

19203 1933
THE JOURNAL OF PHYSIOLOGY OF USSR

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ИМЕНИ И. М. СЕЧЕНОВА



Почетный редактор — академик И. П. ПАВЛОВ

Редколлегия:

Проф. Ю. М. ГЕФТЕР, С. М. ДИОНЕСОВ (ответств. секретарь), проф. Б. И. ЗБАРСКИЙ, заслуж. деятель науки проф. А. А. ЛИХАЧЕВ, заслуж. деятель науки проф. Л. А. ОРБЕЛИ, академик А. В. ПАЛЛАДИН, проф. И. П. РА-ЗЕНКОВ, заслуж. деятель науки проф. А. Д. СПЕРАНСКИЙ, проф. А. А. УХТОМСКИЙ, Л. Н. ФЕДОРОВ (отв. редактор)

Редакционный совет

- | | |
|--|--|
| 1) Общая и экспериментальная физиология:
Э. Ш. Айрапетянц, проф. И. С. Беритов, В. С. Брандгендлер, проф. Д. С. Воронцов, проф. П. С. Купалов, А. В. Лебединский, Ф. П. Майоров, А. В. Тонких, проф. Г. В. Фольборт, заслуж. деятель науки проф. Л. С. Штерн. | 3) Эволюционная физиология:
проф. Х. С. Коштоянц, проф. Е. М. Крепс. |
| 2) Физиология труда:
проф. К. М. Быков, проф. М. И. Виноградов, проф. Э. М. Каган, Д. И. Шатенштейн. | 4) Зоотехническая физиология:
проф. Б. М. Завадовский, академик А. В. Леонтович. |
| | 5) Биохимия и физиология питания:
В. М. Каганов, проф. А. Ю. Харит, проф. М. Н. Шатерников. |
| | 6) Фармакология:
проф. В. В. Николаев. |

ТОМ XVII, ВЫПУСК 6

УПРАВЛЕНИЕ УНИВЕРСИТЕТ. И НАУЧНО-ИССЛЕД. УЧРЕЖД. НАРКОМПРОСА РСФСР

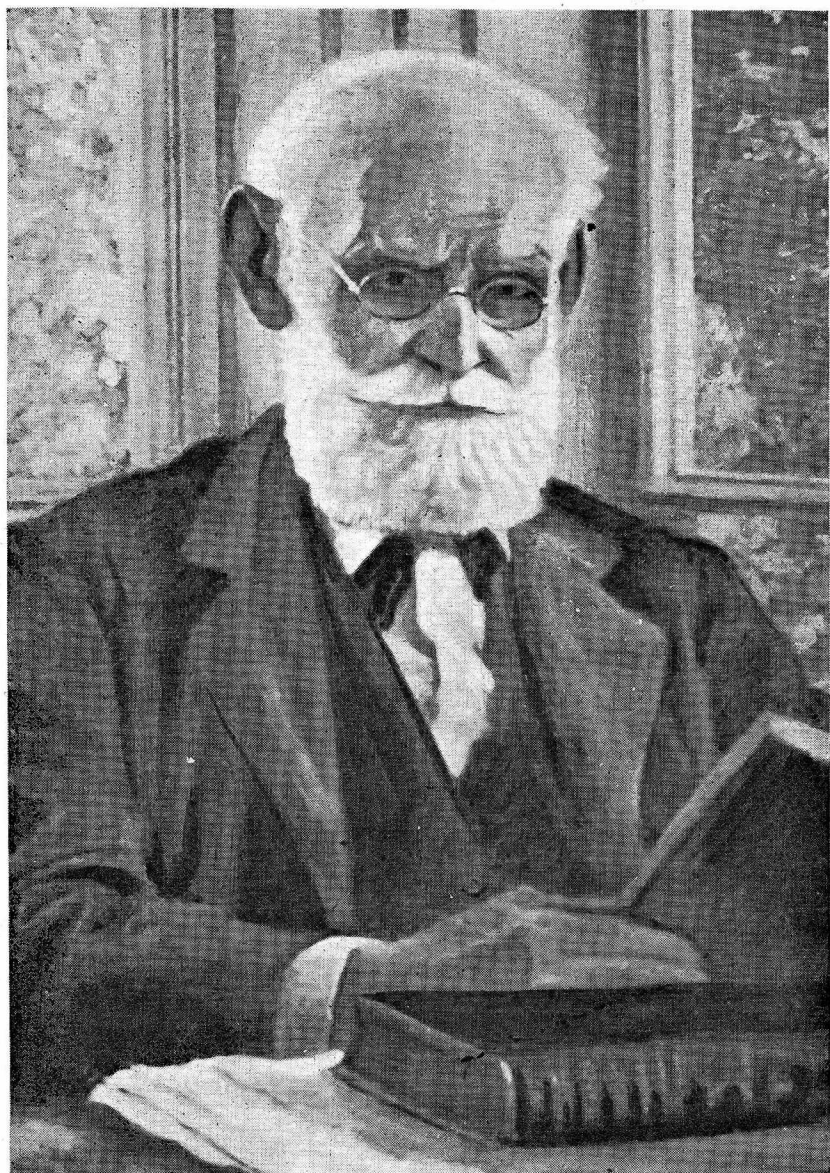
ОГИЗ — БИОМЕДГИЗ — (ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ)
ЛЕНИНГРАД 1934 МОСКВА

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Л. А. Орбели. Взаимоотношение афферентных систем	110
А. А. Ухтомский. Возбуждение, утомление, торможение	111
М. К. Петрова. О комбинированном действии брома и кофеина на изолированный больной пункт в кожном анализаторе коры полушарий и на общее поведение собаки сильного возбудимого типа самца-кастрата	112
К. М. Быков. Влияние коры мозга на тканевые процессы	114
М. А. Усиевич. Как отражается деятельность коры больших полушарий на работе внутренних органов? Сообщение I. Деятельность коры больших полушарий и работа почек	116
Н. А. Рожанский. Проблема структуры в исследовании центральной нервной системы	118
И. С. Беритов. Исследование индивидуального поведения собаки. Сообщение VII. Динамика индивидуального поведения	118
А. К. Ленц. Условные слюноотделительные рефлексы человека в сопоставлении с данными сознания испытуемого субъекта	119
Э. Асратян. К вопросу о локализации центральной части рефлекторной дуги двигательного оборонительного условного рефлекса	121
П. Анохин и Е. Стреж. Изучение динамики высшей нервной деятельности. Сообщение VI. Характеристика рецептивной функции коры больших полушарий в момент действия безусловного рефлекса	122
М. А. Панкратов. О взаимоотношении болевой и тактильной чувствительности	123
А. А. Андреев. Способность различения тонов высокой частоты у собак	124
А. А. Винохов и Г. В. Гершуни. Об электрической возбудимости органа слуха. О воздействии переменных токов на поврежденный слуховой прибор	125
И. И. Байченко, А. И. Крестовников и Н. Н. Дозянов. Влияние тестов на нервную систему на центр вестибулярного нерва	126
А. М. Воробьев и Г. В. Фольбогт. О значении пилорической части желудка для деятельности фундальных желез	127
В. Н. Болдырев. Сухие пищеварительные соки в „живом“ виде, их свойства, способы добывания и заготовления впрок	128
П. С. Купалов и Г. В. Скипин. Соотношение между частотой раздражения и величиной секреции подчелюстной слюнной железы	130
Х. С. Коштова и Р. Л. Митрополитанская. Материалы к физиологии животных в онтогенезе. Сообщение I: Об автоматии кишечника зародыша человека	130
А. М. Рябиновская. Материалы к физиологии животных в онтогенезе. Сообщение II. Характер сокращения скелетной мышцы млекопитающих в различные периоды постэмбрионального развития	131
Н. П. Говоров и В. В. Савич. О механизме действия спотворных на кишечную секрецию	131
С. В. Аничков. Участие рефлекторных механизмов в разорбтивном действии на дыхание ядов группы никотина	132
Е. Болдырев. Гиперплазия островков Лангерханса, вызываемая инсулином	133
А. М. Воробьев. О роли симпатической нервной системы в изменении хроматинности двигательного нерва при аноксемии	133

*Великому физиологу
Ивану Петровичу
ПАВЛОВУ
посвящаем мы этот номер*





Иван Петрович Павлов
(с портрета работы худ. В. М. Нестерова, 1930 г.).

О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ АФФЕРЕНТНЫХ СИСТЕМ¹

Л. А. Орбели

(Ленинград)

Под влиянием всего того экспериментального материала, который накопился в области физиологии центральной нервной системы и органов чувств, у нас сложилось представление о центральной нервной системе, как об очень сложной уравновешенной системе, находящейся в состоянии подвижного равновесия. Все раздражители, действующие на тот или иной участок поверхности нашего тела, на ту или иную воспринимающую поверхность и рецепторный аппарат, вызывают изменения в состоянии соответствующих отделов центральной нервной системы. Возбуждение из этих первичных очагов иррадирует и распространяется на другие отделы нервной системы, и через очень короткий промежуток или почти мгновенно вся центральная нервная система оказывается всколыхнутой. Результатом этого является то, что раздражения, падающие вслед за этим на другие участки рецепторной системы, находят измененную почву, сталкиваются в своем эффекте с эффектами, вызванными предшествующими раздражениями.

Еще более сложная картина получается, если раздражения действуют одновременно. И так как явления окружающего мира непрерывно текут своим порядком, то наш организм оказывается под постоянным его воздействием. В результате этого эффект, вызываемый каждым данным раздражением, не вполне соответствует тому эффекту, который был бы вызван, если бы это же раздражение действовало совершенно изолированно. Всякий раз раздражение из внешнего мира падает на почву, подготовленную всей совокупностью раздражений, которые действовали перед этим или которые действуют одновременно с данным раздражителем.

Эта точка зрения, конечно, отнюдь не новая. Она является результатом всего того материала, который накопился в нервной физиологии. В очень отчетливой форме эта мысль была высказана И. П. Павловым на основании изучения условных рефлексов, и все время подтверждается. Громадный материал мы имеем в этом направлении в субъективной физиологии органов чувств. К этому приводят нас постоянные наблюдения как над собой, так и над животными при изучении центральной нервной системы.

Остановимся на основных, важнейших случаях взаимоотношения афферентных систем между собой, а затем попытаемся указать те основные механизмы, которыми эти взаимоотношения определяются.

¹ Доложено на заседании Ленинградского об-ва физиологов им. Сеченова 17 января 1934 г.

Чрезвычайно, интересно, что эти взаимоотношения мы обнаруживаем как в области отдаленных рецепторов, как будто ничего общего не имеющих, определяющих собой возникновение ощущений разных модальностей, так и в случае рецепторных систем, которые являются топографически перемещаемыми друг с другом и обеспечивают только возникновение различных видов чувствительности, но при действии тех или иных качественно различных раздражителей на одну и ту же область нашего тела. И в том, и в другом случае можно обнаружить определенные явления взаимодействия, которые усложняют явление и приводят к тому конечному результату, который мы встречаем. Обычно мы не отдаем себе отчета, как возникает данный комплекс ощущений или данное, качественно однородное для нас ощущение.

В этом отношении из области старой физиологии органов чувств можно напомнить о явлениях контраста, хотя бы в области зрения. Мы знаем, что если определенные участки сетчатки подвергаются световому раздражению, то эффект протекает несколько различно, в зависимости от того, каково состояние окружающего поля, окружающих частей сетчатки. И между топографически отдельными частями сетчатки при данных условиях освещения существует определенное взаимоотношение, которое выражается тем, что соседние участки сетчатки как бы взаимно друг друга тормозят, взаимно друг друга подавляют, результатом чего является возникновение качественно различных эффектов и определенное уточнение границ видимого нами объекта.

Второй очень важный случай взаимоотношения уже между двумя сетчатками, представляет случай взаимодействия так наз. корреспондирующих или соответственных участков двух сетчаток.

Хорошо известно, что несмотря на бинокулярное рассматривание объекта, мы, при определенном направлении зрительных осей, получаем восприятие одиночного предмета. Мы достигаем одиночного видения, несмотря на то, что видимые объекты раздельно раздражают каждую из сетчаток. В случае выключения того или иного глаза мы получили бы почти такую же близкую картину в результате возбуждающего действия световых лучей на одну только сетчатку; несмотря на то, что каждый глаз дает нам определенный образ, мы при бинокулярном видении получаем видение одиночное, но это — только при том условии, если зрительные оси направлены так, что изображения предмета падают на соответственные участки сетчаток. Достаточно произвести ничтожное смещение глазного яблока или помощью призм изменить направление лучей, идущих в тот или иной глаз, чтобы изображения оказались не на соответственных участках сетчаток и получилось двойное видение.

Но что собой представляет, на чем основана эта одиночность видения объектов при попадании изображений на корреспондирующие части сетчатки? У нас сложилось представление, и, вероятно, правильное, что между корреспондирующими участками сетчаток существуют определенные взаимоотношения, что волокна, идущие от этих корреспондирующих участков, приносят возбуждение к центральной нервной системе, и в этой центральной нервной системе разыгрываются явления, которые мы можем сравнивать с явлениями торможения, изучаемыми в других отделах физиологии нервной системы, что в данном случае речь идет о чем-то таком, что можно сравнивать хотя бы с явлениями реципрокной иннервации антагонистических мышц, когда возбужденное состояние одних центров, на-

пример центров экстензорных групп, тормозит центры других флексорных групп и наоборот. Нечто подобное этому должно разыгрываться в тех центральных очагах, которые соответствуют корреспондирующим участкам сетчатки, и изображение оказывается на той или другой стороне подавленным. Мы видим, в сущности, одиночно в результате того, что либо та, либо другая проекция сетчатки оказывается в данный момент выключенной.

Специальные наблюдения позволяют делать вывод, что действительно при так наз. одиночном видении двумя глазами мы имеем дело с показаниями либо правого либо левого глаза, либо с переменным колебательным процессом, в котором две сетчатки вступают попеременно в действие; либо дело обстоит так, что мы имеем дело со сложной мозаикой пунктов, расположенных в шахматном порядке на двух сетчатках, так что суммарная картина дает сплошное видение, в то время как каждый глаз в каждый данный момент дает разорванную картину, на которой недостает тех видимых очагов, которые отчетливо воспринимаются в это время противоположным глазом.

Это — старые данные. О них уже все достаточно хорошо осведомлены. Но вот интересный случай взаимодействия афферентных систем, опять-таки в области зрения, пришлось наблюдать мне и Дитлеру еще в 1910 г. в работе, которую мы выполнили в лаборатории Hering'a по его заданию и под его непосредственным руководством. Этот случай представляет особенный интерес, потому что он дает возможность подойти несколько ближе к самой теории цветного зрения.

Как известно, процесс возбуждения в зрительном приборе имеет очень своеобразное течение. Если на сетчатку действует кратковременное световое раздражение, в результате чего возникает на короткое время световое ощущение, то вызванный этим световым раздражением процесс возбуждения в зрительном приборе утихает не сразу. Через короткое время после того, как закончилось ощущение, наступает вторично такое же ощущение; именно мы вторично видим такой же световой образ, как тот, какой был вызван действием реального светового раздражителя. Получается первое положительное следовое изображение. После этого наступает второе, третье и четвертое и т. д. изображения, которые отграничены друг от друга интервалами. Во время этих интервалов зрительный прибор находится в состоянии угнетения.

Этот первый положительный след характеризуется тем, что он в точности воспроизводит истинное реальное изображение, реальную картину виденного нами объекта. В результате этого, если вы производите раздражение быстро движущимся объектом, имеющим очень небольшой поперечник, например узкой полоской светлой бумаги, наклеенной на темный фон и движущейся перед глазами, вы увидите, что вслед за этой полоской пробегает вторая такая же полоска. Если поступить таким образом, как это сделал в свое время Hering, именно расположить на определенном расстоянии две параллельных светлых полосы определенного поперечника и с определенным расстоянием между ними, то при известной скорости движения можно достигнуть того, что второе реальное изображение будет попадать на каждый участок сетчатки как-раз через тот промежуток времени, когда в соответствующем участке зрительного поля должно возникнуть первое следовое изображение. Тогда получается картина, которую Hering называет Dreibildphänomen, т. е.

явление трех образов. Перед глазами проходит сначала первое изображение, которое является результатом реального раздражения сетчатки, затем второе изображение, которое является сложным комплексом; оно представляет собой результат суммирования первого следового изображения от первого объекта и реального изображения второго объекта, а затем через такой же промежуток времени следует третье изображение, которое является чисто следовым изображением после второго реального раздражения. Эта картина была обнаружена Герингом и послужила даже ему приемом для того, чтобы измерить промежуток времени, который проходит от момента реального раздражения до возникновения первого следового изображения. Эта сторона нас сейчас не интересует. Нам интересна качественная сторона явления. Негинг поручил Дитлеру и мне исследовать вопрос о том, что произойдет, если эти два реальных раздражителя, следующих друг за другом через определенный короткий промежуток времени, окажутся неодинаковыми качественно, т. е. попросту говоря, если взять объекты одинаковых размеров, но различных цветов. Ведь можно было ожидать двух различных результатов. Если первое раздражение, допустим, окрашено в красный цвет, его первый положительный след тоже окрашен в красный цвет. В то время, когда возникает это следовое изображение, на тот же участок сетчатки падает реальное изображение объекта, допустим, синего цвета. Красный и синий цвета дают вместе какой-то фиолетовый цвет определенного оттенка. Это изображение мы отчетливо видим. Вслед за этим же получается третье изображение, которое является чисто следовым изображением. Можно себе представить две возможности: или это третье из видимых изображений будет носить характер второго реального раздражителя, или оно будет носить характер смешанный, соответствующий той картине, которую мы видели и которая сложилась, как результат столкновения реального светового раздражения и следового возбуждения.

Эта работа была предложена нам Негингом в расчете на то, что два изображения разных цветов, но одно реальное, а другое следовое, смешавшись друг с другом, дадут картину, которая обеспечит возникновение уже следового изображения смешанного цвета. Но в результате оказалось, что это предположение Негинга не оправдалось: третье, видимое, чисто следовое изображение всегда носило характер второго реального раздражителя. Оно повторяло собой только тот реальный раздражитель, который действовал на сетчатку, хотя сам он воспринимался нами в измененном виде.

Это имело место как в случае применения цветов, относящихся к различным Негинговским парам (красный и синий, зеленый и желтый), так и в том случае, когда были применены цвета противоположные (красный и зеленый, синий и желтый). В случае противоположных цветов картина особенно интересна тем, что можно было подобрать цвета зеленый и красный, желтый и синий таким образом, что среднее (смешанное) изображение было лишено цветового тона. И, несмотря на то, что пропуская через зрительный аппарат зеленый и красный объекты, мы видели среднее изображение совершенно бесцветное, серое, большей или меньшей степени белизны, но не окрашенное ни в зеленый, ни в красный цвета, тем не менее третье (следовое) изображение получалось всегда ярко окрашенным в тот цвет, который соответствовал реальному раздражению. Таким образом, реальное раздражение не вызывало цветового ощущения, но в зри-

тельном аппарате оставляло такие изменения, которые впоследствии давали цветовое ощущение.

Ясно было, что эти факты, конечно, не соответствуют той основной теории цветоощущения, которая была предложена Hering-ом и была построена на предположении, что ощущения противоположных цветов возникают в результате ассимиляции или диссимиляции одного и того же светочувствительного материала. Если бы речь шла об этом, если бы в случае смещений, в случае столкновения двух противоположных цветов, эти цвета взаимно уничтожали бы друг друга в силу того, что ассимиляция и диссимиляция были бы взаимно компенсированы, то в третьем образе не могло бы возникнуть цветового ощущения.

Следовательно, нужно было эту борьбу раздражений и возникновения бесцветного среднего образа объяснить другим путем. Мне кажется, что единственно возможное объяснение заключается в том, что мы должны допустить внутрицентрального столкновение процессов возбуждения, не основанных на явлениях ассимиляции и диссимиляции в химическом понимании этого слова. Тут речь идет о том, что два различных качественно и сосуществующих одновременно возбуждения взаимно друг друга подавляют, взаимно друг друга 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.

Этот случай взаимодействия заставляет нас думать, что, вероятно, для этих четырех основных цветовых ощущений мы должны допустить четыре самостоятельных рецепторных системы, которые находятся в определенном реципрокном соотношении между собой парно.

Если мы оставим временно область зрительных восприятий, зрительных ощущений и обратимся к вопросам кожной чувствительности, то тут мы наталкиваемся на чрезвычайно интересные отношения, о которых мне пришлось уже говорить в одном из докладов. Английский невропатолог Head в своих исключительно интересных работах предложил в области кожной чувствительности принять разделение всех рецепторных аппаратов и афферентных волокон на две больших группы. Эти группы он противопоставлял, с одной стороны, по эволюционному признаку, а с другой стороны — по характеру возникающих эффектов. В отличие от общепринятой системы классификации, которая делит эти рецепторные и афферентные системы по признаку качества действующего раздражителя или по качеству возникающего субъективно ощущения, иначе говоря, в противовес обычной классификации, которая разделяет все рецепторные системы на тактильные, холодовые, тепловые и болевые, Head предложил еще разделение по другой границе. Он пришел к заключению, что в кожной чувствительности нужно допустить существование двух больших самостоятельных афферентных систем, возникающих в различные эпохи филогенеза и как бы наслаивающихся друг на друга.

Как более древнюю и вместе с тем более грубую систему, он принимает всю болевую чувствительность и температурную, холодовую и тепловую, обеспечивающую реакции только на сравнительно грубые, сравнительно сильные раздражения. Если от исходной температуры кожной поверхности вы переходите к температуре около $+4^{\circ}$ или, наоборот, к температуре около $+50-55^{\circ}$ (темпера-

турные отклонения 20—22°), то при этом возникают тепловые или холодовые ощущения. Вот такого рода ощущения на сильный раздражитель могут быть осуществлены уже примитивной или, по терминологии Head'a, „протопатической“ чувствительностью. В нормальных условиях наша кожа способна реагировать и дать температурное ощущение уже при отклонении от исходной температуры на 4-5° в ту или иную сторону.

Head и предположил, что существует чувствительность протопатическая, грубая, которая обеспечивается сравнительно резкими механическими или термическими раздражителями, которая дает ощущение нестерпимого жара, нестерпимого холода и ощущения боли, причем все эти три качественно различных ощущения носят очень неприятный чувственный тон, являются ощущениями трудно переносимыми, сопровождаются обобщенной двигательной реакцией и дают картину сильного аффекта.

На эту протопатическую чувствительность является как бы наложенной эпикритическая чувствительность, возникающая филогенетически позже и характеризующаяся тем, что с одной стороны ощущения носят умеренный характер, эффекты получаются уже под влиянием очень слабых раздражений, а с другой стороны, ощущения являются точно локализованными, чего нет при протопатической чувствительности. Вместе с тем, человек не только может точно определить место действия раздражителя, но отвечает ограниченными, строго специализированными двигательными реакциями, которые направлены на устранение или на поддержание данного раздражителя. Обобщенная суммарная реакция всей мускулатуры в этих случаях оказывается отсутствующей.

Такова общая картина. Как вероятно большинству известно, Head пришел к такой классификации на основании опытов с регенерацией перерезанных нервов. Он на себе произвел перерезку кожной ветви лучевого нерва и установил, что часть чувствительности восстанавливается в течение нескольких месяцев (именно болевая и грубая температурная чувствительность). Остальные виды чувствительности (его „эпикритическая чувствительность“) требуют для своей функциональной реституции несколько лет. В опыте Head'a даже к концу шестого года реституция была неполная.

Но для нас чрезвычайно интересным моментом является то, что в тот период времени, когда протопатическая чувствительность восстановилась, а эпикритическая еще нет, мы получаем картину чрезмерной гиперпатии. Все эти виды чувствительности, восстановившиеся уже и связанные с действием сравнительно грубых раздражителей, характеризуются чрезмерно грубыми эффектами. Они субъективно переживаются чрезвычайно тяжело. Боль здесь является настолько нестерпимой, что взрослый человек не мог сдерживать крика при уколе его булавкой, тогда как укол на других участках тела, сохранивших нормальную чувствительность, он переносил сравнительно легко.

