виключно внутріклітинне. У триглівокишкових турбелярій травлення відбувається головним чином у великих фагоцитарних клітинах, що

вистеляють кишечник, тоді як у прямокишкових турбеларій травлення відбувається у просвіті кишечника [14].

У представників, що стоять на вищих сходинах еволюції: кишковопорожнинних та голкошкірих — мають місце обидва типи травлення — і клітинне, і позаклітинне [15].

У молюсків переважання того чи іншого типу травлення залежить від характеру харчування. У головоногих воно головним чином відбувається в просвіті травного тракту, а в рослинноядних червононогих — внутріклітинно (в амєбоцитах та клітинах гепатопанкреаса [18]).

Починаючи з кольчатих червів, у послідовних за еволюцією представників тваринного світу (ракоподібні, комахи, хордові) позаклітинне травлення стає домінуючим.

Довгий час вважалося, що в безхребетних реакція середовища у травному тракті лужна або близька до нейтральної. Наводилися дані, що в молюсків рН у шлунку становить 5,3—5,8, а в різних відділах кишечника коливається від 6,5 до 7,0 [13]; у кліща — відповідно 4,0—5,0 та 7,0—8,0 [16]. Однак в екстрактах органів травлення деяких комах були знайдені протеази, активні в кислому середовищі [3]. У деяких павуків знайдені протеази з оптимумом дії при рН 2,0 та 7,0—9,0 [19].

У кишковопорожнинних та головоногих молюсків були відкриті дві протеази: одна типу пепсину з оптимумом дії при рН 3,0, інша — триптаза, активна при рН 7,0. Дві протеази вдалося виділити з активністю при рН 2,0—2,5 та 7,5—8,5 в шлунковому соці річкового раку [20]. В риб, що мають сформований шлунок, вміст його кислий; у тих, в яких він відсутній, реакція травного тракту в цілому лужна [9].

Цікаво, що «кисле» травлення у всіх хребетних незалежно від їх положення на сходинах еволюції, за даними М. П. П'ятницького [7], відбувається приблизно в однаковому оптимумі рН: 1,6—1,9. При цьому виявляється ідентичною і структура пепсину у вищих та нижчих за розвитком тварин: у жаби і птахів, риб і свині, тритонів і людини [4, 5, 7, 10, 12, 20, 21]. Більше того, встановлено, що ферменти, подібні за будовою до травних ферментів тварин, виникли раніше тваринного світу. Так, гомологічну трипсину тварин протеазу знайдено в проназному комплексі *Str. griseus*, хімотрипсину — α -літичний фермент *Sorangium*, пепсину — протеази грибів, в тому числі пеніцилопепсин та кисла протеаза *Asp. awamori*. Однак у цих примітивних форм відсутні зимогени протеаз, тобто неактивні попередники ферментів, які активуються у відповідному рН середовища. Зимогени вважаються надбанням еволюції, і за своєю будовою значно відрізняються у різних представників тваринного світу [8].

Отже, пепсинне травлення, що відбувається в кислому середовищі, є надбанням не лише тваринного світу, але й найпростіших одноклітинних організмів, мікробів та грибів. Найбільшого розвитку такий спосіб травлення досягає у хребетних тварин, у яких розвивається досконалий для кислого травлення орган у вигляді шлунка. Одночасно виникають і регуляторні механізми травлення, один з яких — синтез зимогенів, що активуються при відповідному рН середовища.

Література

- Гриффин Д., Новак Э. Живой организм, «Мир», М., 1973.
- Ивашкин В. Т., Дорофеев Г. И., Пирумов П. А., Кожемякин Л. А. Функциональные особенности защитного барьера слизистой оболочки желудка и двенадцатиперстной кишки в норме и патологии. Обзор литературы.— РМЖ «Гастроэнтерология», разд. 17, 1975, 8, 1.
- Кузнецов Н. Я. Основы физиологии насекомых. Изд-во АН СССР, 1948.
- Мали Р. Химия пищеварительных жидкостей и пищеварения.— В кн.: Германн Л., Руководство к физиологии, 1886, 5, 2, 119.
- Пегель В. А. Физиология пищеварения рыб, Изд-во Томского университета, 1950.
- Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных, «Мир», М., 1967.
- Пятницкий Н. П. Об изменчивости пепсина.— В кн.: Сб. докл. VI Всесоюзного съезда физиологов, биохимиков и фармакологов, Тбилиси, 1937, 499.
- Степанов В. М., Структурные аспекты регуляции активности протеиназ желудочнокишечного тракта.— В сб.: III Всесоюзный биохим. съезд. Тез. симп. докладов, Рига, 1974, 256.
- Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб, Изд-во МГУ, 1962.
- Сулима А. Ф. К пищеварению рыб, 1919, 2, 170.
- Уголев А. М. Пищеварение и его приспособительная эволюция, «Высш. школа», 1961.
- Buddenbrok W. Grundriß der vergleichen der Physiologie, 1929.
- Hughes M. A. The Physiology of the Alimentary Canal of Tyroglyphus farine.— Quart. J. Micr. Sci., 1950, 91, 45.
- Jennings J. B. цит. по Проссер Л., Браун Ф., Сравнительная физиология животных, «Мир», 1967, 155.
- Kermack D. M. The Anatomy and Physiology of the Gut of the polychaete *Arenicola marina*.— Proc. Zool. Soc. London, 1955, 125, 347.

- Kruger P. Vergleichende Anat., 1933, 35, 538.
- Must S. O. 1942, 1947, цит. по [18].
- Nakazima M. On the function of the stomach with a General Consideration of the problem. J. Zool., 1956, 11, 469.
- Pickford G. E. цит. за [20].
- Vonk H. Das Pepsin verhalten bei verschiedenen Tieren. Zool. Jb., 1909, 9, 1.
- Vonk H. Die Verdauung bei verschiedenen Tieren. Zool. Jb., 1909, 9, 1, 371.

Кафедра пропедевтичної терапії
Львівського медичного інституту

УДК 612.85.016.6

ПРО АПАРАТ РНУ

Незважаючи на чітко встановлені теми [20, 22, 24 та ін.], досі не вивчено функціонального плану. Це спричиняє ехосигнал, відбитий від стінок ротової порожнини і в'язаних проблем звуколокації.

Дослідники, які вивчали ехосигнали, прийшли до висновку, що в процесі дихання повітря через систему дихання чи іншою мірою з дихальними органами тварин. Томлін [10], Норріс і ін. вивчали ехосигнали, що виникають внаслідок проходження повітря крізь ротову порожнину тварин, чия рота утворює певний резонатор. Ці звуки у дельфінів. Кустоводом вусатого кита, у якого повітряні пухирці. Лілії можуть утворюватись у кількох китоподібних беруть участь у формуванні звуку.

Вважали, що у зубастих рибах (химер, акул, скатів) Гречев [3] виявила в гортані ми. Айрапетьянц і Констанція з ссавцями суші малоїмові до атавізму.

Малишев [8] описує в гортані, що обривають «дихальні» у одонтоцистів гортань позбавлені м'язів. Про розвинуту мускулатуру [8] та ін. наявність мускулатури області.

У вусатих китоподібних гортань не має зв'язок, з кількістю гортанних м'язів — цих тварин пов'язують з гортанню.

Лоуренс і Шейл [22] свої експерименти вважали, що в гортані миші носового процесу прийшли, беручи до уваги головні, зокрема, з швидкості при цьому, нагадували звуки.

Якщо, незважаючи на походження окремих звуків мають, очевидно, найдосконаліше менше.