Head и высказал предположение, что эти две категории чувствительности, возникающие в различные эпохи филогенеза, наслаивающиеся друг на друга, вступают в определенное взаимодействие. Мы имеем здесь дело как бы с взаимным подавлением или взаимным ограничением. Вернее, по представлению Head'a, эпикритическая, в частности, тактильная чувствительность оказывает умеряющее влияние на протопатическую чувствительность, вводит ее в определенные рамки и вместе с тем ведет к ограничению двигательной реакции,

которая из универсализованной, обобщенной входит в те или иные формы специализированных двигательных актов.

Я хочу воспользоваться этим моментом, чтобы напомнить о замечательной работе покойного Александра Яковлевича Данилевского, который еще в 1865 г. предвосхитил в значительной мере взгляды Head'a на основании чисто объективных наблюдений над рефлексами у лягушки. Именно, изучая по методу Тюрка рефлекс лягушки, Данилевский подметил два параллельно протекающих рефлекса: один быстро наступающий, ограничивающийся движением пальцев, другой, более поздний, сибательный рефлекс во всех суставах задней конечности, обычно являющийся объектом изучения. Первый рефлекс Данилевский назвал „тактильным“, второй — „страстным“ и принял их за результаты раздражения двух различных афферентных систем. В дальнейшем анализе явления Данилевский представил богатый материал, свидетельствующий о самостоятельном, независимом ходе проводников и о реципрокных отношениях между этими рефлексами.

Весной нынешнего года нам (мне и д-ру М. А. Панкратову) удалось демонстрировать перед многими членами нашего О-ва кошку, у которой были перерезаны задние столбы спинного мозга и у которой в результате выпадения, или во всяком случае значительного ограничения тактильной и проприоцептивной чувствительностей создалась обособленность проводников болевой и температурной чувствительностей. На этом объекте было отчетливо видно, что действительно болевая чувствительность, освободившаяся от сопутствующих тактильных раздражений, оказалась нелокализованной. Животное было неспособно производить специализированной реакции и давало картину чрезвычайно бурной защитной реакции, стремилось бежать, но не обнаруживало попытки повернуться головой к хвосту и устранить раздражитель, как это делали нормальные кошки.

В настоящее время М. А. Панкратову удалось собрать обширный материал на ряде кошек, аналогично оперированных. Ему удалось показать, что гиперпатия, потеря способности локализовать боль и давать на болевой раздражитель специализированную реакцию являются характерными для всех поражений центральной нервной системы, связанных с выключением или ослаблением тактильной чувствительности (перерезка задних столбов, частичное разрушение обоих зрительных чертогов, удаление коры полушарий). Подробное изложение этого материала дано Панкратовым в этом же номере Физиологического журнала.

Влияние одного рода чувствительности на другой констатировано было Head'ом на основании субъективных показаний и подтверждено, до известной степени, объективными наблюдениями нашей лаборатории. В этом же случае можно констатировать и обратное явление. Мы знаем, что и болевая чувствительность со своей стороны оказывается моментом, который влияет на показания других видов кожной чувствительности и даже иногда на показания отдаленных рецепторных систем. Моими сотрудниками Загорулько, Лебединским и Турцаевым были представлены данные, свидетельствующие о том, что болевое раздражение может оказывать очень резкое влияние на ход адаптации зрительного прибора, а Дионесовым, Загорулько и Лебединским показано, что аналогичное влияние на ход адаптации оказывает холодное раздражение. Когда мы переходим к этой последней категории фактов, то нам нужно вспомнить другие возможные механизмы взаимодействия. Все, о чем я напоминал

выше, представляет собой ряд явлений, которые можно и должно объяснять исключительно с точки зрения внутрицентральных взаимоотношений. Речь идет о том, что импульсы, приходящие со стороны зрительного рецепторного аппарата по зрительным афферентным путям к центральной нервной системе, вызывают в этой сложной системе нервных элементов определенные нарушения исходного равновесия и создают почву для взаимного ослабления и взаимного усиления. Мы знаем как случаи взаимного торможения, так и случаи взаимного подкрепления раздражителей.

На основании тех исследований, которые были произведены нами в течение ряда лет, мы должны были прийти к заключению, что всякая рецепторная система (как рецепторный периферический прибор, так и центральный воспринимающий аппарат) оказывается под влиянием вегетативной нервной системы. Пока до настоящего времени мы имеем прямые доказательства только относительно симпатической системы, раздражение которой в том или ином ее отделе может вызвать такие изменения в состоянии центральной нервной системы и периферических рецепторов, которые отражаются на функциональной способности этих приборов. В результате получается различная картина эффектов, в зависимости от того, попадет ли внешний раздражитель на рецептор после предварительного раздражения симпатической системы или без этого предварительного раздражения.

На основании старых литературных источников, совершенно не предполагавших этой симпатической иннервации рецепторов или центральной нервной системы, можно утверждать, что тут возникают определенные количественные и качественные изменения в тех субъективных ощущениях, которые возникают под влиянием действующих раздражений. Симпатическая система, дающая эти своеобразные эффекты в рецепторных приборах и центральных нервных аппаратах, сама приходит в деятельное состояние под влиянием рецепторных приборов. Если мы различными раздражителями, имеющими значительное количественное выражение, действуем на какой-либо рецепторный прибор, то мы не только создаем определенный непосредственный эффект в центре и соответствующие субъективные показания, этот раздражитель не только дает повод к тому, чтобы измененная под его влиянием центральная нервная система иначе реагировала на дальнейшие, притекающие из данной же рецепторной системы показания, но мы вызываем и изменение всех рецепторных систем, как интрацентральное, так и через посредство симпатической нервной системы. Мы двумя различными механизмами изменяем состояние всей нервной системы. При очень сильных раздражениях присоединяются еще значительные эндокринные сдвиги (секреция адреналина, питуитрина и т. д.).

Когда мы приступаем к изучению взаимодействия афферентных систем, нам нужно иметь в виду все эти возможные явления и пытаться анализировать их, различать, что является результатом внутрицентральных изменений и в каких случаях мы имеем дело с изменением установки центральной нервной системы через посредство периферического вегетативного и эндокринного прибора. Эти возможные механизмы, конечно, являются действующими не изолированно. Нельзя себе представить, чтобы когда-либо действовал вполне изолированно один из механизмов. Раз только на наш организм действует тот или иной раздражитель, то он в большей или меньшей степени может вызвать и ту, и другую и третью картины, и в результате всякий эффект является составленным из ряда взаимно усложняющихся процессов.

Такова основная исходная позиция, которая заставила нас при-

ступить к систематическим исследованиям в этом направлении. Мы поставили перед собой задачу с целым рядом сотрудников в течение ближайшего времени заняться систематически этим вопросом о взаимоотношениях и взаимодействии афферентных систем, с стремлением проанализировать в каждом случае, во-первых, какова форма этих взаимоотношений, между какими рецепторными системами они имеют место, когда они ведут к взаимному торможению или усилению, в каких случаях замешаны центральные механизмы, когда мы имеем переустановку вегетативной системы и как складывается та конечная картина, которую мы обычно воспринимаем.

При этом наши стремления заключаются в том, чтобы этот сложный вопрос разрешить параллельно как методом субъективного наблюдения, очень плодотворным в области физиологии органов чувств и дающим возможность (хотя только на человеке) чрезвычайно тонко судить о явлениях, протекающих в нервной системе, так наряду с этим и строго объективным методом наблюдения на животных. Конечно, делаем мы это в полной уверенности, что показания различных методов должны привести к одним и тем же результатам, потому что в случае какого-нибудь расхождения результатов мы должны будем признать, что какая-либо группа опытов у нас проведена неправильно. И объективный, и субъективный методы, правильно проведенные, не могут дать противоречивых данных.

Я хотел еще добавить относительно исходной гипотезы. Когда я излагал свой курс физиологии органов чувств, я много раз обращал внимание на то обстоятельство, что это переслаивание в одних и тех же областях различных афферентных систем, которое в такой красивой, отчетливой форме было показано Неед'ом и Данилевским для кожной чувствительности, мы, повидимому, имеем и на других участках поверхности нашего тела. Я подчеркивал, например, то обстоятельство, что в слизистой носа мы имеем параллельное существование окончаний *trigemini* и *olfactorii*, что в зрительном приборе мы имеем дело у большинства животных не с одним, а с двумя светочувствительными приборами, именно с палочковым и колбочковым аппаратами, которые имеют не только различное топографическое расположение в глазу, но имеют различные пороги возбудимости и качественно различно протекающие явления возбуждения. Чрезвычайно соблазнительной являлась тогда мысль, что эти две смешанные системы светочувствительных элементов могут обнаружить определенные физиологические взаимоотношения друг с другом. Действительно, моим сотрудникам Дионесову, Загорулько и Лебединскому удалось вполне отчетливо показать, что процесс адаптации в периферической (палочковой) части сетчатки протекает различно, в зависимости от того, была ли предварительно раздражена или находилась вне световых воздействий центральная (колбочковая) часть сетчатки. Раздражение колбочковой части ведет не только к замедленному наступлению адаптации, но и извращает ход адаптационной кривой. Подробно эти явления описаны в статье Дионесова, Загорулько и Лебединского (Физиологический журнал СССР, т. XVII, № 3).

UEBER DIE WECHSELBEZIEHUNGEN AFFERENTER SYSTEME

von L. A. Orbeli

(Leningrad)

ВОЗБУЖДЕНИЕ, УТОМЛЕНИЕ, ТОРМОЖЕНИЕ¹

А. А. Ухтомский

(Ленинград) •

Всем нам известно, какую огромную роль в истории науки вообще, в частности физиологической науки, играло привлечение к пониманию явлений схемы механизма в его классическом первоначальном смысле слова.

Когда мы говорим о механизме в старом классическом смысле слова, это значит, что его конструкцией, раз навсегда построенной, предопределяется закономерность его действия и всего того, что мы можем от него ожидать. Это значит, также, что время, как самостоятельный фактор, в закономерности, связующей части механизма между собою, роли не играет. Время играет, конечно, громадную роль в том количестве энергии, которое мы сможем добыть от механизма, в зависимости от продолжительности его действия, в количестве продуктов, которые мы можем от него ожидать: чем больше времени механизм работает, тем больше он даёт; но в закономерности его, по которой он построен и которой предreshается его образ действия, время роли не играет. В таком случае возникает вопрос: как же сказывается действие текущего времени на механизме? Всякий из нас скажет: влияние времени сказывается в том, что по мере работы механизма он понемногу портится, понемногу стирается, понемногу приобретает неизбежные дефекты, и, поскольку дело идет о наших технических механизмах, дефекты необратимые. Естественно, что когда „бэзвременную“ схему механизма мы прилагаем к жизненным явлениям, мы хотим найти и там постоянные недвижные, от времени неизменяющиеся закономерности; а если там начинаются постепенные изменения от работы, и изменения в состоянии, то это, предполагается, тоже должен быть дефект и начинающаяся сказываться порча вследствие работы. Иными словами, рано или поздно мы доходим до логически неизбежного вывода, что работа есть то, что всегда портит работающего, поскольку считаем, что работающий есть только механизм.

Я позволю себе остановиться на одной, на мой взгляд, замечательной статье, опубликованной с год назад известным Алексисом Каррелем. Это — маленькая статья, но мы знаем, что часто именно маленькие статьи в науке являлись особенно существенными! Пред нами статья: „О физиологическом времени“. Автор отправляется от наблюдений над своими тканевыми культурами и обращает внимание на то, что культура отдельной ткани способна продолжать жизнедеятельность, делиться и наращивать материал неопределенно долго, лишь очень медленно и монотонно снижая скорости метаболизма под

¹ Доклад на V Всесоюзном съезде физиологов 29 июня 1934 г.

влиянием постепенно накапливающихся метаболитов. Все клетки культуры, поскольку они метаболически однородны, участвуют в этом снижении скорости равномерно. Если, по мере накопления метаболитов, мы будем их удалять, культура сохраняет прежний темп жизнедеятельности неопределенно долго; но и тогда, когда жизнедеятельность идет не снижаясь, и тогда, когда она снижается равномерно, в пределах односторонней клеточной культуры заметить относительные признаки временных изменений нельзя, поскольку каждый из участников, т. е. каждая из клеток данной ткани, сдвигается совершенно по тому же закону, столь же монотонно и одномерно, одним и тем же темпом замедляя свой метаболизм. Когда метаболиты удаляются, культура возобновляет всеми своими клетками первоначальный марш, и поскольку темп во всех клетках одинаков, внутри культуры заметить временных изменений нельзя. Для каждой односторонней культуры при прочих равных условиях затухание имеет постоянные скорости, и в пределах культуры разнобоя, разницы во временных темпах нет. Но если мы попробуем такие культуры сопоставить вместе и представить себе, как они ведут себя в совокупности, — разные скорости изменений жизнедеятельности под влиянием собственных метаболитов будут сказываться в разных тканях разными темпами. Когда ткани принуждены работать вместе и составлять некоторое отдельное целое, с этого момента они и принуждены внутри самой системы считаться со временем, как с фактором. В разнородном тканевом комплексе время дает себя знать разнобоем и неравномерностью работы в отдельных клеточных группах. Поскольку монотонные сдвиги всей культуры в сторону замедления внутри культуры замечены быть не могут, такая культура может быть названа безвременной, и именно она более всего отвечает схеме однажды навсегда построенного механизма. Но необходимость сожительства разнообразных клеток с разнообразными темпами и скоростями обмена существенно изменяет положение вещей.

Замечательно, что именно потому, что стремились представлять себе ткани и органы, как механизмы со всегда одинаковыми модулями работы, оказывались логически принужденными полагать, что неутомимых тканей и органов нет и быть не может. Ткани и органы несколько работают, настолько и портятся. Все, что работает, истощается и портится. При этом истощение, утомление, угнетение и всяческие виды порчи органов брались в одну и ту же группу неизбежных последствий всякой, хотя бы мгновенной работы. Когда найдены были в свое время, экспериментальные данные о неутомляемости нерва и некоторых других частей, например мышц в условиях тонической иннервации, всякий раз это вызывало априорные споры, что ничего подобного быть не может и допустить нельзя, ибо работа непременно должна истощать, засорять, задушать работника. Так спорил в свое время, например, известный П. Ф. Лесгафт с Н. Е. Введенским по поводу неутомляемости нерва.

В 1927 г. я выпустил свои лекции об утомлении, которые посвящены критике существующих теорий утомления, построенных на такой обязательной самопорче действующих приборов по типу истощения, засорения, задушения. Перебирая эти теории, я указывал тогда, что все эти теории предвзяты и односторонни. Взяв какой-нибудь один фактор, они пробуют объяснить им все. А кроме этого общего дефекта, нельзя было с точностью указать, какие же именно вещества истощаются или засоряют, и как работа ведет к задушению.

Что нового с 1927 г. у нас тут накопилось? Накопилось очень

много нового. Мы узнали очень наглядно, что никто иной, как креатинфосфат истощается в мышце по мере ее работы. Но мы узнали также, что истощаясь, он тотчас и возобновляется за счет энергии, получающейся от расщепления аденилфосфата. В свою очередь аденилфосфат истощается, но лишь в том случае, если нет под-боком углеводного обмена, обеспечивающего ему энергию для ресинтезов. Мы узнали, что именно истощается, но узнали также и условия, при которых рабочий метаболизм обеспечен от истощения. Открылось, что одно и то же небольшое количество креатинфосфата, разрушаясь и возобновляясь на счет энергии соседей, способно обеспечивать текущую работу необыкновенно долго без истощения и без утомления.

Стало быть, мы теперь знаем, что истощения возможны и есть, но вместе с тем есть и условия, при которых они не дают себя знать, а ткани чрезвычайно надолго обеспечены для бесперебойной работы. Их обеспечивают те сложные химические циклы реакций фосфатного и углеводного обмена, которые действуют бесперебойно, пока сохранена интимная структура протоплазмы, организующая цепи химических превращений.

За это время мы узнали ряд новых метаболитов, отделяемых тканями при возбуждении. Мы узнали, что аммиак выделяется мышцей и даже нервом, для которого мы считали аммиак безусловным ядом.

Как будто и здесь база для теории засорения тканей вследствие работы укрепляется. Но рядом с этим мы знаем и тот факт, что нерв практически неутомим; рефлексy Магнуса, рефлексy Гофмана тоже не утомляются; и мы знаем, что и тогда, когда заведомо накапливаются метаболиты, могущие быть для организма вредными, ткань работает великолепно. Иными словами: и здесь дело идет об условиях, при которых метаболиты начинают быть вредными.

Ведь и такие деятели, как адреналин или тироксин, в значительных количествах появляясь в ткани, становятся ядами, и мы начинаем видеть, что всякий сильно действующий агент ставит ткань перед критическим моментом: или он стимулирует ее к работе, используется на текущий обмен вещества, катализирует и возбуждает; или, не будучи во-время использован, он сдвигает ткани на путь патологии. Критический вопрос перед тканью встает всякий раз, когда она сталкивается с сильно действующим агентом. И от ее реактивности зависит при этом, получится ли подъем, или порча. Характерно, что современные физиологи уже не пробуют строить теории утомления из засорения аммиаком и вновь открываемыми метаболитами, ибо они искушены прежним опытом и знают, что объявлять то или иное вещество специально утомляющим и засоряющим веществом, — неправильно.

С того момента, когда физиологи так резко изменили курс в отношении процессов окисления и перестали видеть в них основной ресурс для поставки рабочей энергии в тканях, — теории утомления, как задушения, стали все больше и больше терять свой престиж. Очень замечательно указание Симонсона отчасти на основании данных Хилла: чрезмерное обеспечение ткани кислородом усиливает в ткани накопление метаболитов и кислородный долг и, в то же время, очень увеличивает работоспособность. Какая неожиданность, какой выразительный клубок возражений со стороны сложной и многообразной природы нашим упрощениям вроде теории утомления, как задушения!

Пастёр-Мейергофовский цикл, который теперь мы должны

были бы назвать циклом Пастёр-Мейергофа-Лундсгаарда, является своего рода прототипом тех химических циклов, которые, будучи организованы во времени структурой клетки, способны поддерживать экономное использование веществ клеткой неопределенно долго, лишь бы были обеспечены скорости отдельных срочных компонентов в цикле реакций. В различных тканях подобные циклы различны по содержанию компонентов и по организации во времени, но они есть везде, где клетка способна возобновлять свой метаболизм.

Традиция идей, идущая от Гофмейстера к Эмбдену, к Варбургу и к Михаэлису разъясняет нам, что такая организованная во времени и экономная работа в сопряженных циклах реакции предполагает непременно определенные структуры, которые обеспечивали бы последовательность и экономическое течение звеньев, так, чтобы в общем получился слаженный, сыгранный во времени клубок актов, в котором замедление или ускорение каждого отдельного звена тотчас ставит весь клубок реакций перед кризисом: выдержит он это состояние, или в нем начнется надрыв с побочными выходами? Будет ли перед нами беспорядочная смесь реакций, или будет упорядоченный цикл, — это определяется структурой совершенно так же, как в гальванической клетке: одни и те же вещества, участвующие в ней, будучи в случайной смеси, дали бы только некоторое отопление вокруг себя, тогда как те же вещества, будучи распределены определенным образом, предпрешают течение последовательной и одновременной работы так, что получается громадный полезный эффект.

Мы имеем право сказать, что срочность, слаженность во времени отдельных звеньев в химическом метаболизме опирается на правильно организованную структуру. Дифференцированная структура является основой для того, чтобы метаболизм мог в самом деле продолжаться так неутомимо, как мы это подчас видим. И вместе с тем ясно, что уже деликатные изменения в структурах протоплазмы, в белках, поддерживающих структуры, должны вести к существенным изменениям в метаболизме. Нельзя не согласиться, что подлинное утомление, как дефект ткани, должно быть связано в особенности с изменением структур и белков (Симонсон).

Говоря вообще, организованный метаболизм зависит от того, успевает ли в срок отдельный компонент в цепи звеньев для того, чтобы передать свои продукты следующему звену, дабы это следующее звено своевременно заработало. Срочность, слаженность во времени играют здесь главенствующую роль. В тех случаях, когда дело идет о многих и разнообразных тканевых элементах с разными скоростями и разными типами химической циклики, критическим и острым образом встает вопрос — поспеет ли во-время поставка законченных продуктов предыдущей реакции, чтобы началась следующая, или же произойдет какое-нибудь замедление? Если произойдет замедление в передаче предыдущей реакцией продуктов, которые стимулировали бы и служили бы гормонами для последующих реакций, или, напротив, последующая реакция не успеет во-время использовать продукты предыдущей, — в обоих случаях будут перебои во времени с разнообразными конкретными последствиями: падением работоспособности, аутоинтоксикацией и пр.

Итак, интервал, — то понятие, которое когда-то наш учитель Н. Е. Введенский ставил в основу физиологического анализа явлений, и здесь играет первостепенную роль. Прежде всего, конечно, интервал во времени. Но здесь мы имеем более сложное понятие, чем простой „отрезок времени“. Дело идет о всей совокуп-

ности событий и изменений, которые успевают совершиться в данном типе ткани за данный отрезок времени. „Интервал“ — очень продуктивное, конкретное и богатое понятие, играющее такую большую роль в новой физике; оно чрезвычайно охлаждается, когда его приводят к понятию простого отрезка времени, как в свое время кэмбриджская школа поступила в отношении интервала Введенского.

В 1928 г. на 3-м Всесоюзном съезде физиологов я впервые выступил по вопросу об усвоении ритма, о том, что ткани в известных условиях работы способны втянуться в новый ритм, в новые более высокие темпы работы, если на них падают более высокие ритмы стимулов. Доклад мой был встречен благосклонно, но он не вызвал такого оживленного внимания, какого я ожидал. Теперь я испытываю удовлетворение, видя, что у нас накапливается все больше и больше фактов, подтверждающих, что это так, что усвоение ритма в самом деле есть. На следующий год после моего доклада, в 1930 г., А. Н. Магницкий открыл, что хронаксия сокращается при том типе активности, который лежит в основе парабитического состояния в определенный момент его развития. С 1930 по 1932 гг. накопились материалы у Н. В. Голикова и В. Л. Меркулова о том, что хронаксия может сокращаться под влиянием парабитоза и работы, и следовательно, лабильность при тех же условиях повышается. В работе Боумана (1930 г.) находим, что под влиянием тетанизации, как таковой, может сокращаться хронаксия. В высшей степени ценны для нас работы Макарова, затем Латманизовой и Шамариной. Поскольку хронаксия изменяется в известных пределах так же, как и лабильность, эти факты касательно хронаксии дают право полагать, что и лабильность может повышаться под влиянием работы.

Это — одна из наших тем, над которой мы работаем и над которой нужно продолжать упорно работать. Прежде всего надлежит в широких пределах проследить, насколько параллельно сдвигаются во времени величины хронаксии, рефрактерной фазы, продолжительности отдельного возбуждения, скорости проведения и лабильности. Это величины между собою органически связанные, ибо они исходят из одного и того же источника. Но эта увязка по происхождению никак не ручается, что величины эти будут и изменяться всегда параллельно. Мы уже имеем поучительные факты, что они могут расходиться своими показаниями. Природа всегда богата неожиданностями; она нас учит именно неожиданностями, и неожиданности обогащают нас знаниями гораздо больше, чем то, что идет по нашим предвидениям.

Сокращение хронаксии и увеличение лабильности в ткани под влиянием работы говорят о том, что интервалы, в течение которых подготавливается и складывается возбуждение с одной стороны, и успевает закончиться возбуждение с другой — неподвижны. И, что еще важнее, рабочие интервалы ткани под влиянием работы сдвигаются отнюдь не только в неблагоприятную сторону затягивания во времени, но при известных условиях и в сторону поднятия жизнедеятельности и ускорения темпов работы.

Следующий вопрос. Если скорость складывания и завершения возбуждения в ткани сама по себе имеет значение интервала, предопределяющего текущую дееспособность ткани, то можно ли видеть в них факторы самостоятельные и независимые, например, от дыхательно-окислительных ассимиляционных ресинтезов в ткани? Работа М. П. Березиной и Е. А. Гусевой показала нам, что задушенный нерв может возобновить работу проведения до нормы совер-

шенно независимо от дачи кислорода, в строжайших безкислородных условиях, когда заведомо все следы свободного кислорода удалены. Проведение в задушенном нерве возобновляется под влиянием стрихнина, адреналина и солей. Если без кислорода и без окислений в собственном смысле слова мы можем увеличить лабильность гуморальными факторами, то, очевидно, рефрактерная фаза не имеет отношения к окислительной ассимиляции, а коэффициент лабильности приобретает вполне самостоятельное значение.

Дальнейший вопрос поднимается естественно: если под влиянием текущего роста импульсов ткань может быть вовлечена в новый ритм работы, то не приходится ли здесь говорить об установках лабильности для одной и той же ткани, быть может, для одного и того же тканевого субстрата? Может быть, для одного и того же субстрата надо говорить о нескольких установках? Под влиянием текущих условий и в частности под влиянием применявшейся работы данной ткани не может ли удерживаться усвоенная установка более или менее продолжительное время? Попробуем сделать маленькое предсказание: что надо ожидать, если ткань установится в самом деле на определенный ритм, который станет для нее оптимальным в ее данном состоянии? Надо ожидать, что в новом состоянии и при новом оптимуме некоторые ритмы, которые до сих пор ткань воспроизводила полностью, станут теперь для нее временно тормозящими. Вся логика говорит за это. Это подтверждает частью законченная, частью еще продолжающаяся работа Горшкова и Гусевой. Перед нами удивительный факт, отмеченный лондонским физиологом Бриско: в нервно-мышечной периферии, под влиянием очень слабых и редких раздражений, ткани устанавливаются на более или менее продолжительное время на особый характер работы, напоминающей позный тонус, причем чуть мы учащим или усилим импульсы, которые в других условиях данный нервно-мышечный аппарат великолепно воспроизводил и которые он вслед за этим не замедлит опять воспроизводить, — теперь, на фоне тонической установки он под их влиянием тормозится. При установке на поддержание позного тонуса нервно-мышечная периферия тормозится тетаническими импульсами. Однако, не будем обрывать раздражения, даже усилим раздражающие импульсы! Можно было бы ожидать, что торможение при этом только углубится. В действительности оказывается, что чрез некоторое время препарат успевает установиться на новую лабильность, при которой существует свой оптимум частоты, при которой будут развиваться уже не тонические слитные реакции, а тетанические.

Перед нами установки лабильности. Для тех, кто вспоминает, как складывается и образуется доминантный процесс, такие установки играют первенствующую роль. Установка определенной центральной группы на определенный ритм работы, — это и есть событие, которое предпрешит нам в данных условиях резонирование на внешние стимулы преимущественно этой группы; а раз она зарезонирует, она и определит дальнейшую работу целого на данный период.

Перейдем к новейшему представлению о том, что такое физиологический процесс возбуждения. В противность недавнему убеждению, что процесс возбуждения в нерве и в мышце является мимолетным во времени событием, которое возникает ненадолго для того, чтобы проскочить и исчезнуть, — сейчас мы знаем, что помимо тока действия в процессе возбуждения участвует еще, как обязательный его ингредиент, — даже и тогда, когда возбуждение представляет

собою одиночный импульс, — какое-то длительное состояние, выражающееся электрическими дополнительными потенциалами и метаболическими реакциями, сказывающимися в теплоотдаче и в газообмене. Таким образом одиночный нервный импульс растянулся на значительно больший интервал во времени и обогатился значительным содержанием. Одиночный нервный импульс рисуется нам теперь, как комета, в которой ток действия играет роль головы, за которой следует относительно очень длинный хвост, на который падает и метаболический процесс восстановления, и электрический вторичный потенциал, и те вторичные, декрементные токи, которые когда-то Введенский предполагал в затяжных следовых явлениях вслед за каждой одиночной волной. Эти затяжные последствия одиночных волн, не столько наблюдавшиеся, сколько предполагавшиеся Введенским, и были положены им в край угла при построении представления о парабиозе. Как мы сейчас должны смотреть на складывание отдельных возбуждений во времени? Очень легко было говорить о суммировании, о наложении, о суперпозировании, пока дело шло только о последовательности мгновенных толчков, этих головок комет. Спрашивается, что делать с хвостами при этой суперпозиции, когда они так длинны! Простите за несколько упрощенный подход, когда я скажу, что хвосты этих последовательных импульсов должны неизбежно сплетаться в некоторую стационарную активность, которая должна выражаться и в реакциях метаболизма, и в образовании дополнительных потенциалов. Мне представляется, что именно это-то обстоятельство, что хвосты отдельных приступов возбуждения неизбежно должны сплетаться во времени, тогда как головки остаются дискретными, и дает основание к тому, что тетанус складывается в единый деятельный ансамбль. В тетанусе мы имеем не просто механическое суперпозирование и складывание, но новый процесс, закономерно текущий во времени по своим особым законам. Поскольку тетанус представляет собой целостный рабочий процесс во времени, он является совокупностью, охваченной определенными законами развития во времени. Ансамбль есть множество, охваченное одними и теми же законами во всех частях; множество и, вместе, целое. Тетанус — не простой продукт суперпозирования, не случайное складывание однообразных единиц. Работа из лаборатории Хилла, проведенная в 1929 г. Джерардом, Хиллом и Цоттерманом, показала замечательный факт, что в нерве, при его тетанизировании лишь в первый момент очень быстро нарастает теплообразование до значительной высоты, в следующий момент дальнейшее теплообразование идет медленнее и медленнее при тех частотах, которые заведомо воспроизводятся нервом и заведомо развивают тетанус в мускулатуре. Значит, тетанический ансамбль в нерве, дорого стоящий нерву в первый момент, в следующий момент становится все дешевле и дешевле, каждый отдельный импульс, в него входящий, оказывается тем дешевле, чем далее отставлен от начала тетануса. Для мышцы аналогичную зависимость установил Гейденгайн еще в 1864 г.

Мне пришлось быть на одном научном докладе, где говорилось по поводу указанного открытия, что вот наконец доказано, что нерв утомляется. Вот как предубеждение, заранее теоретически вложенное в наблюдение, заставляет неожиданно толковать очевидность наоборот! В то время как нервно-мышечный прибор начинает заведомо все экономнее работать, развивая тетанус, мы заговариваем об утомлении прибора потому, что он менее тратится на тепловую

утечку! Смысл описанного наблюдения толкуется правильно английскими учеными, когда они заключают, что нервно-мышечный аппарат адаптируется к работе в работе. Каждый следующий момент работы, входящей в тетанус, становится для данной ткани все дешевле и дешевле. Это и есть первый этап усвоения заданного ритма. Мы говорим „первый этап“ потому, что здесь мы не пробуем еще переходить к более частым и более высоким ритмам!

Мне приходилось слышать от крупных биологов упреки — что мы, физиологи, без достаточных оснований переносим на работу клеток понятия, выработанные на нервно-мышечной системе: возбуждение, торможение и др. Можно ли говорить о них, когда мы наблюдаем не проводящую систему, а на месте регулируемую деятельность, например, деление клеток? Если стоять на старой точке зрения, что процесс возбуждения в основе и по существу есть ток действия, пожалуй, и не найдешься, что ответить на такой упрек! Другое дело, когда вспомнишь, что по-настоящему натуральное возбуждение и у нас всегда дается в слитных и цельных рабочих ансамблях, и что отдельный ток действия есть, в сущности говоря, почти что артефакт лаборатории, который у нас в организме почти никогда в одиночку не получает применений и действует не иначе как участник ансамблей, со всеми энергетическими последствиями, о которых говорят факты Хилла с сотрудниками; тогда мы скажем, что и тетанус есть такой же рабочий ансамбль возбуждения на своем месте, как кариокинез есть сложный ансамбль возбуждения на своем. И этому ни в каком случае не мешает тот факт, что во время кариокинеза прекращается прочая активность в клетке. Когда тот или иной рабочий акт занимает собой физиологический субстрат, то тем самым он снимает с очереди другие работы данной клетки.

Ансамбль работы, о котором я здесь говорю, ближайшим образом отвечает понятию интервала во времени и пространстве, о котором я говорил ранее. Это — более или менее законченная срочная реакция или совокупность реакций со всем временем, требующимся для их завершения. Мы можем говорить о микроинтервале, которым так блестяще занимается школа Н. А. Бернштейна, можем говорить о макроинтервале соответственно ансамблю большей или меньшей содержательности и практического значения для физиологического анализа. Они в свою очередь участники еще более сложного ансамбля. Завершенный акт деления клетки, образование секрета в железистой клетке, родовая схватка, та или иная рабочая установка нервных центров, вот что может быть содержанием интервала. И, с другой стороны, такие относительно очень краткие интервалы, как ток действия, время релаксационного потенциала, время работы глотационной или флавиновой, — их также приходится практически принимать в расчет при анализе рабочих ансамблей. Для понимания того, как могут складываться гармонически-слаженные акты из гетерохронных по интервалу отдельных компонентов, особенно важно, что физиологические интервалы могут укорачиваться на ходу работы, как это мы видели при усвоении ритма.

Следует вкратце остановиться на так наз. интервале суммации в подготовке акта возбуждения. Бельгийский физиолог Бремер обратил внимание на то, что во время скрытой суммации дают себя знать состояния активности в нервных центрах различной длительности. Автор полагает, что это зависит от того, что в работе принимают участие нервные посредники проведения с различными параметрами времени. В дискуссии по этому поводу в 1933 г. Ланг связывает

эти факты Бремера с явлениями сокращения хронаксий, которые отмечены были ранее под именем субординации хронаксий. При этом для нас очень замечательно следующее: пытаюсь объяснить, как могло бы произойти сокращение хронаксий под действием последовательных импульсов, Лапик ссылается на то, что здесь дело должно зависеть от многоконтактных синапсов, которые должны иметь место повсюду, где есть ганглиозные клетки с очень ветвящимися дендритами и нейроаксоны с очень сложными окончаниями. В этих случаях, которые должны иметь место, например в клетках Пуркинье мозжечка, дело идет уже не о проведении одиночного импульса с нейроаксона в ганглий, а о множественном, очень частом ряде стимулов на клетку по поводу одиночной волны возбуждения в нейроаксоне. Вот такой очень частый пучок импульсов на ганглиозную клетку может создавать в последней новую установку общего состояния, предопределяющую сокращения хронаксий: „une modification de l'état générale constituant la subordination“. Ссылаясь на Монье и Жаспера, Лапик считает, что состояние, делающее клетку способной к более краткой хронаксии, надо сближать с состоянием анаэлектротона, который сопряжен с трофическим подъемом в клетке. Для меня лично важно, что из других соображений, в статье 1929 г., я предполагал на местах поднятия лабильности и учащения ритма именно состояние анаэлектротона. А кроме того, очень интересно отметить, что почти точно такой же многоконтактный синапс предполагался Н. Е. Введенским в 1901 г., ровно за 32 года до Лапика, для объяснения торможений с вагуса на клетки Ремаковского узла. Теоретически учащенный ряд импульсов на нервную клетку может вести и к торможению в одних условиях, и к подъему лабильности — в других.

Следующая проблема продолжает стоять перед нами: тщательнейшее разграничение возбуждения, торможения и утомления и выявление переходных форм между ними для отдельных конкретных систем. Поскольку в переходах от возбуждения к торможению играет роль сдвигание лабильности, а равно и утомление характеризуется прогрессивным затягиванием токов действия и других интервалов, постольку названная проблема есть проблема о степени слаженности активных процессов по доминирующему ансамблю во времени.

Названную проблему можно сформулировать так: „ход изменения хронаксий и лабильностей при формировании слаженного ансамбля на ходу развития последнего“.

Мы можем сказать теперь, что если бы не было задано в организме гетерохронизма и дисгармонии, не поднималось бы и речи о гармонировании, о настраивании, об упорядочивании, об усвоении ритма. Можно понимать дело так, что именно потому, что в одном и том же одиночном нервном импульсе интервал сдвига ионов на структурах, лежащий в основе тока действия, далеко не изохронен с метаболической волной, частый ряд импульсов, вызывая учащенный ряд токов действия, значительно стимулирует совокупную метаболическую волну, а эта последняя тем полнее восстанавливает поляризационную структуру нерва, делая ее более поляризуемой, способной к более кратким интервалам возбуждения. Так подготавливается и формируется усвоение ритма, более высокая готовность к срочному выполнению работы. Если верно, что именно разница во времени протекания тока действия и восстановительного периода образует увязку тетануса в ансамбль, то очевидно, что если бы не было разноинтервальности в работе различных частей организма, не было бы и самого ансамбля.

Очень интересны в этом отношении данные проф. Д. Е. Альперна, подчеркивающего наличие дисгармоний и асимметрий в организме, от которых приходится отправляться последнему, прежде чем ему удастся осуществить гармоническую деятельность.

И для нас приобретает новый смысл старое, несколько темное положение И. М. Сеченова, когда он писал, что „самый общий характер нормальной деятельности головного мозга (поскольку она выражается движением) есть несоответствие между возбуждением и вызванным им действием“. Несоответствие, несимметричность есть норма? Несимметричность между импульсом и его эффектом есть, пожалуй, в самом деле „общее место“ физиологической деятельности, поскольку она служит вновь и вновь побудителем для последней!

Само собой нельзя представить себе организма, занятого всего лишь одной монотонной изохронией. Дело идет лишь о большем или меньшем настраивании на согласованные ансамбли, или, напротив, о преобладании дисгармонии. В процессе настраивания на более высокие уровни лабильности высоковольтный ток действия несет на себе весьма важную роль в непосредственной связи с текущей лабильностью ткани; а на восстановительной волне — другая столь же существенная роль в подготовке субстрата к последующей, более высокой активности. Когда дело идет об аппаратах, в особенности благоприятных для настраивания на месте на требующиеся для текущей работы уровни лабильности, такими аппаратами должны быть прежде всего взаимодействующие циклические пары: „периферия ↔ центр“. Это — проблема, поднятая нашей советской физиологией сначала для сообщения: „продолговатый мозг — вагус — сердце“ (А. И. Смирнов с сотрудиниками), а затем для сообщения „центры мозгового ствола — периферические эффекторы“ (П. К. Анохин с сотрудиниками, Н. П. Резвяков, Н. А. Шошина, Д. Г. Квасов). С приборов высшей рецепции мы имеем, через центры головного мозга, управление лабильностью и скоростями реакций в целом организме, физиологическое управление поведением в целом. Что при этом играет чрезвычайную роль вегетативная регуляция лабильностей на местах, т. е. на действующей периферии, как и в центрах, это стало несомненным после работ школы Л. А. Орбели. Опытами А. В. Тонких показано, что симпатическая система при раздражении в субталамической области может вызывать торможение спинномозговых рефлексов задних конечностей. Опытами Э. Ш. Айрапетьянца и В. А. Балаксиной показано, что это торможение может возникать по поводу центральных установок, как медуллярных, так и кортикальных. Это чисто координационное торможение, сопряженное с намечающимися векторами рефлекторного поведения.

Торможение с вегетативной системы, как, повидимому, и гуморальное торможение связаны с изменениями лабильности на местах. Для только-что упомянутого случая торможения по А. В. Тонких об этом приходится заключать из определений Орбели и Лапика. Для случая торможения сердца с вагуса это видно из того, что специальные факторы, снижающие лабильность в ткани, например кусочек льда, наложенный на Ремаковский узел во время вагусного торможения, быстро прекращает вагусное торможение (Б. В. Болдырев). Известно, что адреналин в ничтожных дозах вполне сглаживает мышечное утомление. Аналогичному действию вегетативной нервной системы следует, вероятно, приписать известный у нас прием быстрого снятия чувства утомления после тяжелого физического труда, — горячая баня. Кеннон достаточно убедительно

показал, что эмоции стенического характера связаны с адреналиновой инкрецией, а мы знаем, как быстро снимает чувство утомления внезапная радость, встреча с друзьями, захватывающий интерес к работе и т. д. И напротив, нас заставляет вспомнить прежнее и, казалось бы, прошедшее утомление какая-нибудь неприятная обстановка, например, несвоевременное и не отвечающее сроку начало заседания, скука на заседании, неприятная встреча и т. п. Забытое было утомление при этом тотчас возобновляется и может довести до чувства разбитости. В состоянии утомления мы теряем способность приспособления к неожиданным и новым обстановкам.

В чем же существенные особенности и различия процессов возбуждения, торможения и утомления? Конкретные различия в выраженных и крайних случаях таковы, что мы не можем смешать этих трех состояний. Подробно говорить об этом здесь нельзя. Достаточно вспомнить, что с утомлением начинает страдать в особенности торможение! Торможение требует для себя более сложных и более точно определенных условий для срочного своего осуществления. Это процесс более дорогого и более поздно вырабатывающийся, чем простой разряд возбуждения. И он разрушается при нервных дефектах, при сенильных сдвигах, при крайних потрясениях и т. п. Процесс возбуждения оформляется и направляется торможением. Сам по себе он есть слепое ширение, дикий камень, ожидающий скульптора.

Если в своих крайних конкретных выражениях эти три процесса не могут смешиваться, то на переходных формах всегда есть место сомнениям, в какую категорию отнести событие. Куда отнести, например, явления адаптации, закон Вебер-Фехнера, затухание событий по показательной кривой? С нашей точки зрения адаптации, например температурные адаптации нерва по Тёрнеру, теснейшим образом увязаны с парабийотическим торможением. Покойный Н. Е. Введенский намеками давал понять, что в Вебер-Фехнере он видит торможение именно парабийотического типа. Всякий тормозящий блок в центральной нервной системе можно рассматривать, как адаптацию защитного значения. Адаптации рецептивных окончаний сенсорных нервов обнаруживают в опытах Эдриана и Бронка типичные черты функционального затухания по Вебер-Фехнеру и, в то же время, типичные признаки функционального сокращения рефрактерных фаз, усвоения ритма. Тут сродство с парабийотизмом очень выпукло. Говоря вообще, адаптацию приходится оценивать, как физиологическую реакцию условного „приведения к нулю“ имеющегося уровня активности в системе ради того, чтобы стал возможен новый уровень для дифференциального отсчета сенсорных влияний, или движений. Адаптация температурной рецепции при эпикритической чувствительности Хеда служит примером первого. Адаптация мускулатуры сочленения к наличному его положению по Ваххольдеру служит примером второго. Во всех случаях адаптации не трудно различить физиологическое приспособление в виде установки деятельности на новый уровень отсчета. Это временное исключение монотонно-однообразных реакций, которые утрачивают биологический интерес для организма, ради сосредоточения на вновь приходящих, биологически важных показаниях среды или центров.

Во всех случаях приведения текущей реакции к нулевому уровню очень легко и удобно говорить, что это „утомление“: „Фатер-Пачиниево тельце устало“, „нервное волокно утомилось!“ Это звучит так же, как в известном примере, когда мальчик, наблюдая, как

дрожит сорванный альпийский цветок, через мгновение находит этому и объяснение: „он немножко озяб!“ Это мило, но ничего общего не имеет с научным объяснением. Сейчас мы начинаем уже разбираться во многих примерах адаптаций, убеждаясь, что это тормозная реакция, установка лабильности, очень важная в координации и экономике организма.

Поскольку лаборатория Эдриана устанавливает в окончании сенсорного нерва развитие длительного потенциала во времени, это наводит на мысль о длительной форме возбуждения в окончании, развивающемся в нем постепенно, пока не заполнит собой его полную емкость, причем именно в этот последний момент дальнейшая стимуляция сенсорного окончания перестает рождать новые центростремительные импульсы. Как видите, это довольно типичный Вебер-Фехнер и, в то же время, типичный парабиоз.

Я позволю себе, оставаясь предельно кратким, высказать все-таки наиболее существенные черты, которыми различаются торможение и утомление с точки зрения нашей школы. Торможение есть срочная задержка возбуждения. Это значит, что уже есть налицо та активность и возбуждение, которые приходится срочно затормозить, равно как лишь новой срочной активностью и срочными импульсами удастся достичь тормозящего эффекта в срок. Иными словами, — торможение есть непременно результат встречи тормозимого и тормозящего возбуждений, т. е. непременно предполагает их наличие в том субстрате, где процесс торможения складывается из их взаимодействия.

Другое дело — утомление. Когда эффект иссякает сам собой и не оказывает упорства, ему не приходится противопоставлять нарочитого тормозителя. Иссякание работы, совершающееся само собой по принципу декремента, не может быть смешиваемо с нарочитым сдерживанием работы на требуемом уровне в заданный срок!

И конкретно, и качественно явления возбуждения и торможения разделены между собой рубежом, пожалуй еще более отчетливым и выразительным, чем явления возбуждения и утомления. Перед нами тройка: возбуждение, торможение и утомление. Мы видели, как переходы между ними зависят от количественного фактора: от интервала. Мы имеем превосходный пример того, как качество преобразовывается в зависимости от количественных переходов. Количество переходит в качество. От каких же количественных переходов зависит начало состояния утомления? Утомление развивается по мере затягивания интервала. По мере затягивания интервала, требующегося для завершения рабочей реакции, ткань поставлена перед все большим и большим затруднением, как включиться в изменившийся темп стимулов, и как выполнить те требования, которые ей предъявляются со стороны нервных центров и других частей действующего организма. Если в этот момент вводится дополнительный фактор, который может поднять лабильность, например возникнет адреналиновый эффект, подходящая срочная эмоция, бодрящее слово, лабильность утомленных приборов поднимается, возвращается слаженность работы во времени, усталость проходит, подчас изумительно для того, кто ее носит в себе. В таких случаях не значит, конечно, что утомление в самом деле изгладилось полностью. Следы его могут сказаться через несколько дней и месяцев. Вернуть себе очень быстро возможность возобновить полностью прежнюю физическую работу — не значит вернуть и прежнюю изобретательность в усвоении новых форм работы. Более деликатные тесты об-

наружат следы утомления там, где оно представляется совершенно исчезнувшим для менее требовательного наблюдения и для самочувствия.

Будучи следствием упадка лабильности и затягивания рабочих интервалов, утомление само есть состояние длительное и кумулирующееся, не легко изглаживающее свои более глубокие следы. Сложившись однажды и, повидимому, довольно легко уступая благоприятному влиянию эмоций и вегетативных импульсов, оно столь же легко возобновляется уже по ничтожным поводам. Особенно трудно преодолимы для утомленного нарушения привычных темпов, неоправдывающиеся ожидания. Можно сказать, что более всего утомляет неслаженность, негармоничность работы и рабочей обстановки, и именно налаживание ритма в центральной нервной системе в особенности не под силу утомленному.

И тем замечательнее, что именно известные степени утомления могут служить фоном и условием для высоко производительной работы там, где эта работа до этого была гармонична и хорошо налажена.

Среди громадного разнообразия конкретных форм утомления для разных физиологических систем и разных рабочих установок можно с достаточной определенностью различить утомление без нарушения рабочей гармонии в организме, и утомление, связанное с заведомо наступившими дисгармониями. Представим себе, что интервалы во всех действующих тканях и приборах организма затягиваются в одинаковой пропорции. Тогда взаимоотношения между деятельными тканями и органами остаются прежними, и сыгранность, достигнутая в прежней работе, оказывается ненарушенной: привычная работа выполняется тогда утомленным организмом достаточно хорошо. Почти всякий из нас знает, что по привычке мы можем хорошо исполнять до этого намеченную работу, даже лежа в очень утомленном состоянии.

Может казаться настоящим парадоксом та действительность, которая была и есть, хотя мы и часто ее забываем: большие творческие вещи бывали добыты большими людьми на фоне утомления, когда после рабочего дня, погружившись ночью в самоанализ, люди улавливали те закономерности, которые не могли быть замечены в сутолоке дня. Когда с вечерней зарей охлаждаются впечатления дня, человек впервые начинает улавливать те связи и смысл пережитого, которые до сих пор терялись в пестроте мимолетных встреч и мелочных забот. Некоторые степени утомления содействуют более постоянной установке и дисциплине внимания, которое делается оттого более зорким. Всегда с вдохновением вспоминается образ великого Риманна последних лет его деятельности. Он торопился сделать намеченные работы, закончить неразрешенные вопросы и, зная, что сил в его распоряжении осталось немного, сосредотачивал их остатки на деле. Какой-нибудь тонкий гигиенист, пожалуй, улыбнется, или вознегодует, услышав, как в это время работал гёттингенский ученый, уставив ноги в холодную воду, согревая подушкой голову и спеша записать очередной ход мысли. Но тут нет, конечно, места ни для улыбки, ни для советов, как было бы целесообразнее для Риманна расположить свою работу! История судит по плодам. И, судя по плодам, приходится признать, что образцы наиболее дальнозоркого, а вместе исключительно-гармоничного математического творчества смогли рождаться громадным трудом на фоне утомления.

Утомленное мышление имеет дело с более или менее значитель-

ным замедлением в движении образов памяти. Все с большим трудом удастся ему привлечение прежних опытов к текущему заданию. Оттого ему дается с трудом в особенности лепка и чеканка мысли, ее последняя формулировка. Но именно этот труд и усиленное напряжение внимания, которые приходится нарочито привлекать утомленному, может образовать особенно строгий фильтр для результатов, их особую дальнзоркость.

Если здесь перед нами пример того, что мы называли перед этим гармоническим утомлением, нам нет здесь ни нужды, ни возможности приводить примеры всем известных дисгармоний, диссоциаций и расстройств, которые приходят вследствие утомления. В конце концов в основу резких качественных скачков, которыми разделяются для наблюдателя конкретные выражения возбуждения, торможения и утомления, закладываются количественные изменения — растяжки или, наоборот, укорочения — физиологического интервала. Сводятся ли эти количественные изменения только на затяжки и укорочения во времени, или придется говорить еще о вариациях формы амплитуды? С точки зрения учения о резонансных явлениях между центрами и периферией (П. Вейсс), конфигурация интервала должна, говоря вообще, играть громадную роль для взаимоотношений между станциями отправления и назначения. Явления более диффузного и менее избирательного распространения возбуждений в утомленной нервной системе (Мак Доуголл) говорят как будто о том, что с углублением утомления интервалы не только затягиваются, но начинают утрачивать также спецификацию амплитуды. Но об этом мы можем пока лишь догадываться.

ERREGUNG, ERMÜDUNG, HEMMUNG

von A. A. *Uchtomsky*

(Leningrad)

Vortrag auf dem V Kongress der Physiologen der Ud SSR am Moskau 29 VI. 1934.

О КОМБИНИРОВАННОМ ДЕЙСТВИИ БРОМА И КОФЕИНА НА ИЗОЛИРОВАННЫЙ БОЛЬНОЙ ПУНКТ В КОЖНОМ АНАЛИЗАТОРЕ КОРЫ ПОЛУШАРИЙ И НА ОБЩЕЕ ПОВЕДЕНИЕ СОБАКИ СИЛЬНОГО ВОЗБУДИМОГО ТИПА — САМЦА-КАСТРАТА

М. К. Петрова

Из физиологического отдела (зав. — акад. И. П. Павлов) Всесоюзного института экспериментальной медицины, Ленинград.

Наблюдения над совместным действием брома с кофеином производились нами между прочим и на собаке резко возбудимого типа, в высшей степени агрессивном кастрате „Белом“, который, как и другие собаки сильного типа, быстро оправившись от кастрации, вполне восстановил свою прежнюю регулярную условно-рефлекторную деятельность. После истощения, вследствие плохого питания во время летнего перерыва (собака за 2 месяца потеряла 4 кг в весе), прежняя регулярность ее работы исчезла, причем оказалось, что выработанная с трудом (по истечении 2 лет от начала применения ее) дифференцировка на частоту метронома повела к изолированному заболеванию в коре метрономного района. Всякий раз после применения положительного и отрицательного метрономов наблюдалось стремительное падение условных рефлексов, а раздражение специально последним метрономом сопровождалось одышкой и резким возбуждением, свидетельствовавшим о чрезвычайной трудности для нее торможения. После устранения метрономов собака сразу успокаивалась, рефлексы до конца опыта оставались на прежней достаточной высоте, и зависимость эффекта от силы раздражителей между ними в это время вполне сохранялась. Когда метрономы были снова включены в систему раздражителей, резкое падение рефлексов к концу опыта вернулось, при устранении же метрономов собака вновь работала хорошо. Такое введение и исключение метрономов из системы раздражителей практиковалось неоднократно с тем же результатом. Таким образом, мы могли констатировать изолированное заболевание в звуковом анализаторе мозговой коры метрономного пункта. Для лечения этого больного пункта был применен бром. Когда после десяти дней лечения, в течение нескольких дней трижды пробовали вводить в систему раздражителей положительный метроном, то оказалось, что он уже не вызывает после себя падения других рефлексов, как это наблюдалось раньше. Однако, испробованный после этого тормозной метроном сильно снизил следующие за ним рефлексы, вызвав резкое возбуждение собаки. Но после двух месяцев лечения обе половины метрономного района, благодаря примененным большим дозам брома, казалось, были излечены, но при этом ясно выступили явления отравления бромом. У собаки выпадал язык, кото-

рый она не могла убрать, наблюдалась шаткая походка, покачивание на месте и невозможность прыгать самостоятельно с пола на станок, как это было раньше.

Спустя месяц после отмены брома введенные вновь метрономы вызвали прежнее стремительное падение последующих рефлексов, сопровождающееся значительным общим возбуждением собаки, которая с резкой одышкой металась из стороны в сторону. Исключение из системы метрономов опять восстановило прежнюю нормальную регулярную деятельность и поведение. В дальнейшем большие дозы брома опять как бы временно излечивали больной пункт, но вызывали отравление, а малые оказывались недействительными. Таким образом, не получив радикального излечения метрономного пункта, пришлось исключить метрономы из системы раздражителей этой собаки. Выяснилось, между прочим, что наиболее пострадал тормозной метроном, который уже после однократного применения вызывал стремительное падение рефлексов и общее возбуждение собаки, в то время как положительный метроном можно было применять два — три раза подряд, без боязни вызвать последовательное падение рефлексов. В дальнейшем перед нами стал вопрос: имеем ли мы дело только с больным метрономным пунктом, или же у „Белого“, вообще, как у собаки очень возбудимого типа, становится больным торможение, будучи вообще относительно слабым по сравнению с его огромным возбудительным процессом, и всякое напряжение его ведет к заболеванию? Для решения этого вопроса стали образовывать на этот раз более легкую дифференцировку на касалку по месту (положительная касалка на плече, отрицательная на бедре). Эта дифференцировка хотя на этот раз образовалась довольно скоро, но выработка ее сопровождалась падением условно-рефлекторной деятельности, значительным возбуждением собаки и наличием резкой агрессивности. (См. оп. 30/V 1933 г., до применения дифференцировки и 2/VI; 3/VI; 7/VI; 9/VI и 10/VI 1933 г. при дифференцировке).

Касалочный пункт кожного анализатора стал как бы болезненным. Малейшее прикосновение к нему вызывало ярость собаки. Нельзя было, без опасения быть укушенным (что и бывало несколько раз), не только снимать приклеенные к коже касалки, но даже и слюнную воронку, как будто все места кожного анализатора сделались болезненными. И на свободе при прикосновении к месту на бедре, на котором помещалась тормозная касалка, собака круто поворачиваясь к этому месту, скаля зубы и рыча, старалась схватить зубами прикасающуюся руку как экспериментатора, так и всякого постороннего.

Примененный вслед за тем бром в дозе от 1,3 до 3,0 г сказывался мало действительным: агрессивность по прежнему существовала и попрежнему после тормозной касалки наблюдались стремительное падение рефлексов и отказ от еды (см. оп. 21/VI и 24/VI 1933 г.).

Затем наступил летний перерыв в работе на 2 месяца. По возобновлении работы касалки были исключены из системы условных раздражителей, и в продолжение трех месяцев собака периодически бромировалась для усиления ее относительно слабого торможения. Рефлексы в это время были достаточной нормальной величины, и сохранялась зависимость их от силы раздражителей. Продолжительное бромирование несколько помогло; мы уже не наблюдали постоянного резкого падения рефлексов после тормозной касалки, оно происходило теперь только циркулярно периодически (см. оп. 18/XII; 19/XII; 21/XII 1933 г. и 4/I и 5/I 1934 г.).

ТАБЛИЦА 1.

30/V 1933 г.

Начало опыта в 10 ч. 30 м. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд во время действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	rt	rm	Observatio
5	Трещотка	30	сразу	25	При всех раздражителях еду берет сразу	Бодр и спокоен
5	Колокольчик	30	"	32		
5	Бульканье	30	"	31		
5	Свет	30	"	21		
5	Касалка +	30	"	23		
5	Кастаньеты	30	"	23		
5	Шум	30	"	17		
5	Трещотка	30	"	19		

2/VI 1933 г.

Начало опыта в 10 ч. 30 м. „Белый“.

5	Трещотка	30	сразу	26	При тормозной касалке пищевая реакция, сразу же лизнул касалку, прикрепленную к бедру.	Первый раз применена тормозная касалка. После нее беспокоится.
5	Колокольчик	30	"	30		
5	Бульканье	30	"	27		
5	Свет	30	"	20		
5	Касалка +	30	"	21		
5	Касалка —	30	"	6		
5	Кастаньеты	30	15	14	При последних раздражителях еду не берет	
5	Шум	30	15	5		
5	Трещотка	0	10	2		

3/VI 1933 г.

Начало опыта в 10 ч. 25 м. „Белый“.

5	Трещотка	30	5	20	При первом и третьем раздражителях еду не берет	Второй раз тормозная касалка
5	Колокольчик	30	3	22		
5	Бульканье	30	20	7		
5	Свет	30	5	4	При тормозной касалке двигательное беспокойство Мечется	
5	Касалка +	30	3	9		
5	Касалка —	30	Сразу	8		
5	Кастаньеты	30	"	10		
5	Шум	30	3	4		
5	Трещотка	30	5	7		

Примечание. Сильные раздражители: колокольчик, бульканье, кастаньеты.
Слабые: шум, свет и касалка. Сверхсильные: трещотка.

ТАБЛИЦА 2.

5/VI 1933 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд во время действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	rt	rm	Observatio
5	Трещотка	30	10	7	Еду берет	Третий раз
5	Колокольчик	30	9	8	только при	тормозная
5	Бульканье	30	7	5	втором и	касалка.
5	Свет	30	Сразу	3	третьем	Перед опы-
5	Касалка +	30	21	1	раздражи-	том искусал
5	Касалка —	30	Сразу	1	телей	служителя,
5	Кастаньеты	30	—	0		ведущего
5	Шум	30	—	0		его на опыт
5	Трещотка	30	10	4		(вновь вы-
						шел из рав-
						новесия).
						Резко сон-
						лив, осо-
						бенно после
						дифференци-
						ровки

7/VI 1933 г.

Начало опыта в 10 ч. 35 м. „Белый“.

5	Трещотка	30	5	10	Уже при	Четвертый
5	Колокольчик	30	3	10	первом раз-	раз касалка.
5	Бульканье	30	5	6	дражителе	Перед опы-
5	Свет	30	—	0	гипнотизи-	том бросился
5	Касалка +	30	—	0	руется. Еду	на служи-
5	Касалка —	30	—	0	весь опыт	теля, всегда
5	Кастаньеты	30	—	0	не берет,	и давно уха-
5	Шум	30	—	0	кроме пер-	живающего
5	Трещотка	30	—	0	вого раздра-	за собаками,
					жителя	вырвал у не-
					Резкий контр-	го из рук
					аризм	швабру. По
					При подаче	окончании
					еды резко	опыта был
					отворачи-	необычайно
					вается от	агрессивен
					нее, при от-	по отноше-
					нятии стре-	нию к своему
					мительно	эксперимен-
					бросается	татору, на-
					к ней	брасывался
						на него, злоб-
						но рыча, при
						попытке
						снять ка-
						салки и
						слюнную
						воронку

ТАБЛИЦА 3.

9/VI 1933 г.

Начало опыта в 10 ч. 30 м. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд во время действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	rt	rm	Observatio
5	Трещотка	30	Сразу	20	При тормозной касалке	Пятый раз касалка
5	Колокольчик	30	"	14	ориентировочная реакция (слабая),	Агрессивен по отношению к своему экспериментатору, но менее чем накануне
5	Бульканье	30	"	10	потом сел, закрыл глаза,	
5	Свет	30	"	3	по окончании раздражения жестокая одышка	
5	Касалка +	30	"	3	При последних раздражителях еду не берет	
5	Касалка —	30	—	0		
5	Кастаньеты	30	12	2		
5	Шум	30	—	0		
5	Трещотка	30	15	2		

10/VI 1933 г.

Начало опыта в 10 ч. 30 м. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	12	Еду взял	Шестой раз касалка
5	Колокольчик	30	"	8	только при кастаньетах	Бодр
5	Бульканье	30	"	0		
5	Свет	30	10	1		
5	Касалка +	30	5	4		По окончании опыта агрессивен, при попытке снять приклеенные приборчики
5	Касалка —	30	Сразу	1		
5	Кастаньеты	30	13	6		
5	Шум	30	—	—		
5	Трещотка	30	17	1		

21/VI 1933 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	26	Еду не берет	NaBr 1,5 г
5	Колокольчик	30	"	19	только при свете и последней трещотке	4-й раз
5	Бульканье	30	"	10		Резко агрессивен, по окончании опыта два раза укусил экспериментатора при попытке снять приклеенные к коже приборчики
5	Свет	30	"	2		
5	Касалка +	30	5	2		
5	Касалка —	30	—	0	Резко выраженная ориентировочная реакция	
5	Кастаньеты	30	12	3	После тормозной касалки резко сонлив	
5	Шум	30	7	2		
5	Трещотка	30	30	1		

ТАБЛИЦА 4.

24/VI 1933 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд во время действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	rt	rm	Observatio
5	Трещотка	30	Сразу	34	Перед тор- мозной ка- салкой дви- гательное беспокой- ство — ме- тался, при ней оста- вался совер- шенно спо- койным Еду при по- следних раз- дражителях не берет	NaBr 3,0 г
5	Колокольчик	30	3	24		6-й раз
5	Бульканье	30	Сразу	12		По оконча- нии опыта резко агрес- сивен: рыча, с оскален- ными зубами бросается на эксперимен- татора при попытке снять с кожи приборчики
5	Свет	30	12	6		
5	Касалка +	30	5	9		
5	Касалка —	30	Сразу	1		
5	Кастаньеты	30	7	7		
5	Шум	30	27	2		
5	Трещотка	30	Сразу	4		

18/XII 1933 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	34	После тор- мозной ка- салки при следующих раздражите- лях еду не берет	Первый день
5	Колокольчик	30	2	30		применяется
5	Бульканье	30	2	27		касалка
5	Свет	30	Сразу	19		По оконча- нии опыта одышка и необычайно резкая агрессив- ность по от- ношению к экспери- ментатору Для снятия приборчиков с кожи пришлось прибегнуть к наморд- нику
5	Касалка +	30	3	24		
5	Касалка —	30	23	7		
5	Кастаньеты	30	3	18		
5	Шум	30	Сразу	3		
5	Трещотка	30	—	4		



ТАБЛИЦА 5.

19/XII 1933 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд во время действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	rt	rm	Observatio
5	Трещотка	30	Сразу	30	Во время	Второй день
5	Колокольчик	30	3	27	тормозной	применения
5	Бульканье	30	Сразу	13	касалки	тормозной
5	Свет	30	6	9	очень бес-	касалки
5	Касалка +	30	Сразу	30	покоился	Агрессивен
5	Касалка —	30	"	3	Еду не взял	по оконча-
5	Кастаньеты	30	"	14	совсем при	нии опыта,
5	Шум	30	"	6	последнем	но не в та-
5	Трещотка	30	"	6	раздражи-	кой мере, как
					теле	накануне

21/XII 1933 г.

Начало опыта в 11 ч. 5 м. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	32	Еду берет	Третий день
5	Колокольчик	30	"	30	при всех	применения
5	Бульканье	30	"	35	раздражите-	тормозной
5	Свет	30	"	18	лях сразу	касалки:
5	Касалка +	30	5	24		спокоен и
5	Касалка —	30	Сразу	2		абсолютно
5	Кастаньеты	30	"	31		не агрес-
5	Шум	30	7	19		сивен.
5	Трещотка	30	5	21		

4/I 1924 г.

Начало опыта в 11 ч. 10 м. „Белый“.

5	Трещотка	30	3	28	При тормоз-	Вновь рез-
5	Колокольчик	30	5	25	ной касалке	кая агрес-
5	Бульканье	30	7	10	был спокоен,	сивность
5	Свет	30	7	12	после нее	при снятии
5	Касалка +	30	8	8	резкое дви-	приборчиков
5	Касалка —	30	—	0	гательное	с кожи
5	Кастаньеты	30	30	1	беспокой-	
5	Шум	30	—	0	ство	
5	Трещотка	30	Сразу	2	Выпал язык	
					Еду при пос-	
					ледних раз-	
					дражителях	
					не берет	

ТАБЛИЦА 6.

5/1 1934 г.

Начало опытов 11 ч. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд времени действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	rt	rm	Observatio
5	Трещотка	30	Сразу	32	Еду берет	Абсолютно не агрессивен
5	Колокольчик	30	5	21	все время сразу	
5	Бульканье	30	3	25		
5	Свет	30	11	16		
5	Касалка +	30	4	21	Совершенно спокоен при тормозной касалке	
5	Касалка —	30	Сразу	2		
5	Кастаньеты	30	2	25		
5	Шум	30	Сразу	18		
5	Трещотка	30	„	20		

26/III 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	31	После наклеивания	NaBr 1,0 г Резко агрессивен по окончании опыта
5	Колокольчик	30	"	30	касалки появилось резкое двигательное беспокойство, при действии касалки беспокойство усилилось	
5	Бульканье	30	"	25		
5	Свет	30	3	15		
5	Касалка +	30	5	16		
5	Кастаньеты	30	Сразу	14		
5	Шум	30	6	11		
5	Трещотка	30	5	7	Еду при последних раздражителях не брал	

27/III 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	42	Еду при всех раздражителях брал сразу	NaBr 1,0; Coffeini puri — 0,025- за 45 минут до опыта Поразительно спокоен весь опыт, особенно до касалки, последнее обнаружил незначительное беспокойство
5	Колокольчик	30	"	30		
5	Бульканье	30	"	28		
5	Свет	30	"	24		
5	Касалка +	30	3	22		
5	Кастаньеты	30	Сразу	23		
5	Шум	30	5	16		
5	Трещотка	30	Сразу	17		

ТАБЛИЦА 7.

29/III 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд во время действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	tr	rm	Observatio
5	Трещотка	30	5	26	Весь опыт еду берет сразу Двигательное беспокойство отсутствует	NaBr 1,0; Coffeini p. 0,025 за 45 минут до опыта Спокоен, абсолютно не агрессивен
5	Колокольчик	30	2	29		
5	Бульканье	30	3	20		
5	Свет	30	5	16		
5	Касалка +	30	5	13		
5	Кастаньеты	30	3	16		
5	Шум	30	5	13		
5	Трещотка	30	Сразу	14		

31/III 1934 г.

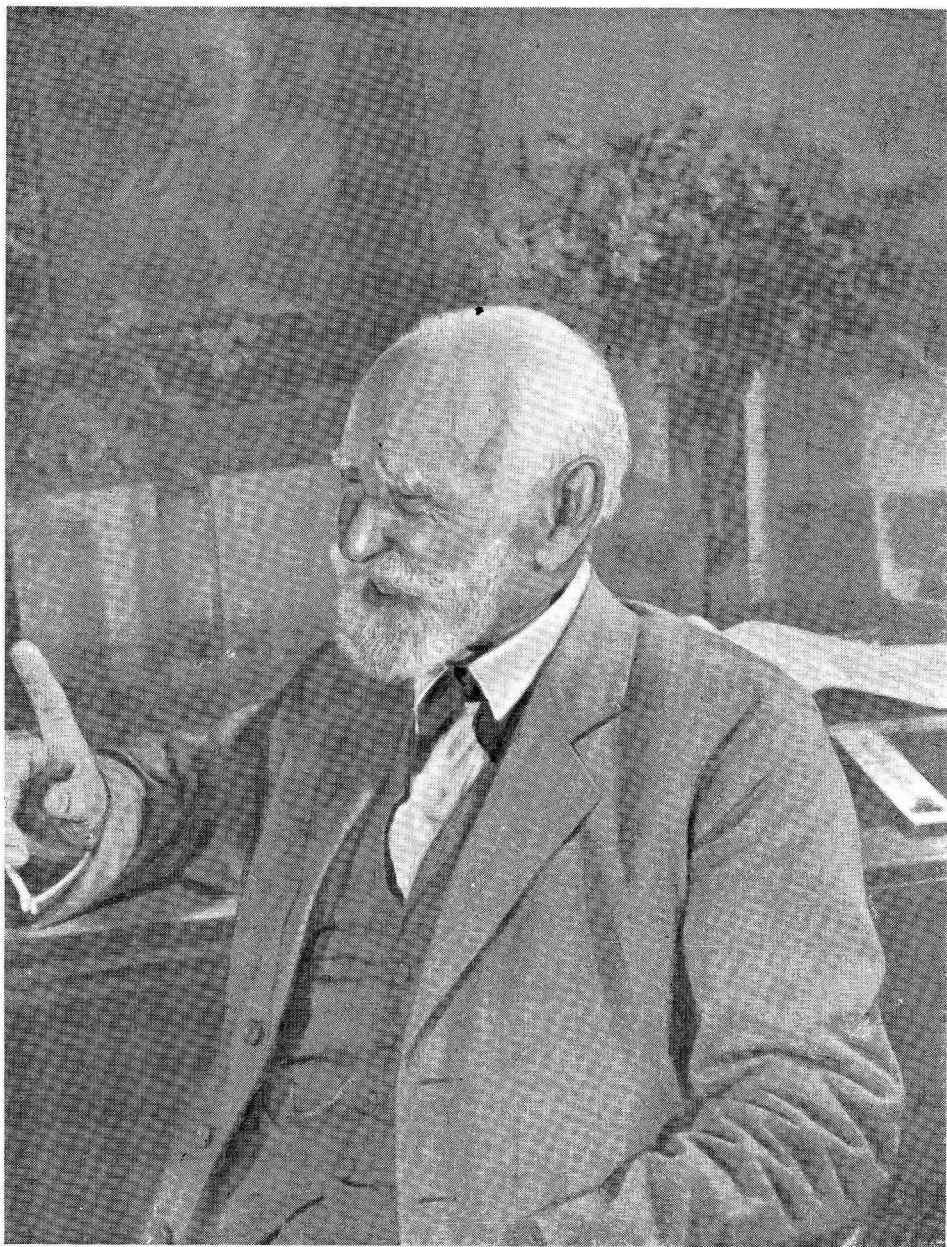
Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	38	Еду берет все время сразу	NaBr 1,0; Coffeini p. 0,005 за 1 час до опыта (вместе с 100 см ³ молока) Спокоен весь опыт и совершенно не агрессивен по окончании его
5	Колокольчик	30	"	32		
5	Бульканье	30	"	26		
5	Свет	30	2	22		
5	Касалка +	30	6	24		
5	Кастаньеты	30	Сразу	30		
5	Шум	30	5	20		
5	Трещотка	30	Сразу	21		

3/IV 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	40	В начале опыта одышка, потом необычайно спокоен	NaBr 1,0; Coffeini p. 0,003 за 1 час до опыта (5-й раз) Никакого намека на ее прежнюю агрессивность
5	Колокольчик	30	"	34		
5	Бульканье	30	"	35		
5	Свет	30	"	27		
5	Касалка +	30	"	30		
5	Кастаньеты	30	"	33		
5	Шум	30	3	24		
5	Трещотка	30	"	28		



Иван Петрович Павлов
(1934 г., сент.)

В дальнейшем, при исключении касалок в опыте циркулярность в работе исчезла, и остальные рефлексы оказывались вполне хорошими и не падали в конце дня, собака всегда до конца оставалась спокойной, но в те дни когда в систему условных раздражителей включалась даже положительная касалка, и притом даже в присутствии брома, рефлексы после нее падали, присоединение же тормозной вызывало еще и резкое беспокойство, собака при ней металась, появлялась жестокая одышка, а по окончании опыта резкая агрессивность по отношению к экспериментатору при попытке снять приборчики с кожи.

Тогда, отчаявшись при помощи одного брома восстановить нервное равновесие собаки (10-дневный отдых, предоставленный собаке, несколько ей не помог) при условии раздражения больного касалочного пункта, решено было применить комбинацию брома с кофеином, хотя это и звучит парадоксально. Но для этого у нас в прошлом было уже некоторое благоприятное указание.

Полтора года назад мы имели дело со старой кастрированной собакой, которая прежде обладала сильной нервной системой — была сангвинического типа, но после трудной и долгой лабораторной работы начала гипнотизироваться во время опытов и в конце-концов сделалась упорным и постоянным гипнотиком в экспериментальной обстановке. Был случай, когда после лечения бромом гипнотизация отсутствовала пять месяцев, но затем вернулась снова. После летнего перерыва опыты начались с нулевых условных рефлексов. Был испробован кофеин в дозе 0,01 г (подкожно), причем вначале первые условные рефлексы поднялись, но затем вернулось прежнее положение с нулевыми рефлексами, а негативизм даже усилился против прежнего (как это было при броне), вероятно, по причине вызванного кофеином истощения корковых клеток. После отмены кофеина собака немного оправилась и начала давать в начале опытов положительные рефлексы. Потом применили бром в малых для этой собаки дозах, по 1,0 г. Это подняло условные рефлексы, но опыты все же кончались нулями и негативизм продолжался, так как для устранения гипнотизации у собаки сильного типа необходимыми были большие дозы брома, по 3,0—4,0 г, но большие дозы вызывали у этой собаки отравление, вероятно, вследствие имеющегося у нее заболевания почек, почему выведение брома было затруднено. Тогда на фоне малых доз брома был испробован кофеин, чтобы хоть этим несколько поднять тонус ее коры, повысить возбудительный процесс. Результаты от этой комбинации превзошли все наши ожидания, так как условные рефлексы поднялись на небывалую за последнее время высоту и собака была бодрa и еду все время брала сразу.

Естественно было то же самое испробовать и у „Белого“. Вначале применяемая комбинация заключала 1,0 г брома и 0,025 г чистого кофеина, введенных одновременно (первый *per os*, второй под кожу). Это сразу же оказало благоприятный эффект, рефлексы поднялись, не так стремительно падали к концу опыта, собака еду брала сразу, агрессивность отсутствовала. Но хотя собака и была спокойна, рефлексы к концу опыта все-таки падали и не достигали прежней нормальной высоты (см. оп. 26/III; 27/III и 29/III 1934 г.).

Исходя из предположения, что эту собаку с огромным раздражительным процессом не надо перевозбуждать, чтобы не вызвать запредельного торможения, мы даваемую ей дозу кофеина значительно снизили, и именно до 0,005, и результат от этого получился блестя-

щий (см. оп. 31/III), а доза в 0,003 кофеина дала еще больший эффект (см. оп. 3/IV 1934 г.).

ТАБЛИЦА 8.

6/IV 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. 5 мин. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд во время действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	rt	gm	Observatio
5	Трещотка	30	Сразу	36	Еду весь опыт берет сразу	Без брома и кофеина Не агрессивен
5	Колокольчик	30	"	33		
5	Бульканье	30	3	26		
5	Свет	30	5	18		
5	Касалка +	30	17	6		
5	Кастаньеты	30	7	10		
5	Шум	30	6	4		
5	Трещотка	30	13	3		

23/IV 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. 10 м. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	40	Двигательного беспокойства нет	NaBr 1,0; Coffeini puri 0,003
5	Колокольчик	30	"	38		
5	Бульканье	30	"	31		
5	Свет	30	"	26	Еду берет сразу	Совершенно спокоен во время опыта, не агрессивен по окончании его
5	Касалка +	30	"	34		
5	Кастаньеты	30	"	24		
5	Шум	30	"	27		
5	Трещотка	30	"	26		

В следующий опытный день комбинация брома с кофеином не применялась, и вновь вернулось старое положение: все рефлексы после положительной касалки стремительно упали, хотя отказа от еды на этот раз не наблюдалось. Итак, больной пункт в каждом анализаторе, соответствующий положительной касалке, держался нормально в течение шестикратного применения брома с кофеином, но это не было радикальным излечением, так как после него все вернулось к старому, хотя и не в полной мере (см. оп. 6/IV 1934 г.).

Возобновив лечение, мы в течение долгого времени с 14/IV по 23/IV с кофеином в той же дозе имели у собаки вполне нормальную, бодрую деятельность при отсутствии какой-либо агрессивности (см. оп. 23/IV 1934 г.).

Начиная с 24/IV кофеин был отменен, оставлен один бром в той же дозе, при которой раньше наблюдалось резкое падение рефлексов после применения положительной касалки, и агрессивность. Этого теперь не было, и рефлексы с одним только бромом были огромной величины (больше, чем при комбинации с кофеином), особенно в начале опыта (см. оп. 24/IV и 27/IV 1934 г.).

ТАБЛИЦА 9.

24/IV 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. 5 м. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд во время действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	rt	rm	Observatio
5	Трещотка	30	Сразу	51	Несколько более возбужден, чем в предыдущем опыте	NaBr 1,0 без кофеина
5	Колокольчик	30	"	40		
5	Бульканье	30	"	34		
5	Свет	30	"	26		
5	Касалка +	30	"	34		
5	Кастаньеты	30	"	37		
5	Шум	30	"	28		
5	Трещотка	30	"	25		

27/IV 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. 10 м. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	47	Незначительное двигательное беспокойство	Без кофеина. Не агрессивен
5	Колокольчик	30	"	40		
5	Бульканье	30	"	39		
5	Свет	30	"	25		
5	Касалка +	30	4	24		
5	Кастаньеты	30	Сразу	34		
5	Шум	30	2	25		
5	Трещотка	30	Сразу	26		

В дальнейшем, убедившись в том, что положительная касалка перестала давать болезненную реакцию, так как не портила системы условных рефлексов и не вызывала у собаки агрессивности и отказа от еды, мы при даче кофеина с бромом теперь ввели в систему раздражителей и тормозную касалку. Для верности действия мы бром с кофеином дали собаке уже накануне опыта с тормозной касалкой. В первый же день применив обе касалки, мы наблюдали образцовую работу и образцовое поведение животного. Тормозная касалка сразу же проявила свое значительное тормозное действие: имелось всего две капли слюны (в самом начале раздражения) против тридцати — положительной. Торможение было концентрированным, так как име-

лась положительная индукция на последующий раздражитель — кастаньеты. То же было и на следующий день. Это наблюдалось при обычной дозе брома в 1,0 и кофеина в 0,002. Когда же мы на следующий день дозу кофеина уменьшили до 0,001, оставив ту же дозу брома, то рефлексы резко поднялись и тормозная касалка дала значительно больший положительный эффект, чем в предыдущие дни. Вернувшись к дозе 0,002 мы получили абсолютную дифференцировку.

ТАБЛИЦА 10.

5/V 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. 10 м. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд во время действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	rt	gm	Observatio
5	Трещотка	30	Сразу	33	Незначительное движение	NaBr 1,0;
5	Колокольчик	30	"	35	двигательное	Coffeini 0,002
5	Бульканье	30	"	30	беспокойство только	за 45 м. до
5	Свет	30	"	25	перед тормозной касалкой	опыта, одно-
5	Касалка +	30	"	30		временно
5	Касалка —	30	"	2		Не агрессивен
5	Кастаньеты	30	Сразу	40		
5	Шум	30	3	25		
5	Трещотка	30	2	22		

7/V 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. 15 м. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	40	То же, что и в прошлом опыте	NaBr 1,0;
5	Колокольчик	30	"	36		Coffeini 0,002
5	Бульканье	30	"	30		за 1 час до
5	Свет	30	"	24		опыта
5	Касалка +	30	"	30	Еду берет сразу	Абсолютно
5	Касалка —	30	"	1		не агрессивен
5	Кастаньеты	30	"	28		
5	Шум	30	"	24		
5	Трещотка	30	2	29		

8/V 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. 45 мин. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	50	Двигательное беспокойство перед и во время тормозной касалки	NaBr 1,0;
5	Колокольчик	30	"	36		Coffeini puri 0,001 за
5	Бульканье	30	"	34		1 час до
5	Свет	30	"	25		опыта
5	Касалка +	30	"	34		Не агрессивен
5	Касалка —	30	15	6		
5	Шум	30	3	30		
5	Трещотка	30	Сразу	32		

Этот пример показывает, как тонко надо дозировать оба эти нервные средства для установления равновесия между обоими процессами. Собака теперь вплоть до летнего перерыва, пока применялся бром с кофеином, несмотря на то, что опыты все время производились с обеими касалками, оставалась более или менее спокойной во время опытов, не агрессивна по окончании их; рефлексy были значительной величины, тормозная касалка только иногда слегка растормаживалась, но собака временами все же бывала несколько возбуждена (см. оп. 5/V; 7/V; 8/V; 10/V; 11/V и 21/V 1933 г.).

ТАБЛИЦА 11.

10/V 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. 15 м. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд во время действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	rt	rm	Observatio
5	Трепетотка	30	Сразу	34	Небольшое	NaBr 1,0; Coffeini puri 0,003; Не агрессивен
5	Колокольчик	30	„	32	двигательное	
5	Бульканье	30	„	33	беспокойство	
5	Свет	30	„	23	перед тормозной	
5	Касалка +	30	2	32	каскалкой	
5	Касалка —	30	7	3		
5	Кастаньеты	30	Сразу	36		
5	Шум	30	„	23		
5	Трепетотка	30	5	24		

11/V 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. 10 м. „Белый“.

5	Погремушка	30	Сразу	38	Двигательное	NaBr 1,0; Coffeini puri 0,002 за 1 час до опыта Слегка агрессивен
5	Колокольчик	30	„	34	беспокойство	
5	Бульканье	30	„	38	перед тормозной	
5	Свет	30	„	25	каскалкой	
5	Касалка +	30	„	36		
5	Касалка —	30	„	0		
5	Кастаньеты	30	„	37		
5	Шум	30	2	22	Неподвижен во время действия ее	
5	Трепетотка	30	Сразу	27		

21/V 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. 5 м. „Белый“.

5	Трепетотка	30	Сразу	32	Двигательное	NaBr 1,0; Coffeini puri 0,002 10-й раз Не агрессивен, но возбужден
5	Колокольчик	30	„	27	беспокойство	
5	Бульканье	30	„	26	довольно значительное	
5	Свет	30	„	23	перед тормозной	
5	Касалка +	30	3	22	каскалкой	
5	Касалка —	30	Сразу	5		
5	Кастаньеты	30	5	25		
5	Шум	30	3	22		
5	Трепетотка	30	5	22		

ТАБЛИЦА 12.

24/V 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд во время действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	rt	gm	Observatio
5	Трещотка	30	3	34	Во время действия	NaBr 2,0;
5	Колокольчик	30	3	28	тормозной	Coffeini 0,005
5	Бульканье	30	3	22	касалки не-	за 1 ч. до
5	Свет	30	5	20	сколько раз	опыта
5	Касалка +	30	5	21	оборачи-	Резко агрес-
5	Касалка —	30	—	0	вался к ней,	сивен по
5	Кастаньеты	30	Сразу	30	пытаясь	окончании
5	Шум	30	5	20	сорвать ее	опыта
5	Трещотка	30	3	22	зубами	

26/V 1934 г.

Начало опыта в 12 ч. „Белый“.

5	Трещотка	30	2	26	Никакого	NaBr 2,0;
5	Колокольчик	30	3	22	двигатель-	Coffeini puri
5	Бульканье	30	Сразу	23	ного бес-	0,002
5	Свет	30	3	23	покойства	Поставлен
5	Касалка +	30	2	23		на 1 час
5	Касалка —	30	—	0		позднее
5	Кастаньеты	30	Сразу	34		Удивительно
5	Шум	30	5	20		спокоен
5	Трещотка	30	3	22		Абсолютно
						не агрес-
						сивен

28/V 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	30	Совершенно	NaBr 2,0;
5	Колокольчик	30	„	28	спокоен	Coffeini 0,002
5	Бульканье	30	3	26		13-й раз
5	Свет	30	3	20		Образцовое
5	Касалка +	30	3	22		поведение:
5	Касалка —	30	—	0		при накле-
5	Кастаньеты	30	Сразу	32		ивании во-
5	Шум	30	2	20		ронки сам
5	Трещотка	30	2	22		подставляет
						морду
						Ни следа
						агрессив-
						ности

Допуская, что торможение от брома еще недостаточно, мы для уравнивания обоих процессов дозу брома увеличили вдвое, а также и кофеин до 0,005. В результате этой дозировки мы достигли хорошего концентрированного торможения от тормозной касалки с последующей индукцией на кастаньеты, но собака при этом была резко агрессивна. Пришлось, увеличив дозу брома, оставить кофеин в прежней дозе, и эта комбинация дала на этот раз прекрасные результаты. Мы здесь имели уже при образцовом спокойном поведении собаки во время опыта абсолютную дифференцировку и полное отсутствие всякой агрессивности (см. оп. 24/V; 26/V и 28/V 1934 г.).

ТАБЛИЦА 13.

31/V 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. 10 м. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд во время действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	rt	rm	Observatio
5	Трещотка	30	3	29	Резкое двигательное возбуждение. Весь опыт и особенно при касалке, при последнем раздражителе, еду не берет.	Coffeini puri 0,002 Резко агрессивен по окончании опытов
5	Колокольчик	30	9	23		
5	Бульканье	30	6	13		
5	Свет	30	5	18		
5	Касалка +	30	6	15		
5	Касалка —	30	5	4		
5	Шум	30	7	14		
5	Трещотка	30	3	10		

1/VI 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	40	Еду берет при всех раздражителях сразу Спокоен	NaBr 20; Coffeini puri 0,002 Не агрессивен
5	Колокольчик	30	"	37		
5	Бульканье	30	"	32		
5	Свет	30	"	25		
5	Касалка +	30	5	22		
5	Касалка —	30	Сразу	1		
5	Шум	30	"	27		
5	Трещотка	30	"	27		

Так как собака перед тормозной касалкой все-таки проявляла некоторое беспокойство, вследствие большой для нее трудности торможения, то мы помимо того, что увеличили дозу брома, еще несколько облегчили ей задачу, заставляя ее работать не каждый день, а с промежутками в один, иногда два дня. При таких условиях собака

продолжала оставаться спокойной и работала так же хорошо до самого конца вплоть до летнего перерыва в работе. Всего комбинация брома с кофеином с маленьким перерывом продолжалась 2½ месяца и за это время собака получила всего 0,11 кофеина.

В конце этого периода мы еще сделали несколько вариаций с дачей этих средств. В одном из опытов мы попробовали применить один кофеин в прежней дозе без брома. От одного кофеина собака пришла в сильное возбуждение, по окончании опыта выступила резкая агрессивность, рефлексы все значительно упали, а дифференцировка, которая в последних трех опытах была абсолютной, растормозилась. Применяя вслед за тем прежнюю комбинацию кофеина с бромом два опыта подряд, — мы опять имели абсолютную дифференцировку и нормальную

ТАБЛИЦА 14.

2/VI 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. 5 м. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд во время действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	rt	rm	Observatio
5	Трепетка	30	Сразу	40	Двигательное возбуждение перед тормозной касалкой	NaBr 2,0; Coffeini puri 0,002 Опыты производились 3 дня подряд Не агрессивен, но мотает головой при снятии воронки
5	Колокольчик	30	"	39		
5	Бульканье	30	"	36		
5	Свет	30	"	26		
5	Касалка +	30	6	22		
5	Касалка —	30	Сразу	0		
5	Шум	30	"	24		
5	Трепетка	30	"	23		

4/VI 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

5	Трепетка	30	Сразу	46	Во время тормозной касалки резкое двигательное беспокойство, подал лапу	NaBr 2,0; без кофеина Не агрессивен, но близок к тому, мотает головой при снятии воронки
5	Колокольчик	30	"	43		
5	Бульканье	30	"	40		
5	Свет	30	"	26		
5	Касалка +	30	2	28		
5	Касалка —	30	Сразу	6		
5	Кастаньеты	30	"	31		
5	Шум	30	"	28		
5	Трепетка	30	"	25		

величину рефлексов и образцовое поведение собаки; применяя затем в той же дозе один бром, мы наблюдали значительное повышение рефлексов по сравнению с опытами, произведенными с одним кофеином и с комбинацией его с бромом (см. оп. 31/V; 1/IV; 2/VI; 4/VI 1934 г.).

ТАБЛИЦА 15.

5/VI 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд во время действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	rt	rm	Observatio
5	Трещотка	30	Сразу	36	Во время тормозной	NaBr 2,0;
5	Колокольчик	30	"	33	касалки спо-	Coffeini
5	Бульканье	30	"	31	коен, но	puri 0,002
5	Свет	30	"	22	2 раза про-	Не агрес-
5	Касалка +	30	5	21	тягивал лапу	сивен
5	Касалка —	30	Сразу	2		
5	Кастаньеты	30	"	28		
5	Шум	30	"	22		
5	Трещотка	30	"	21		

7/VI 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	38	Весь опыт спокоен	NaBr 2,0;
5	Колокольчик	30	"	33		Coffeini
5	Бульканье	30	2	28		puri 0,002
5	Свет	30	3	21		Никакого
5	Касалка +	30	5	26		намёка на
5	Касалка —	30	—	0		бывшую
5	Кастаньеты	30	Сразу	30		агрессив-
5	Шум	30	5	22		ность
5	Трещотка	30	3	21		

9/VI 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

5	Трещотка	30	2	24	Резкое дви-	Coffeini
5	Колокольчик	30	3	26	гательное	puri 0,002
5	Бульканье	30	2	25	беспокой-	(без брома)
5	Свет	30	2	17	ство при	Агрессивен
5	Касалка +	30	2	12	тормозной	
5	Касалка —	30	10	4	касалке	
5	Кастаньеты	30	9	14		
5	Шум	30	2	10	Еду берет	
5	Трещотка	30	Сразу	11	все время сразу	

Введенная вновь прежняя комбинация брома с кофеином вновь восстановила нервное равновесие собаки. Эти опыты были повторены еще раз, и получились аналогичные факты (см. оп. 5/VI; 7/VI; 9/VI; 11/VI; 13/VI и 15/VI).

ТАБЛИЦА 16.

11/VI 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

Интервал между раздражениями в минутах	Условные раздражители	Продолжительность применения изолированного условного раздражителя в секундах	Периоды запаздывания условного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в каплях за каждые 30 секунд во время действия раздражителя	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
t	S	ts	L	rt	rm	Observatio
5	Трещотка	30	Сразу	34	Во время действия тормозной касалки протягивал лапу и ударял ею по плечу экспериментатора	NaBr 2,0; Coffeini puri 0,002 Агрессивен порядочно
5	Колокольчик	30	"	32		
5	Бульканье	30	"	28		
5	Свет	30	5	22		
5	Касалка +	30	7	20		
5	Касалка —	30	—	0		
5	Кастаньеты	30	Сразу	30		
5	Шум	30	3	23		
5	Трещотка	30	Сразу	24	При этом очень беспокоился	

13/VI 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	42	Очень резкое двигательное возбуждение при тормозной касалке	NaBr 2,0 без кофеина Резко агрессивен
5	Колокольчик	30	"	32		
5	Бульканье	30	"	38		
5	Свет	30	"	26		
5	Касалка +	30	"	31		
5	Касалка —	30	"	1		
5	Кастаньеты	30	"	37		
5	Шум	30	"	28		
5	Трещотка	30	"	25		

15/VI 1934 г.

Начало опыта в 11 ч. „Белый“.

5	Трещотка	30	Сразу	32	Спокоен. Двигательное возбуждение почти отсутствует	NaBr 2,0; Coffeini puri 0,001 Не агрессивен, но мотает головой при снятии воронки
5	Колокольчик	30	"	32		
5	Бульканье	30	"	29		
5	Свет	30	"	23		
5	Касалка +	30	5	22		
5	Касалка —	30	—	1		
5	Кастаньеты	30	Сразу	26		
5	Шум	30	"	21		
5	Трещотка	30	"	23		

Результат последних вариаций опытов с разовыми применениями то одного брома, то одного кофеина не легко поддается анализу во всех деталях.

Имея в бrome и кофеине как бы два привода к обоим основным нервным процессам как тормозному, так и раздражительному и тонко приспособляясь, правильно оценивая силу нервной системы собаки и состояние двух ее процессов, можно достигнуть восстановления нервного равновесия и тем самым помочь справиться с задачами, с которой она до сих пор справиться не могла.

В практике применения кофеина на других собаках выявилась весьма важная сторона его действия — это дозировка. Параллельные наблюдения на этих собаках показывают, что дозу кофеина надо так же строго варьировать, как и бром, считаясь как с силой вообще нервной системы собаки, так и особенно с ее раздражительным процессом, с состоянием ее нервных клеток в данное время, почему „Белому“ — сильному, но очень возбудимому типу, приходилось давать такие минимальные дозы кофеина.

Итак, уравнивая раздражительный и тормозной процессы при помощи брома с кофеином, нам удалось вылечить, может быть, и не совсем, но во всяком случае надолго больной пункт, так как в продолжение $2\frac{1}{2}$ месяцев тормозная касалка не вызывала порчи последующих рефлексов и почти не сопровождалась агрессивностью собаки, резко выступившей после заболевания.

На вопрос о том, является ли повторное применение комбинации брома с кофеином радикальным, вполне излечивающим, или же только действующим в период применения — нельзя сейчас с уверенностью ответить — покажет будущее; у нас еще не так много наблюдений сделано в этом направлении.

Судя по тому, что по отмене кофеина один бром долго поддерживал нормальное состояние, чего он раньше не мог достигнуть, можно надеяться в некоторых случаях по крайней мере и на радикальное излечение.

В ы в о д ы

1. Продолжительное напряжение тормозного процесса у собаки-кастрата резко возбудимого типа способствовало образованию у него изолированного болезненного пункта в кожном анализаторе мозговой коры. Раздражение этого пункта всякий раз вызывало нарушение последующей условно-рефлекторной деятельности и значительную агрессивность собаки.

2. Уравнивая раздражительный и тормозной процессы при помощи комбинации брома с кофеином, удалось на довольно продолжительное время ($2\frac{1}{2}$ м.) излечить болезненный пункт и почти совсем уничтожить сопутствующую этому болезненному состоянию агрессивность.

3. Для успешного восстановления нервного равновесия дозу кофеина надо так же строго варьировать, как и брома, считаясь с силой нервной системы и с состоянием нервных клеток в данное время.

4. При комбинации брома с кофеином мы действуем как бы через два привода на процессы, происходящие в мозговой коре: на тормозной процесс через бром и на раздражительный — через кофеин.

UEBER DIE KOMBINIERTE WIRKUNG VON BROM UND COFFEIN
AUF DEN ISOLIERTEN SCHMERZHAFTEN PUNKT IM HAUTANA-
LYSATOR DER HIRNRINDE UND AUF DAS ALLGEMEINE BENEHMEN
EINES HUNDES VON STARK ERREGBAREM TYP,— EINES MÄNN-
LICHEN KASTRATEN

von *M. K. Petrowa*

Aus der Physiologischen Abteilung des Instituts der USSR für Experimentelle Medizin
(Vorstand der Abteilung — Akademiker I. P. Pawlow)

1. Die lange dauernde Spannung des Hemmungsprozesses bei einem kastrierten Hunde von stark erregbarem Typ beförderte die Bildung eines schmerzhaften Punktes im Hautanalysator der Hirnrinde. Die Reizung dieses Punktes rief jedesmal eine Störung der nachfolgenden bedingt-reflektorischen Tätigkeit und eine bedeutende Aggressivität des Hundes hervor.

2. Durch Ausgleichung des Reizungs- und Hemmungsprozesses mit Hilfe einer Kombination von Brom und Coffein gelang es, den schmerzhaften Punkt für eine ziemlich lange Zeit ($2\frac{1}{2}$ Minuten) zu heilen und die Aggressivität, welche den krankhaften Zustand begleitete, beinahe gänzlich zu beseitigen.

3. Für eine erfolgreiche Wiederherstellung des Nervengleichgewichts muss man die Dose des Coffeins, ebenso wie des Broms, streng variieren, mit Berücksichtigung der Stärke des Nervensystems überhaupt und insbesondere des Zustandes der Nervenzellen zur gegebenen Zeit.

4. Bei einer Kombination von Brom mit Coffein wirken wir gleichsam durch zwei Transmissionen auf die Prozesse ein, welche in der Hirnrinde stattfinden: auf den Hemmungsprozess durch Brom und auf den Reizungsprozess durch Coffein.

ВЛИЯНИЕ КОРЫ МОЗГА НА ТКАНЕВЫЕ ПРОЦЕССЫ¹

К. М. Быков

Из отдела общей физиологии Всесоюзного института экспериментальной медицины
(Ленинград)

Современная научная мысль чрезвычайно сосредоточена на задаче синтетического познания тех регуляций в организме, которые, как давно известно, осуществляются двумя путями: нервным и гуморальным. Если до сих пор этот вопрос изучался недостаточно в силу ли общего состояния научной мысли, или в силу того, что не было накоплено достаточно материала во всех областях естествознания, то теперь есть возможность во всей широте поставить именно эту общую синтетическую проблему, проблему нервнo-гуморальных регуляций. Один из величайших физиологов XIX века Клод Бернар в одном из своих гениальных произведений сказал, что „постоянство внутренней среды есть условие свободной жизни организма“. И если с этой точки зрения присмотреться к материалу, накопленному физиологией XIX века, то мы увидим, что по вопросу постоянства внутренней среды физиологией действительно накоплен огромный материал, доказывающий значительное постоянство ряда функций, устойчивость ряда констант в организме. Можно указать на температуру тела, общую химическую „установку“ организма (напр. pH), можно указать еще ряд других функций, которые обладают действительно чрезвычайной фиксированностью. Они, конечно, и подвижны в то же время, но диапазон их сохраняется в определенных пределах.

Начав свою работу в лаборатории И. П. Павлова, я и мои сотрудники уже несколько лет занимаемся вопросом, каким образом непрерывно возникающие в коре головного мозга импульсы влияют на разнообразные функции разных органов и систем организма. Нам удалось показать, что в порядке условного рефлекса мы можем влиять на все в сущности органы. Ряд подобных фактов был мною уже опубликован. Нами доказана кортикальная иннервация таких процессов, как мочеотделение (Быков, Алексеев-Беркман, Балакшина), желчеотделение (Иванов, Риккль), движения селезенки (Быков, Горшков, Кельман), сосудистые реакции (Рогов, Пшеник). Аналогичные факты получены и другими исследователями — Цитовичем для сосудистых реакций, Метальниковым, Подкопаевым и др. для накопления антигенов в крови, Лейбсоном для торможения диуреза, Бабским и Лейтесом для токсических расстройств при действии агентов, совпадавших с отравлением. Скандинавские авторы (Krogh, Lindhard) наблю-

¹ Доклад на общепитутетской конференции ВИЭМ в мае 1934 г. (обработанная стенограмма).

дали предрабочее изменение дыхания, которое несомненно должно толковать как условный рефлекс, а Weber, Bickel, Wyss показали то же для изменения кровораспределения при „представлении“ о работе.

В последнее время мы перешли к изучению тех связей, которые могут образоваться на базе общих функций организма, типичным примером которых является общий обмен веществ, интенсивность окислительных процессов. Известно, что мышечная работа в значительной степени определяет энергетические траты организма. При работе резко возрастает потребление кислорода, одновременно с резкими сдвигами в дыхании, кровообращении и т. д. Если на фоне мышечной работы, изменяющей протекание ряда функций тела, действовать каким-нибудь посторонним агентом, то оказывается, что после ряда сочетаний этого постороннего агента (напр. звука, света) с работой — его изолированное применение в дальнейшем само повышает окислительные процессы. Это повышение настолько сильно, что мы, под влиянием условных рефлексов у людей и животных, могли повышать окислительные процессы на 100 и даже на 150%. Отсюда стало очевидным, что импульсы, возникающие в коре головного мозга и доходящие по сложной нервной цепи до периферических органов, меняют окислительные процессы во всех, в данном случае, очевидно, главным образом, в мышечной, тканях. Что действительно это есть временная связь, выработанная на увеличение окислительных процессов, а не на усиленное дыхание, было показано специальными исследованиями обмена при гипервентиляции. Эти работы выполнены Р. П. Ольянской.

Мы столкнулись при упомянутых исследованиях со следующим интересным фактом: оказалось, что „условное“ повышение окислительных процессов в организме возможно не только на короткий промежуток времени, совпадающий с действием агента, сигнализирующего мышечную работу, вызывавшую повышение газообмена в порядке безусловного рефлекса. Оказалось, что нервный импульс, действующий очень короткий отрезок времени, может вызвать повышение газообмена на очень длительный срок. Обнаружив сначала этот факт в производственной обстановке, на заводе (Ольянская), мы в дальнейшем задались целью создать условия, при которых образованные в порядке условного рефлекса реакции могли изменять окислительные процессы на длительном промежутке времени, поддерживать их на новом уровне. Для этой цели нужно было сочетать длительное повышение окислительных процессов с какими-нибудь специально действующими на кору раздражениями. Для длительного повышения обмена мы вводили животному (собаке) тироксин и следили за наступающими при этом изменениями основного обмена.

При соответствующей тренировке исследование основного обмена при полном покое возможно у собаки с чрезвычайной точностью. Оказалось, что введение тироксина повышает газообмен на 2-3 дня, а иногда и больше. Затем, после нескольких инъекций тироксина, всегда на несколько дней повышавших основной обмен, мы, при сохранении всех прежних условий опыта, произвели не инъекцию тироксина, а инъекцию раствора Рингера. Результатом была удерживающаяся несколько дней волна повышенного обмена. Когда обмен вернулся к тому уровню, на каком он был раньше, вторично было произведено введение рингеровского раствора. Результатом было вновь повышение окислительных процессов. Можно получить и третью волну, но она значительно меньше. Здесь проявляется угасание выработанной

реакции, которая под влиянием корковых импульсов продолжается несколько дней, так же как несколько дней удерживается влияние на обмен тироксина. Эти данные видны на рис. 1. В первой части рисунка показано изменение потребления кислорода, наступающее в порядке „безусловного рефлекса“ при введении тироксина. В правой части рис. 1 приведены величины потребления кислорода после двух инъекций раствора Рингера, сделанных после 4 инъекций тироксина, т. е. после 4 сочетаний процедуры впрыскивания с наступающим от гормона щитовидной железы повышением основного обмена. Четкое „условно-рефлекторное“ повышение основного обмена выступает здесь с полной отчетливостью. Эти опыты с одинаковым результатом проведены на двух животных.

Правда, мы еще не знаем, возникает ли эта реакция только в тот момент, когда мы приводим животное в обстановку, при которой

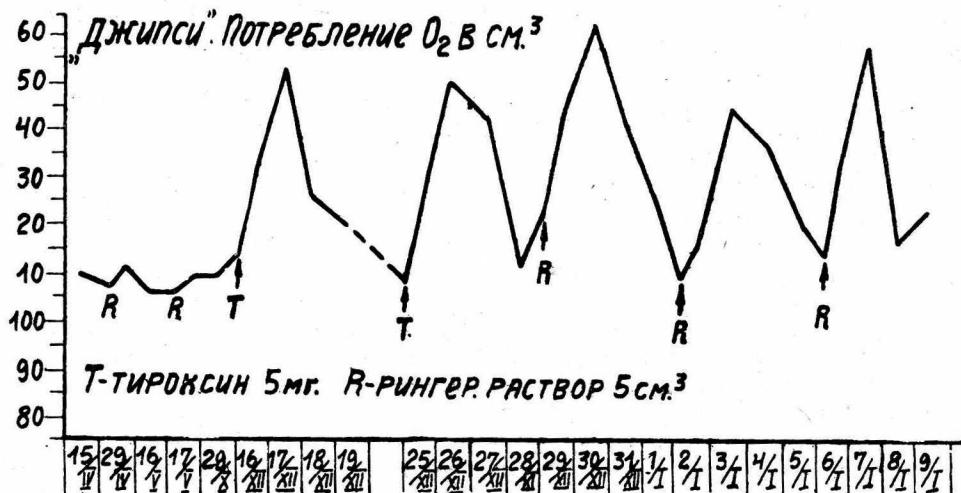


Рис. 1. Изменения потребления кислорода у собаки, вызываемые инъекцией Рингера при первом впрыскивании раствора и после 4 инъекций тироксина, производимых в той же обстановке как и введение тироксина. Между первой и второй инъекцией тироксина сделано еще две инъекции, необозначенные на рисунке.

действует в сущности целый комплекс импульсов, возникающих под влиянием многообразных раздражителей, или повышенный газообмен поддерживается все время и вне опытной обстановки.

Эти опыты в некоторой модификации повторены были с другим веществом (адреналином) и дали близкие результаты.

Здесь мы имеем не какую-нибудь короткую реакцию, связанную с летучим возбуждением центральных нервных аппаратов, а реакцию длительную. Это, очевидно, реакции того типа, который немецкие авторы называют Dauererregung и которые особенно подробно и всесторонне изучаются университетской физиологической школой во главе с проф. Ухтомским. Мы имеем здесь тип нервного влияния, длительно действующего на организм и вызывающего переход на новые уровни, новую установку всего обмена. Мне кажется, что в этой, осуществляемой через кору головного мозга, связи окислительных процессов со всеми условиями окружающей среды должен заключаться подход к объяснению того, каков механизм поддержания всех уровней в организме, применительно к колебаниям внешней среды. Исходный пункт этих регуляций представляют, вероятно, им-

пульсы с коры головного мозга, и нам представилось, что, вероятно, вообще все основные тканевые процессы, одним из показателей которых является основной обмен, меняются под влиянием корковых импульсов.

В последнее время мы занялись изучением изменений проницаемости клеток. Этот процесс, повидимому, сопровождается всякую деятельность клеток (Гебер, Гелльгорн, Щеминский, Эббеке). Само учение о проницаемости в последнее время подвергается большой переработке. Совершенно очевидно, что при настоящих условиях мы, пользуясь обычными физико-химическими представлениями, не можем полностью обнять сложные взаимоотношения, определяющие избирательную проницаемость в различных тканях. Физико-химические законы, приложимые к мертвой мембране, к мембране раз навсегда зафиксированной, не приложимы к мембране, которая живет, которая постоянно подвергается своеобразной деятельности, и уже поэтому принципиально отлична от какой-нибудь железосинеродистой неорганической мембраны. Однако, до самого последнего времени иннервационные изменения проницаемости клеток почти не изучались физиологией. Здесь можно отметить лишь интересные исследования Tschermak-Seueneberg и его сотрудников Weiser, Riemüller о вагальных влияниях на проницаемость легочного эпителия. Отдельные указания об изменениях проницаемости после раздражения или перерезок различных нервов можно найти также у Wessel, Hoffmann и. Magnus Asleben, Gabbe, Альперна. Основная масса исследований проницаемости биологических объектов шла, однако, по линии уподобления клеточных поверхностей физико-химическим мембранам или констатирования различий опять-таки по отношению к этим мембранам. Мне представляется необходимым поставить вопрос несколько шире и в первую очередь определить зависимость „состояния проницаемости“ от кортикальных влияний.

Для исследования зависимости проницаемости клеток от кортикальных влияний мы для начала избрали железистые клетки слюнных желез (исследование М. Я. Михельсона). Для этой цели взяли в первую очередь такое вещество, введение которого в организм дает возможность наблюдать его проходимость и изменение проходимости через слюнные железы. В качестве такового мы избрали иодистый калий. Введение небольшой дозы иодистого калия 0,5 г per os дает возможность изучить кривую выведения иода через железу. Оказалось, что иод выводится со слюной сутками. Через 1½-2 часа после дачи per os 0,5 г KJ выведение иода в слюне очень постоянно, составляя 200—250 γ в 1 см³ слюны с ничтожными колебаниями в отдельных пробах. Слюноотделение во всех этих опытах вызывалось дачей собаке через каждые 10—15 мин. мясо-сухарного порошка в количестве, съедаемом за 45 секунд. Установив нормы выделения иода, мы стали изучать, как изменяется выведение иода со слюной после воздействия в одном случае положительных, в другом тормозных условных раздражителей. Оказалось, что если мы посылаем положительный импульс на фоне постоянного уровня выведения KJ, то он всегда дает понижение содержания иода в слюне, выделяющейся на пищевое раздражение. Если до дачи положительного условного раздражителя выведение иода составляло 200 γ в 1 см³ слюны и 500 γ за 45 сек. слюноотделения, то в слюне, собранной сразу после действия положительного раздражителя соответствующей величины, оно составляло 170 γ и 425 γ. Это изменение проницаемости железистых клеток иногда удерживалось после дачи положительного раздра-

Крпному физиологическому Обществу имени Сеченова
много искреннюю благодарности за постоянное спонси-
рование заседаний моих 60-летних научных работ. —
Да, я рад, что вместе с Иваном Михайловичем и
полком моих дорогих сотрудников мы приобрели
для науки власть физиологическую, изведованную
вместе полководцами неразделанную весь миром
органом. И это — великая наша русская неспорная
Заслуга в мировой науке, вобравшая все великое

Секретарь
14 октября
1934 г.
Иван Павлов

Факсимиле письма, полученного Ленинградским О-вом физиологов им. И. М. Сеченова в ответ на телеграмму, посланную членами О-ва, собравшимися на торжественное заседание, посвященное 85-летию основателя О-ва и почетного его председателя — акад. И. П. Павлова.

жителя в течение 10—20 мин., постепенно исчезая. Совершенно противоположный результат зарегистрирован Михельсоном при воздействии тормозного условного раздражителя. После его применения выведение иода в слюне, собираемой на тот же пищевой раздражитель, составляло 250 γ в 1 см³ и 625 γ за 45 сек. против 200 γ и 500 γ в контрольных пробах. Это, стимулирующее выведение иода, действие тормозного раздражителя выражено еще более резко, чем противоположный эффект положительного раздражителя.

Эти факты несколько не вяжутся с нашими обычными представлениями о том, что в процессе возбуждения проницаемость увеличивается. Пока мы не можем дать объяснения найденным нами сдвигам проницаемости и только констатируем факт. Для нас важно установление закономерности, что под влиянием коркового импульса мы имеем изменение самих железистых мембран. Мы имеем здесь снова пример того, как короткодействующий корковый импульс меняет самую интимную сторону деятельности клетки.

Положительный и отрицательный импульсы действуют разное на проницаемость железистых клеток. Можно сделать некоторые предположения о том, что эти импульсы достигают до железы в разном качественном выражении.

Параллельно с изучением влияния корковых импульсов на самые разнообразные процессы, касающиеся как деятельности целого органа, так и интимных, внутриклеточных процессов, мы давно предполагали, что деятельность каждого органа может сделаться, в свою очередь, базой для создания новой условной связи. Мы высказали предположение, что всякий внутренний орган обладает специальной рецепцией и что различные состояния органов, которые, по нашему представлению, постоянно адресуются в кору головного мозга, могут служить базой для создания новой условной связи. Этот вопрос о чувствительности внутренних органов я уже отчасти затрагивал в своих работах и затем в предыдущем своем докладе два года назад. Нам удалось показать, что если вливать в желудок воду, т. е. вызывать какое-то механическое раздражение слизистой желудка при исключении экстрарецептивных раздражений, то это механическое раздражение, очевидно, адекватное постоянно происходящему в организме, может служить базой для создания новой условной связи, например, на деятельность почки. В очень демонстративной форме это показал Э. Ш. Айрапетьянц, нашедший, что если производить раздражение слизистой желудка при исключении экстрарецептивных раздражений и подкреплять это раздражение едой, то можно выработать условный рефлекс.

Такие же факты получены в нашей лаборатории д-ром Гальпериным и Прибытковым, изучавшими изменение высшей нервной деятельности под влиянием вливания в двенадцатиперстную кишку или желудок нагретого до 37° бульона. В ряде опытов, поставленных на нескольких собаках, оказалось, что после вливания в желудок 300 см³ бульона условные рефлексy падали на 50—75% исходной величины. Наоборот, введение этого же бульона в фистулу duodeni вызывало (у другой собаки) увеличение условных рефлексов. Особенно резко эти влияния сказывались к концу опыта исследования условных рефлексов, т. е. через 30—40 минут после введения в кишку или желудок бульона. Эти данные нельзя толковать иначе, как признавая наличие специальной органорецепции. Она не может быть названа чувствительностью. Это понятие субъективного характера, во-первых, а во-вторых, когда мы говорим об этом, мы не знаем о специальных

качествах рецепции, которые могут быть чрезвычайно разнообразны и нам еще неизвестны.

Дальнейшие опыты в этом направлении принадлежат также д-ру Гальперину и Прибытковой. Эти исследования производились следующим образом: на фоне секреции слюнной железы, вызванной инъекцией пилокарпина, изучалось влияние, оказываемое на величину и ход секреции раздражением желудка или кишок и условных раздражителей. Оказалось, что достаточно очень короткого раздражения, действующего или из полости рта, или из полости желудка, чтобы вся картина пилокарпинного слюноотделения резко менялась как в смысле количества отделяемой слюны, так и в смысле хода всего процесса. Так, после вливания в желудок бульона (200 см³) за 30 минут до впрыскивания пилокарпина секреции слюны под влиянием этого алколоида резко уменьшилась (напр. с 15,4 см³ до 7,8 см³ или с 16,2 см³ до 5,2 см³; пилокарпин вводился в дозе 1,25 мг). Если же вливание бульона в кишку произведено за 15 м. и особенно за 6 минут до впрыскивания пилокарпина, то результатом являлось значительное увеличение пилокарпиновой секреции слюны. Вместо 57—64 см³ отделяемых после инъекции 2,5 мг пилокарпина мы имели величины 103—106 см³, если введение бульона в желудок происходило за 15 мин. до инъекции, и величина 152—159 см³ при раздражении желудка за 6 минут до введения слюногонного алколоида (у другой собаки с нормой пилокарпинового слюноотделения в 15—16 см³ соответствующие цифры составляли 17—18 и 23—28 см³). Введение бульона в двенадцатиперстную кишку, судя по опытам, проведенным на другой собаке, влияет на пилокарпиновую секрецию иначе, чем введение этого вещества в желудок. Здесь введение бульона в двенадцатиперстную кишку усиливало пилокарпиновую секрецию при применении за 30 м. и еще резче при введении за 15 мин. до инъекции пилокарпина, но та же процедура за 6 минут до впрыскивания вызывала, правда, очень незначительное, уменьшение слюноотечения. Можно думать, что раздражение, которое идет с полости желудка или с полости кишки, оказывает различное влияние на состояние центральных аппаратов. Мне представляется совершенно естественным толковать эти факты как результат влияния различного состояния центральных аппаратов на деятельность слюнной железы, причем состояние этих аппаратов в большей мере определяется импульсами с внутренних органов, так же как это давно известно для значения проприорецептивных импульсов в мышечной системе (Шеррингтон). Мы, действительно, наблюдали изменение высшей нервной деятельности под влиянием органорецептивных импульсов, включая сюда изменения, вызываемые сдвигами в состоянии внутренних органов. Для доказательства правильности нашего предположения по отношению к опытам с изменением пилокарпиновой секреции, надо было показать, что кортикальные влияния могут эту секрецию изменять. Это и осуществлено д-ром Гальпериним и Прибытковой, которые показали, что раздражение ротовой полости 0,1% HCl уменьшает пилокарпиновую секрецию очень значительно. Столь же отчетливые результаты получены при исследовании влияния на пилокарпиновую секрецию условных раздражителей на собаках, у которых предварительно были образованы условные слюнные рефлексы. Действие положительного условного раздражителя (метронома) неизменно уменьшало величину пилокарпинового слюноотделения, тормозной условный раздражитель (дифференцировочный метроном) вызывал обратный результат — усиление секре-

ции слюны. В этих опытах отчетливо видно, как изменения состояния нервных приборов (которые, очевидно, как я уже говорил, получают непрерывную информацию в виде импульсов с периферии, меняя все время свое состояние, свою лабильность) изменяют деятельность эффекторов.

На основании этих опытов мы склоняемся к мысли о том, что всякий орган, в том числе секреторные органы, над которыми мы сейчас работаем, непрерывно во время своей деятельности посылает импульсы в центр, и всякое приходящее туда возбуждение встречает здесь уже новую почву. Это уже не тот центр, который был тогда, когда орган только-что начал работать.

До сих пор я излагал данные, которые показывают значение кортикальной иннервации ряда процессов организма, влияние состояния центральных аппаратов как фактора, определяющего характер работы эффекторов и роли рецепции внутренних органов в работе самой центральной нервной системы. Было бы, однако, неправильно понимать работу нервной сети изолированно от другой регуляторной системы организма — системы гуморальных, химических корреляций. Уже несколько лет назад, изучая сложные регуляции деятельности различных органов корой головного мозга, мы с Алексеевым-Беркманом столкнулись со следующим фактом. Если на почке выработать условную связь, а затем почку денервировать, перерезать все видимые связи, смазать крепким карболовым раствором сосуды и мочеточник, то условная связь сохраняется. Она может быть осуществлена и без нервной связи почки со всем организмом. Деятельность денервированной почки ничем почти не отличалась от нормальной. Она была в полной, как будто, связи с организмом, при полном нарушении всей нервной связи. Это естественно ведет к предположению, что центростремительный импульс, дошедший до коры мозга, рефлекторно влияет на какой-то внутрисекреторный орган, который выбрасывает химические продукты.

Для нас было заманчиво проанализировать, каким образом осуществляется тогда такая сложная связь. Косвенно из опытов, которые в свое время были произведены у нас Бородавкиной, возникло предположение, что здесь дело в гипофизе. Идя в этом направлении, сотрудник Ленинградского университета В. Л. Балакина произвела очень сложную работу по выяснению вопроса о том, как же представить себе эту связь, какой внутрисекреторный орган в этом замешан. На собаке с выведенными мочеточниками прослеживалась секреция мочи за два часа. Затем был применен специальный раздражитель в виде звукового сигнала, при котором производилось вливание воды, т. е. повышение гидремии крови. Вливание воды вызвало повышение диуреза. После ряда сочетаний действие звукового агента вызывало значительное повышение мочеотделения в течение двух часов. Образованная временная связь на отдельной деятельности почки была налицо. Правая и левая почки работали согласованно, хотя, как и всегда, наблюдалась небольшая разница между двумя почками.

Затем одна из почек — правая была денервирована и проверена ранее образованная и существовавшая у животного условно-рефлекторная связь. Оказалось, что условно-рефлекторная связь налицо. Кроме того Балакиной удалось выработать новый условный рефлекс и даже условный рефлекс второго порядка.

После изучения этой условно-рефлекторной реакции на денервированной и нормальной почке, мы предприняли операцию нару-

шения деятельности гипофиза по тому методу, который в последнее время разработал А. Д. Сперанский: наложили колечко на гипофиз и затем опять проверили, существует ли теперь условно-рефлекторная реакция на той и другой почке. Оказалось, что на нормальной почке условно-рефлекторная связь целиком сохранилась, а на почке денервированной она совершенно исчезла, и всякие наши воздействия на эту почку как условно-рефлекторного порядка, так и безусловного (напр. с кожи) оказались уже недействительными. Это было настолько демонстративно, что мы можем сказать, что хотя орган в данном случае реагировал на введение воды повышением диуреза, но это осуществлялось как бы в порядке физической системы. Никакой физиологической связи, никакой регуляции, о которой здесь идет речь, больше уже не оказывалось.

Мы имеем здесь указание на стык в этой сложной реакции двух регуляций, несомненно действующих и в нормальных физиологических условиях; путь нервный — это поднимающееся кверху колено, затем спускающееся, очевидно, до гипофиза, а затем гуморальный путь. Раз оба эти пути не действуют, орган становится как бы „физическим“ прибором.

Мы имеем здесь возможность действительно установить влияние гипофиза на деятельность почки, что было уже показано разнообразными работами лабораторий проф. Орбели. Затем мы можем ясно видеть, что гипофиз получает иннервацию, как и все железы внутренней секреции, от каких-то определенных областей головного мозга. Я думаю, что эти опыты подтверждают то, что говорит на основании морфологических исследований проф. Пинес.

Известно, что за последние 10 лет, начиная с замечательных работ Loewi, накопились данные, показывающие, что передача нервных импульсов на эффектор связана с образованием определенных химических веществ. Это показано Леви и рядом других для иннервации сердца, Бринкманом и Даммом для двигательной иннервации желудка, Энгельгардтом для иннервации глаза п. oculomotoris, Бабкиным с сотрудниками для слюнной железы, Фельдбергом с сотрудниками для иннервации надпочечников и слюнной железы, Кэнноном с сотрудниками для ряда внутренних органов. В последнее время сделаны также важные исследования, как будто позволяющие считать химическое вещество, образующееся в концевых аппаратах вегетативной нервной системы, за вещество близкое к ацетилхолину (Леви и Навратил, Дэль, Фельдберг и др.). Нам казалось чрезвычайно важным выяснить, не сопровождается ли передача нервных импульсов в нервных центрах и вегетативных ганглиях также образованием химических веществ, действующих одинаково с соответствующим нервным импульсом. Соответствующая гипотеза была уже в 1925 г. высказана Шеррингтоном и поддержана Брюкке.

Встав на этот путь нам удалось в работе А. В. Риккль показать, что раздражение центрального конца блуждающего нерва и головного конца симпатического нерва вызывает изменение состава оттекающей в этот момент от мозга крови. Если собирать кровь, оттекающую от мозга, по v. jugularis, во время раздражения центрального конца блуждающего нерва и быстро (через 2—4 мин.) ввести ее по направлению к мозгу в a. carotis этой же или другой собаки, то результатом является в ряде случаев замедление и уменьшение дыхательных движений, качественно сходное с тем, которое наблюдается при рефлекторном раздражении п. vagi. Наоборот кровь, собранная во время

раздражения головного конца п. *sympathicus*, вызывает при введении в а. *carotis* такие же сдвиги дыхательной деятельности, как симпатическое раздражение.

Любопытно, что когда эти опыты уже были сделаны, Кибяков привел интересные данные, показывающие образование в симпатических ганглиях вещества, действующего на 3-е веко так же, как раздражение п. *sympathici*. Фельдберг и Дэль, подтвердив этот результат, отождествили образующееся в симпатических ганглиях вещество с ацетилхолином. Дикшит привел данные, показывающие наличие ацетилхолина в вегетативных аппаратах центральной нервной системы, и получил намеки на увеличение содержания этого вещества при центростремительном раздражении блуждающего нерва.

Затем в одной из лекций проф. Орбели мы получили указание, что и он склонен признать изменение состава крови под влиянием нервных импульсов (правда, Л. А. Орбели толкует эти данные несколько иначе). Нам же кажется, что в опытах А. П. Рикклё можно предполагать наличие той химической передачи возбуждения в нервных центрах, о которой сейчас уже много говорят и которая несомненно объединяет в одно целое проблему нервных и гуморальных регуляций.

Когда перед нами реально возникли химические передатчики нервных влияний, эти „вестники возбуждения“, как их в свое время называл Бэйлис, в виде вырабатываемых в ничтожном количестве веществ, то мы встали перед проблемой более точного анализа продуктов такой „миниатюрной секреции“. Затруднение заключается здесь в том, что химическим путем определить эти вещества чрезвычайно затруднительно, их можно определять либо биологическим путем, как мы делали и как делают большинство иностранных исследователей, либо методами современной физики, позволяющей очень деликатными приемами определить ничтожное количество различных веществ.

Ряд наших сотрудников, во главе с проф. Гольденбергом (Ковалева, Несонов, Потапова), предпринял спектрографическое исследование тех жидкостей, в которых должны заключаться вещества, участвующие в химической передаче нервных возбуждений. Для этой цели мы избрали два физиологических препарата: первый тот, который я в свое время разработал и который получил распространение у нас и за границей (работы Кибякова, Фельдберга, Эггльса) — это верхний симпатический шейный узел, снабженный искусственной циркуляцией. Второй объект — это препарат, который я бы назвал препаратом Л. А. Орбели — знаменитый нервно-мышечный препарат с сохраненной и выделенной симпатической иннервацией. Подвергая эти препараты искусственной циркуляции, мы производили спектрографическое с ультрафиолетовыми лучами исследование перфузионной жидкости до и после раздражения симпатического нерва.

Несмотря на технические трудности работ, можно сказать, что спектр раствора Рингера, протекающего через „нормальную“ мышцу, и спектр раствора, протекающего через мышцу после раздражения симпатического нерва, не идентичен. В жидкости, собранной при симпатическом раздражении, наблюдаются затемнения в спектре поглощения, главным образом в ультрафиолетовой части. Эта сторона спектра совсем съедена. Мало того, и ближе к видимой части спектра появились новые полосы поглощения (рис. 2). Такие же изменения в спектре мы имеем и в перфузионной жидкости нервного узла после раздражения преганглионарного волокна.

Когда мы вели эту работу, мы узнали, что такой спектрографический анализ производится и в Льежском университете Бак и Анри. Такие же изменения перфузионной жидкости сердца получаются им при раздражении вагосимпатикуса. Мы не успели из-за кратковременной возможности пользоваться прибором подробно количественно проанализировать спектральные изменения, чтобы представить сдвиги адсорбции в виде кривых. Но мы можем сказать, что, вероятно, здесь имеется появление новых тел фенолового характера—то же самое, что получили Бак и Анри.

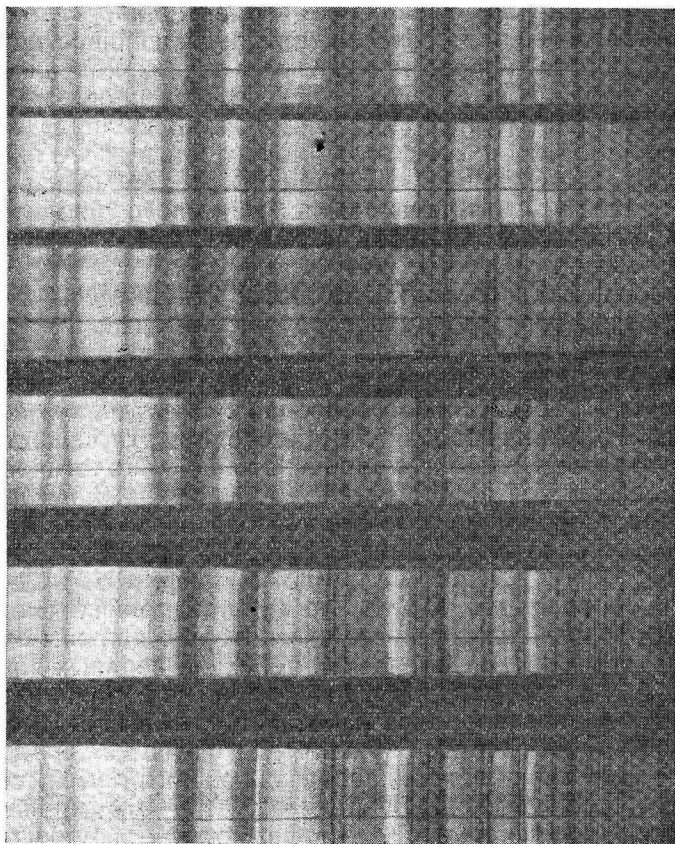


Рис. 2. Спектрограммы в видимой и ультрафиолетовой части: 1 и 2 — Рингеровский раствор. 3 и 4 — Перфузионная жидкость верхнего шейного узла после раздражения предузлового волокна. 5 и 6 — То же — без раздражения узла.

Заканчивая изложение, я хочу подчеркнуть, что перед нами большая область изучения влияний корковых импульсов, т. е. самых высших отделов центральной нервной системы, влияний, которые очевидно касаются всей деятельности организма. Наша задача заключается в том, чтобы уточнить эти влияния, исследовать существующие связи коры со всеми органами, со всеми системами органов; изучить те органорецепции, которые постоянно меняют состояние коры мозга, очевидно вместе с экстраорецептивными комплексами создают всю высшую деятельность коры. И, наконец, исследовать детально интимную природу, механизм этих процессов.

В тех опытах, о которых я сообщал, импульс, достигающий нервного центра периферических органов, вызывает появление каких-то веществ, создает своеобразную саморегуляцию нервной системы, создает особый тонус, как мы обычно выражаемся. На фоне этого тонуса всякое проходящее экстрацептивное раздражение, как бы „разогревает“ эту сложную деятельность, коры мозга, которая обеспечивает наилучшую работу органов.

Наблюдая такие сложные координации в организме, изучая их естественное течение, я пришел к убеждению, что эти сложные зависимости в организме высших животных качественно отличны от таковых у низших животных, а уже тем более не сводимы к простым химическим представлениям. Изучение этих зависимостей в полном виде возможно в том случае, если мы наблюдаем процесс в максимальной сложности и в то же время во всей его физиологической простоте, т. е. если мы работаем над совершенно нормальным животным. Это задача трудная, но я думаю, что физиология должна идти по этому пути.

Я позволю себе в заключение привести слова величайшего естествоиспытателя, врача Роберта Майера из его произведения, написанного в 1845 г. под названием „Органическое движение в его связи с обменом веществ“: „в каждом физиологическом и патологическом процессе играет роль одновременно органологическое и химическое, твердое и гуморальное, нервы и кровь, и таким образом жизненные явления можно сравнить с удивительной музыкой, полной прекрасных созвучий и потрясающих диссонансов; только в совместном действии всех инструментов заключается гармония и, в свою очередь, только в гармонии заключается жизнь“. Этим великим прозрением крупнейшего ученого прошлого я и хочу закончить свое сообщение.

Поступило в редакцию
1 июля 1934 г.

WIRKUNG DER HIRNRINDE AUF DIE GEWEBEPROZESSE

von K. M. Bykow

Aus der Abteilung für allgemeine Physiologie des Instituts der USSR für experimentelle Medizin, Leningrad.

КАК ОТРАЖАЕТСЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ НА РАБОТЕ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ?

Сообщение I. Деятельность коры больших полушарий и работа почек

М. А. Усиевич

Из физиологического отдела Всесоюзного института экспериментальной медицины (Ленинград)

I

Вся работа в лабораториях, заведываемых академиком И. П. Павловым, с того момента, как было приступлено к изучению высшей нервной деятельности, была направлена прежде всего на обнаружение основных законов, управляющих этой деятельностью, а много позднее (последнее десятилетие) чрезвычайно выросло и плодотворно развивается до настоящего времени изучение патологических отклонений от нормальных отношений в коре больших полушарий.

Накопленный многочисленными сотрудниками Ивана Петровича Павлова огромный фактический материал дает в настоящее время полное право поставить, правда, весьма сложный, но и очень важный вопрос о влиянии того или иного определенного состояния коры на всю деятельность организма в целом и в том числе на деятельность внутренних органов.

Из блестящих экспериментов Саппола, (1), мы прекрасно знаем, какое влияние так наз. "эмоции" оказывают на работу внутренних органов.

Целый ряд работ, вышедших из лаборатории проф. Л. А. Орбели [Л. Г. Лейбсон, (2), З. М. Кисель, (3), А. Г. Гинецинский и Л. Г. Лейбсон (4) и др.] с несомненностью подчеркнули значение болевого раздражения, как одной из причин рефлекторной анурии.

Исследования других сотрудников Л. А. Орбели [А. А. Данилов и А. Н. Крестовников (5), А. М. Зимкина и А. А. Михельсон (6), Э. Асратян и Гзгзян (7) и др.] указали на целый ряд экстраренальных факторов (мышечная работа, прием различных веществ), так или иначе изменяющих диурез и другие стороны работы почек.

Целый ряд авторов на людях и на животных установил закономерности в отношении влияния на диурез других факторов, как-то: алколоидов [Дерчинский Г. А. и Сперанская-Степанова, (8), минеральных вод Мебель, (9) и др.], денервации (Г. А. Гачечиладзе, 10), декорткации (А. А. Данилов, 11), удаления мозгового слоя почки (А. А. Михельсон, (12), экстрактов почек (А. А. Линдберг (13), продуктов, полученных из различных эндокринных желез, симпатико- и ваготропных веществ (М. М. Ломиковская, О. М. Лашина, Б. Е. Айзема, Л. Л. Лейбман, Я. П. Пустовар, А. К. Рейфельд, 14, 15) и, наконец, внешних факторов среды (Г. С. Беленький, 16).

Из этого далеко не полного перечня можно судить о том, какое огромное значение в организме придается деятельности почек, сколько внимания и труда направлено на возможно более полное раскрытие сущности работы этого органа.

И потому нет ничего удивительного, что, приступая к постановке проблемы о значении корковой деятельности в работе внутренних органов, мы в первую очередь обратились к изучению работы почек у животного, находящегося под наблюдением по обычной методике условных рефлексов.

Вопрос о связи почек с корой, так блестяще выясненный работами К. М. Быкова (17) и целым рядом его сотрудников, нас интересует в настоящий момент не со стороны возможности образования условного диуреза или задержки последнего, но в совершенно ином аспекте.

Нас интересует вопрос: как ведут себя внутренние органы и в том числе почки, когда мы производим наблюдения над собакой по методу условных рефлексов? Как влияет на работу почек в первую очередь обстановка изолированной камеры, отражается ли и каким образом на деятельности почек факт выработки условных рефлексов?

Что происходит при выработке дифференцировки? Оказывают ли влияние на работу органа искусственно вызываемые нами у животного невротические состояния, что происходит в случае развивающегося гипнотического состояния?

Наконец, имеет ли влияние на работу почек наш обычный терапевтический агент — бромистый натрий?

На перечисленные выше вопросы и попытались мы найти ответы в предпринятом нами экспериментальном исследовании.

Работа нами только начата, и предлагаемый фактический материал, конечно, не может охватить полностью всех поставленных вопросов.

II

Наши опыты велись на собаке с кличкой „Юнона“, 12,5 кг весом, помеси дворняги с крысоловом.

Собака молодая 2-3-летнего возраста, очень живая на свободе, ласковая с хозяином, агрессивная в присутствии хозяина по отношению к посторонним людям, а главным образом — собакам.

2. IX. 33 г. была наложена слюнная фистула левой околоушной железы и вскоре же после операции собаку стали приучать к обстановке изолированной камеры. Собака к станку привыкала с трудом, мясо-сухарный порошок не брала, но как только вместо порошка стали давать нарезанный небольшими кусочками белый хлеб, быстро начала брать еду из поворачиваемой кормушки.

В станке стоит без лямок очень спокойно с установкой на кормушку. Наклеенный баллон для собирания слюны ни разу не сдвигает. Первым раздражителем был применен слабый треск, получаемый от электрического звонка, заключенного в деревянный ящик и подвешенного перед собакой над кормушкой. Очень быстро (со второго раздражения) вырабатывается резкая двигательная положительная пищевая реакция, но слюноотделительный рефлекс, также обнаружившийся (на 10-м сочетании), остается на сравнительно низких цифрах (10—20 делений шкалы за 15 секунд изолированного действия условного раздражителя).

После 30 сочетаний „треска“ с едой был введен новый раздражитель „метроном“ (120 ударов метронома в одну минуту), на который слюноотделительная реакция обнаружилась на 5-м сочетании, и довольно скоро установились такие отношения животного на раздражители, что почти постоянно на более слабый треск, особенно при первом его применении в начале опыта, — а „треск“ всегда приме-

нялся первым в опыте, — мы имели более высокие цифры секреции, чем на более сильный „метроном“.

Приводим протокол одного из опытов за данный период работы:

ТАБЛИЦА 1

Год, мес. число и № оп.	Время дня	Условн. раздраж.	Латент- ный пе- риод	Время изолиров. действ.	Велич. условн. рефл.	Примечание
19. X. 33 г. оп. № 13.	12 ч. 32'	Треск	2"	15"	13	Резкая пищевая реакция Тоже Тоже Тоже
	36'	Метрон.	1"	15"	14	
	40'	Треск.	1"	15"	12	
	44'	Метрон.	4"	15"	11	

26. X. 33 г. собака подверглась операции выведения мочеточников по обычной фистульной методике И. П. Павлова, несколько видоизмененной Л. А. Орбели (18).

Период восстановления после операции несколько затянулся, а кроме того, как только стало возможным продолжать опыты, мы сначала в течение 2 недель (с 23. XI по 5. XII) поставили семь опытов вне камеры с нагрузкой животного водой.

Собака получала 250 $см^3$ воды смешанной с 50 $см^3$ молока; смесь эта выпивалась собакой очень охотно, после чего производился отсчет выделяемой мочи по 5-минутным порциям.

На основании получаемых данных составлялись кривые диуреза.

Усиленное выведение воды обычно начиналось между 15 и 20 минутами после приема жидкости, постепенно усиливаясь, достигало максимум к концу первого часа, а затем или постепенно, или довольно круто падало к исходным величинам. Ниже мы приводим данные некоторых типичных опытов (табл. 2).

Обычно за время наблюдения, т. е. за 2 часа с небольшим, общее количество выведенной жидкости составляло величину почти одну и ту же во всех 7 опытах, а именно: от 254 до 276 $см^3$. Исключение составляют опыт 26. XI, когда собака вывела 374 $см^3$ и опыт 29. XI, когда было выведено 327 $см^3$.

Приводим в виде диаграммы (рис. 1) результаты вышеприведенных опытов 23, 27 и 28. XI.

В этой и следующих диаграммах по оси абсцисс отложено время в минутах, а по оси ординат — число $см^3$ мочи за каждые 5 минут.

После этих предварительных наблюдений, показавших нам величину и характер диуреза в зависимости от водной нагрузки, мы перевели собаку для наблюдений в изолированную камеру, где с первого же опыта вели работу следующим образом: приведенная в камеру собака получала сразу 300 $см^3$ водно-молочной смеси и съедала небольшое количество белого хлеба в кормушке; затем животному наклеивался собирающий слюну баллон, подвязывалась воронка для собирания мочи, после чего собака закрывалась в камере.

Для учета выделяемой мочи нами был сконструирован приборчик, аналогичный тому, который имеется при слюнописце Е. А. Ганике: 2 платиновых электрода, соединенных проводами со слюнописцем, укреплялись над воронкой на пробке, закрывающей обыкновенную стеклянную банку.

В эту маленькую металлическую воронку стекала по каплям моча из другой (большой) стеклянной воронки, подвешенной к животу собаки против отверстия мочеточников. Каждая капля мочи обязательно вначале падала на вышеуказанные электроды; будучи электро-

ТАБЛИЦА 2
Опыт 23/XI 1933 г.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV	XXVI	XXVII
Число см ³ за каждые 5 минут	2	0,5	0,5	3	8	7	15	10	18,5	15	15	15	15	30	25	13	10	7	10	10	10	7	9	3	2	2	3

Опыт 27/XI 1933 г.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV	XXVI	XXVII
Число см ³ за каждые 5 минут	2	0	0	2	6	9	13	13	25	17	13	16	24	10	20	14	17	10	13	10	10	8	6	6	5	3	1

Опыт 28/XI 1933 г.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV	XXVI	XXVII
Число см ³ за каждые 5 минут	2	1	6	6,5	10	12	16	21	17	19	16	16	16	15	15	9	8	7,5	6	3	3	3	3	2	1	0,5	—

литом, моча замыкала в цепи ток, что отмечалось рычажком слюнописца на вращающемся закопченном барабане.

Отмечая особым воздушным приводом к рычажку слюнописца определенные (2-минутные) промежутки времени, мы легко по окончании опыта могли подвести итоги за каждый 2-минутный промежуток (в каплях мочи). А путем непосредственного измерения выделенной в стеклянную банку за все время наблюдения жидкости (мочи) фиксировать величину диуреза за каждый опытный день.

Необходимо добавить еще, что в целях соблюдения единства условий опыта мы держали собаку на весьма определенном водно-пищевом режиме.

Наше животное получало за время опыта 300 см³ жидкости и 200—250 г белого хлеба; опыт ставился обычно в одно и то же время — от 12 до 13 часов.

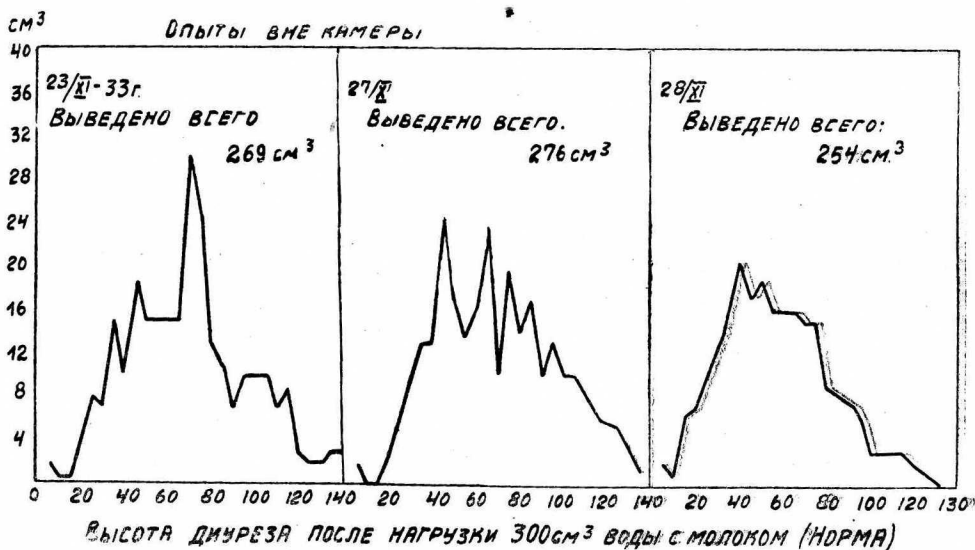


Рис. 1.

Кроме того, в 16 часов собака получала еще 200 г белого хлеба и 400 см³ молока. При таком режиме животное сокращало свой вес весьма постоянным, с небольшой тенденцией даже к повышению. Аппетит у собаки был очень хороший, собака обычно очень быстро прибегала в камеру, сама вскакивала на станок и в первый период работы в течение всего опыта, тянувшегося около 1½ часа, стояла в бодрой, живой позе.

В целях равномерного распределения указанного выше количества хлеба мы применяли в течение опыта не более 8 положительных раздражителей, разделенных друг от друга 10-минутной паузой.

Таким образом с того момента, как собака выпивала воду с молоком и до окончания опыта обычно проходило 90 минут — срок, вполне достаточный, по нашим наблюдениям, для окончания повышенного диуреза при описанных условиях.

Первые же произведенные нами наблюдения показали, что несмотря на резко выраженное положительное отношение животного к экспериментальной обстановке (в изолированной камере) диурез резко падает.

Так в первом опыте 4. XII собака за 1½ часа наблюдения, выпив:

200 см^3 воды с молоком, вывела всего 20 см^3 , в опыте 7. XII, выпив 300 см^3 , вывела 86 см^3 ; в опыте 8. XII также после приема 300 см^3 вывела всего 78 см^3 , причем характер диуреза в миниатюре повторял приведенные нами выше данные о диурезе вне камеры (табл. 3).

Чтобы выяснить причину столь резкого падения диуреза, мы поставили 2 контрольных опыта вне камеры: первый — 5. XII, т. е. на другой день после первого опыта с собакой в камере. Этот опыт мы провели аналогично первоначальному, дав собаке 300 см^3 воды с молоком и наблюдая за диурезом в последующий период времени.

Собака реагировала на эту водную нагрузку типичным образом, закончив повышенный диурез к концу второго часа с максимумом в 27 см^3 на 50-й минуте от приема воды и с общим количеством выведенной жидкости в 254 см^3 .

Но когда мы поставили опыт по-другому, а именно, когда после приема 300 см^3 жидкости собака получила в течение следовавших 1,5 часов 250 г белого хлеба, разделенного на 9 равных порций и скормленного собаке через 10-минутные промежутки, то прежде всего диурез резко оборвался уже к 80 минутам, а общее количество выведенной жидкости было уменьшено ровно вдвое, если сравнить полученное общее количество жидкости за этот опыт, равное 144 см^3 , со средним количеством жидкости, выведенной по данным 7 опытов с 23. XI до 5. XII, в среднем равным 288 см^3 .

Совершенно ясно, что одной из причин пониженного диуреза является то изменение в опыте, какое нами введено в форме скормливания порциями в 200—250 г белого хлеба.

Однако, следует отметить, что величина диуреза в изолированной камере никогда не достигала этой величины в 144 см^3 , полученной в опыте, поставленном вне камеры, поэтому, мы должны заключить, что вся обстановка камеры, очевидно, действует резко задерживающим образом на выведение воды почками.

Среднее из 48 опытов за этот период работы количество выводимой мочи в среднем за опыт равнялось 72 см^3 . Конечно, от этой средней бывали отклонения в ту и другую сторону; однако, при ближайшем анализе удавалось установить и причины таких отклонений. Об этом мы будем говорить в дальнейшем.

Всю более чем полугодовую работу с собакой (с 23. XI. 33 г. по 23. VI. 34 г.) можно разбить на три довольно резко друг от друга отличающихся периода:

Первый — от 23. XI. 33 г. до 20. III. 34 г., когда у собаки было констатировано начало течки, второй период — от начала течки с 20. II до 19. IV, когда было приступлено к бромированию, и третий — от 19. IV до 23. VI — опыты с бромированием.

Прежде всего для сравнения приведем средние величины диуреза за II и III периоды.

За первый период средняя величина диуреза равнялась 72 см^3 , за второй — средние данные из общего числа в 36 опытов показывают еще большее снижение, а именно 43 см^3 , а за третий мы имеем из общего числа 44 опыта в среднем 64 см^3 — вновь значительное увеличение, почти полный возврат к средним данным первого периода.

Такие колебания в средней величине диуреза за длительные (двухмесячные) отрезки времени, конечно, не случайного характера. Эти колебания являются несомненно отражением того состояния, в котором находилось животное в тот или другой момент наблюдения.

ТАБЛИЦА 3

Число 4-мин. промеж.	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Число капель за каждые 4 минуты	15	45	48	54	66	90	135	110	160

Пользуясь одновременно с наблюдением за диурезом и методом условных рефлексов, мы, как нам кажется, смогли расшифровать и причину вышеописанных явлений. К анализу фактов в свете учения об условных рефлексах мы теперь и перейдем.

III

В виду того, что между опытами в изолированной камере до и после операции выведения мочеточников прошло 40 дней, мы решили на первых порах работать на совпадающих рефлексах, лишь время от времени вставляя опыты с отставленными на 15" условными раздражителями.

Как оказалось, существенного значения для высоты диуреза такой переход не имел. Так, например, в опыте 21. XII, проведенном на совпадающих рефлексах, мы имели общую величину диуреза, равную 76 см^3 , а в опыте 22. XII, проведенном на отставленных рефлексах, величина диуреза была равна 74 см^3 , хотя, правда, этот переход отразился на следующем опыте, так как 23. XII величина диуреза упала до 43 см^3 , а 25. XII была уже близкой к среднему уровню, а именно 69 см^3 .

В дальнейшем мы уже, не прерывая, работали с отставленными условными раздражителями, причем до 2. I. 34 г. применяли только два чередующихся друг с другом старых раздражителя: „треск“ и „метроном“.

ТАБЛИЦА 4

№ оп. год, мес. и число	Время дня	Условн. раздраж.	Время изолиров. действ.	Латент- ный пе- риод	Велич. условн. рефл.	Примечание
1. I. 34 г. оп. № 33.	13 ч. 32'	Треск	15"	1"	16	Резко пищевая реакция, ест жадно
	42'	Метрон.	15"	8"	2	В паузе бодра, живая пищевая реакция, ест жадно
	52'	Треск.	15"	4"	12	То же
	14 ч. 02'	Метрон.	15"	4"	8	На метроном-резкая пищева- вая реакция
	12'	Треск	15"	6"	9	То же
	22'	Метрон.	15"	3"	8	В паузе скулит, вертится
	32'	Треск	15"	6"	7	То же поведение
	42'	Метрон.	15"	12"	2	То же

Примеч. Величина диуреза — 68 см^3

ОПЫТ 8. XII:

X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX
127	155	135	105	75	45	30	24	21	15	6

Применение дифференцировочного метронома (60 ударов метронома в одну минуту) в середине между первыми и вторыми членами раздражителями, не вызвав слюноотделительного эффекта, отразилось резко на последующей высоте условных раздражителей, причем особенно сильно пострадал положительный метроном (обычное тормозное последствие), который снизился до нуля.

Наоборот, величина диуреза в этом опыте поднялась до 98 см³; это явление положительного воздействия тормозного раздражителя на диурез держалось еще 2 опытных дня, когда дифференцировочный метроном, примененный на других местах между положительными раздражителями давал небольшой секреторный эффект, а затем это воздействие исчезало.

Дифференцировка же с 4-го опыта стала прочно нулевой.

ТАБЛИЦА 5

№ оп. год, мес. и число	Время дня	Условн. раздраж.	Время изолиров. действ.	Латент- ный пе- риод	Велич. условн. рефл.	Примечание
2. I. 34 г. оп. № 34.	1 ч. 16'	Треск	15"	2"	12	Резкая пищевая реакция
	26'	Метроном. 120	15"	8"	5	То же самое
	36'	Треск	15"	7"	8	То же
	46'	Метроном. 120	15"	9"	4	То же
	56'	Метроном. 60	15"		0	Ориентировочная и слабая пищевая реакция (по окончании действия раздражителя)
	13 ч. 06'	Треск	15"	8"	6	Обычная пищевая реакция
	16'	Метроном. 120	15"		0	Слабая пищевая реакция, ест вяло
	26'	Треск	15"	12"	2	Более живая реакция, ест жадно
	36'	Метроном. 120	15"		0	Живая пищевая реакция, ест жадно

Величина диуреза — 98 см³

4. I. 34 г. оп. № 35	11 ч. 56'	Треск	15"	3"	9	Резкая пищевая реакция
	12 ч. 06'	Метроном. 120	15"	2"	8	То же
	16'	Метроном. 60	15"	8"	2	Только ориентировочная реакция
	26'	Треск	15"	4"	8	Резкая пищевая реакция
	36'	Метроном. 120	15"	6"	6	Слабая пищевая реакция, ест жадно

№ оп. год, мес. и число	Время дня	Условн. раздраж.	Время изолиров. действ.	Латент- ный пе- риод	Велич. условн. рефл.	Примечание
4. I. 34 г. оп. № 35 (продолж.)	46'	Треск	15"	6'	7	Постепенно нарастающая пищевая реакция, ест жадно Живая пищевая реакция Слабая пищевая реакция Тоже
	56'	Метрон. 120	15"	7"	4	
	13 ч. 06'	Треск	15"	7"	5	
	16'	Метрон. 120	15"	7"	3	

Величина диуреза — 80 см³

5. I. 34 г. 7 п. № 36	12 ч. 21'	Метрон. 60	15"	4"	5	Ориентировочн. и слабая пищев. реакция Живая пищевая реакция Резкая пищев. реакция То же самое То же самое Тоже Тоже Тоже Слабая пищевая реакция
	31'	Треск	15"	3"	10	
	41'	Метрон. 120	15"	2"	11	
	51'	Треск	15"	2"	12	
	13 ч. 01'	Метрон. 120	15"	3"	11	
	11'	Треск	15"	4"	9	
	21'	Метрон. 120	15"	7"	7	
	31'	Треск	15"	7"	5	
	41'	Метрон. 120	15"	13"	1	

Величина диуреза — 80 см³

7. I. 34 г. № 37	12 ч. 05'	Треск	15"	7"	9	Живая пищевая реакция Ориентировочн. реакция Живая пищевая реакция Ориентиров. и слабая пищевая реакция Вторую полов. паузы дремлет, ест жадно Бодра, ест охотно Под конец паузы закрывает глаза, ест жадно Живая пищевая реакция Тоже
	15'	Метрон. 120	15"	—	0	
	25'	Треск	15"	8"	4	
	35'	Метрон. 120	15"	9"	5	
	45'	Треск	15"	9"	3	
	55'	Метрон. 120	15"	12"	3	
	13 ч. 05'	Треск	15"	6"	4	
	15'	Метрон. 120	15"	13"	1	
	25'	Треск	15"	11"	2	

Величина диуреза — 31 см³

8. I. 34 г. оп. № 38	13 ч. 46'	Треск	15"	4"	13	Резкая пищевая реакция Стоит отвернувшись Живая пищевая реакция Тоже
	56'	Метрон. 120	15"	—	0	
	14 ч. 06'	Треск	15"	8'	8	
	16'	Метрон. 120	15"	6"	9	

№ оп. год, мес. и число	Время дня	Условн. раздраж.	Время изолиров. действ.	Латент- ный пе- риод	Велич. условн. рефл.	Примечание
8. I. 34 г. оп. № 38 (продолж.)	26'	Треск	15"	4"	7	В паузе временами закрывает глаза Живая пищевая реакция В паузе дремлет, но на треск резкая пищев. реакция В паузе бодр В паузе изредка за- крывает глаза; на треск слабая пище- вая реакция
	36'	Метрон. 120	15"	7"	9	
	46'	Треск	15"	12"	3	
	56'	Метрон. 120	15"	8"	8	
	15. ч. 06'	Треск	15"	11"	7	

Величина диуреза — 76 см³

В дальнейшем, убедившись в постоянстве абсолютной дифференцировки и в отсутствии резких колебаний в высоте диуреза, мы перешли к выработке новых положительных раздражителей, одновременно прекратив применение тормозного раздражителя.

В течение двух дней подряд (14 и 15 января) мы применили в качестве раздражителя ритмические зажигание и затухание (24 раза в минуту) электрической лампочки в 15 в.

Действие этого раздражителя на собаку было такое сильное, что в момент его применения собака еды не брала и начинала есть только по прекращении раздражения, да и то „с оглядкой“.

В то же время на обычные старые раздражители была вполне нормальная реакция с довольно приличным секреторным эффектом: на треск мы имели 5 и 10 делений, на метроном 11 и 6 делений. Диурез же поднялся до высоты в 105 см³.

Так как на следующий день повторились аналогичные явления уже в слабой степени и с той лишь разницей, что метроном под конец упал до нуля, а диурез вернулся к обычному уровню — 69 см³, мы вернулись к старой системе раздражителей с дифференцировочным метрономом между положительными раздражителями.

Этот переход, вначале сказавшийся на диурезе отрицательно (в опыте № 43 от 16/I высота диуреза достигла лишь 45 см³), в дальнейшем обнаружит резкое благоприятное действие на диурез. Так в опыте 17/I высота диуреза равна 72 см³, в опыте 19/I — 62 см³, 20/I — 72 см³, 21/I — 90 см³, 23/I — 121 см³, 25/I — 90 см³, 26/I — 120 см³, 27/I — 172 см³ и опыте 28/I — 118 см³.

При этом высота условных рефлексов была обычной, а дифференцировка постоянно нулевой.

В качестве примера приводим протокол опыта от 27/I.

ТАБЛИЦА 6

№ оп. год, мес. и число	Время дня	Условн. раздраж.	Время изолиров. действ.	Латент- ный пе- риод	Велич. условн. рефл.	Примечание
27. I. 34 г. оп. № 51	12 ч. 26'	Треск	15"	7"	5	Резкая пищевая реакция Немного сонлива, резкая пищевая реакция
	36'	Метрон. 120	15"	4"	8	

№ оп. год, мес. и число	Время дня	Условн. раздраж.	Время изолиров. действ.	Латент- ный пе- риод	Велич. условн. рефл.	Примечание
27. I. 34 г. оп. № 51 (продолж.)	46'	Метрон. 60	15"	—	0	Резкая ориентиро- вочная реакция
	56'	Треск	15"	2"	11	В паузе иногда за- крывает глаза; резкая
	13 ч. 06'	Метрон. 120	15"	4"	7	пищевая реакция Бодра, живая пи- щевая реакция
	16'	Треск	15"	3"	11	То же
	26'	Метрон. 120	15"	4"	8	Бодра, ест жадно
	36'	Треск	15"	4"	9	То же самое
	46'	Метрон. 120	15"	8"	4	То же самое

Величина диуреза — 172 см³

Когда мы на фоне такого высокого диуреза вновь прекратили применение дифференцировочного раздражителя и ввели новый положительный раздражитель — „бульканье“, то в первые дни, помимо резкого падения рефлексов (слюнных), мы получили одновременно и резкое снижение диуреза с последующим, правда, некоторым повышением. Однако, при дальнейшем систематическом применении нового положительного агента никогда уже впоследствии диурез не достигал столь высокого уровня, какого он достиг в опыте 27/I.

Мы имели, как ближайший результат применения нового положительного агента, следующие данные: при первом применении „бульканья“ в опыте 29/I величина диуреза была равна 110 см³, при втором — в опыте 31/I — 40 см³, при дальнейших: в опыте 2/II — 60 см³, 3/II — 11,5 см³, 4/II — 89 см³, 7/II — 95 см³, 8/II — 63 см³, 9/II — 73 см³, 10/II — 73 см³, 11/II — 86 см³, 13/II — 89 см³ и 14/II — 71 см³.

Подобно тому, как при первом применении „мигающего света“, собака и на „бульканье“ вначале реагировала отказом в момент раздражения от еды; однако, с третьего опыта эта реакция исчезает; на раздражитель начинает образовываться секреторный рефлекс, восстанавливаются упавшие было старые условные рефлексy, а вместе с тем частично вырастает и величина диуреза.

Для примера приведем протокол опыта от 9/II.

ТАБЛИЦА 7

№ оп. год, мес. и число	Время дня	Условн. раздраж.	Время изолиров. действ.	Латент- ный пе- риод	Велич. условн. рефл.	Примечание
9. II 34 г. оп. № 60	12 ч. 27'	Треск	15"	4"	6	Живая пищевая реакция
	37'	Бульканье	15"	4"	5	Ориентировочная и живая пищевая ре- акция
	47'	Метрон. 120	15"	3"	6	Бодра, резкая пи- щевая реакция
	57'	Бульканье	15"	4"	6	Ориентиров реакция, смотрит затем в сто- рону, откуда раз- дается треск; ест жадно
	13 ч. 07'	Треск	15"	2"	8	Бодра, живая пи- щевая реакция

№ оп. год, мес. и число	Время дня	Условн. раздраж.	Время изолиров. действ.	Латент- ный пе- риод	Велич. условн. рефл.	Примечание
9. II. 34 г. оп. № 60 (продолж.)	17'	Бульканье	15"	3"	6	При звуке смотрит поочередно в сторону бульканья, метронома и треска, ест жадно Обычная пищевая реакция Пищевая реакция, но еды не берет, пока не вхожу в камеру
	27'	Метрон. 120	15"	4"	4	
	37'	Бульканье	15"	8"	3	

Величина диуреза — 73 см³

Когда на фоне только-что описанного состояния деятельности коры больших полушарий мы ровно через месяц после первой пробы, т. е. 15 февраля, вновь применили в качестве положительного условного раздражителя ритмическое вспыхивание и затухание электрической лампочки, то в противоположность первой пробе действие этого раздражителя на диурез оказалось резко угнетающего характера и что особенно показательно, это обрывистое падение выведения мочи именно произошло почти сразу же после первого в опыте применения такого „мигающего света“; и это произошло несмотря на то, что в первой половине опыта диурез очень резко возростал. Приводим данные о диурезе за этот опытный день 15/II (табл. 8).

300 см³ жидкости было выпито собакой в 12 ч. 05', в первый раз в опыте „мигающий свет“ был применен в 12 ч. 41', т. е. через 36 минут или через IX 4-минутных промежутков. Общее количество выведенной за опыт мочи оказалось равным всего 20 см³.

Правда, на другой день высота диуреза поднялась в 5 1/2 раз, достигнув 110 см³ за опыт; однако, такое большое количество выведенной жидкости было однократным, происходило на фоне отказа животного от еды (вместо 250 г хлеба собака съела всего 140 г), почти все рефлексy упали до нуля, и у собаки, в особенности к концу опыта, начало развиваться гипнотическое состояние. В дальнейшем у собаки обнаружилась течка и наступил тот период работы, когда мы имели в течение 2-месячного срока очень низкий уровень выведения мочи.

На основании полученных нами данных в первом периоде мы приходим к следующему заключению.

1) введение тормозного раздражителя в общую систему условных раздражителей оказывает на работу почки длительное положительное влияние в той фазе, когда торможение хорошо концентрировано. Этот факт находится в полном согласии с данными школы К. М. Быкова (С. И. Гальперин, 19), когда применение дифференцировки на фоне спонтанной саливации от пилокарпина неизменно повышало уровень секреции в последующий за применением дифференцировки промежуток времени.

2) В противоположность вышеизложенному применение новых положительных раздражителей если и может иметь иногда при первом или повторном (втором) раздражении усиливающий диурез эффект, однако, как правило, при дальнейшем применении влияет длительно

ТАБЛИЦА 8. ОП

Число 4-мин. промеж.	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Число капель за каждые 4 минуты	0	3	32	28	30	40	50	40	42

снижающим образом на диурез. Такое же действие положительных раздражителей на работу слюнной железы при введении пилокарпина видел на своих животных С. И. Гальперин (19).

Исходя из представлений о работе коры больших полушарий, установленных И. П. Павловым (20), механизм описанных явлений рисуется нам в следующем виде: положительная индукция, возникающая при применении хорошо концентрированного тормозного раздражителя, усиливает работу внутренних органов (почка, слюнная железа), тогда как отрицательная индукция от применения положительных агентов действует угнетающим образом.

Совсем другой оказывается работа почки на фоне того особого состояния организма, каким является период течки.

Уже из данных Е. М. Крепса (21) мы знаем, что под влиянием течки у собаки падают условные рефлексы, животные отказываются от еды и у них развивается типичное гипнотическое состояние.

Как известно, последнее есть результат разлитого торможения в коре больших полушарий. И, повидимому, такое иррадиированное тормозное состояние влияет на диурез совершенно иным образом, чем концентрированное торможение, а именно резко этот диурез снижает.

Течка у нашей собаки, не оказав вначале, правда, особенно резкого угнетающего влияния на величину условных рефлексов, обнаружила главным образом свое угнетающее влияние на вегетативные функции организма, в частности на диурез, так как в течение всего периода от начала течки 20/II до ее видимого окончания 9/III и в течение длительного периода в дальнейшем, т. е. до 19/IV, когда начато было систематическое бромирование собаки, диурез все время оставался на очень низком уровне.

Что в данном случае не имело значения применение нового раздражителя („мигающего света“), доказывается, по нашему мнению, во-первых, наличием низкого уровня выведения воды почками даже в то время, когда „свет“ сделался активным, вызывающим слюнную секрецию агентом; во-вторых, мы имели чрезвычайно низкие цифры диуреза у собаки после водной нагрузки в общем лабораторном помещении, где условные раздражители не применялись вовсе; цифры выведения жидкости оставались чрезвычайно низкими.

И такой низкий уровень диуреза отмечался, несмотря на частичный отказ собаки от еды (животное обычно вместо порции в 250 г съедало и то неохотно от 100 до 150 г) и даже, несмотря на добавочную порцию воды, даваемую собаке вне опыта.

Наконец, это депримирующее влияние течки проявилось еще в том, что даже у себя в клетке собака не доедала обычной своей суточной порции еды, хотя оставалась внешне бодрой и здоровой.

Так, во время течки 7/III собака в общем лабораторном помещении, где она ранее давала высокие цифры диуреза (напр. 144 см³—оп. 9/XII), вывела после водной нагрузки в 300 см³ всего 33 см³, а в опытах 11/III, 13/III и 14/III в тех же условиях вывела соответственно: 23 см³, 33,5 см³ и 21 см³.

ЫТ № 65. 15. II.

X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX
60	70	86	58	50	54	30	36	23	15	7

Ниже мы приводим один из протоколов, характеризующих данный период (табл. 9) и диаграмму (рис. 2), характеризующую диурез в опытах 7/III, 11/III, 13/III и 14/III.

см³ Опыты вне изолированной камеры

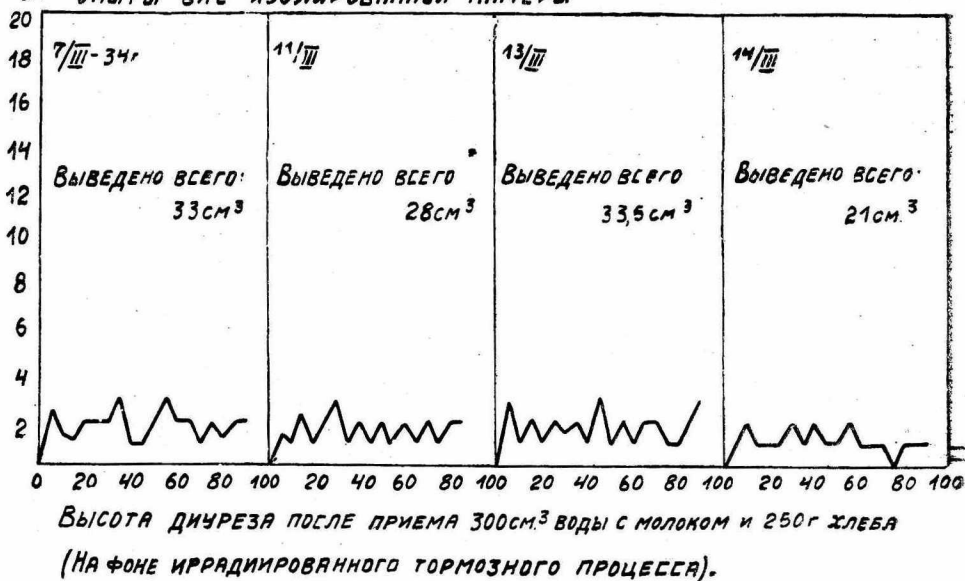


Рис. 2.

ТАБЛИЦА 9

Год, мес. число и № оп.	Время дня	Условный раздражит.	Время изолир. действ.	Латентн. период	Время условн. рефлекса	Примечание
16/III оп. 83.	12 ч. 49'	Треск	15"	4"	7	Обычная пищевая реакция
	59'	Бульканье	15"	8"	4	Живая пищевая реакция
	13 ч. 09' 19'	Метрон. 120	15"	7"	5	Тоже
		Свет	15"	7"	3	Слабая пищевая реакция
	29'	Треск	15"	3"	10	Обычная пищевая реакция
	39'	Бульканье	15"	7"	4	Тоже
	49'	Метрон. 120	15"		0	В паузе закрывает глаза; на метроном
	59'	Свет	15"	13"	1	слабая пищевая реакция, ест вяло Стоит в паузе бодрее, на свет очень слабая пищевая реакция, ест довольно охотно

Величина диуреза — 37 см³

IV

В дальнейшем, несмотря на то, что от момента окончания течки проходило все больше и больше времени, и что мы уже ничем не нарушали условий опыта, тормозное состояние углублялось, пока, наконец, не захватило в резкой степени и условно-рефлекторную деятельность: условные рефлексы упали до нуля, еще чаще собака отказывалась от еды. Как пример, можно привести опыт 31/III.

ТАБЛИЦА 10

Год, мес. число и № оп.	Время дня	Условный раздражит.	Время изолир. действ.	Латентн. период	Время условн. реф-са	Примечание
31/III Оп. № 90.	12 ч. 38'	Треск	15"	—	0	Слабая пищевая реакция, ест охотно
	48'	Бульканье	15"	—	0	В паузе вялая поза, пищевая реакция живая
	58'	Метрон. 120	15"	8"	2	Немного бодрее, живая пищевая реакция
	13 ч. 08'	Свет	15"	—	0	Вялая поза, очень слабая пищевая реакция
	18'	Треск	15"	—	0	Тоже
	28'	Бульканье	15"	—	0	Тоже, съедает не всю порцию
	38'	Метрон. 120	15"	—	0	Тоже; начала есть через 25" по прекращении раздражителя, ест очень вяло
	48'	Свет	15"	—	0	Тоже; на свет слабая ориентировочная реакция, еды не берет

Величина диуреза — 37 см³, вместо 250 г белого хлеба съела 150 г.

Чтобы успешно бороться с этим, ставшим уже упорным, гипнотическим состоянием, мы попытались применить хорошо испытанное в этом смысле средство — введение бромистого натра.

Не останавливаясь на описании деталей всех произведенных опытов, направленных к подысканию оптимальной дозы, укажем лишь на тот факт, что та доза бромистого натра, которая не разгоняла гипнотического состояния, не оказывала и положительного влияния на диурез.

В конечном итоге мы остановились на ежедневной дозе бромистого натра в 1,0 г, которую впервые применили 19/IV.

Высота диуреза изменялась с этого дня следующим образом:

ТАБЛИЦА 11

Дни применения бромист. натра	I	III	IV	V	VIII	IX	X	XI	XII	XVI
	19/IV	21/IV	22/IV	23/IV	26/IV	27/IV	28/IV	29/IV	30/IV	4/IV
Величина диуреза в см ³	28	37	80	25 ¹	100	75	68	96	100	116

¹ Опыт был поставлен на 2,5 часа позднее обычного.

С 5 мая мы прекратили введение бромистого натра. Как видно из ниже приводимой таблицы, влияние бромирования сказалось в течение 15-дневного периода, а затем снова наступило ухудшение.

ТАБЛИЦА 12

Дни после отмены бром. натра	I	III	IV	VI	VII	IX	X	XI	XII	XV	XVI	XVII
	5/V	7/V	8/V	10/V	11/V	13/V	14/V	15/V	16/V	19/V	20/V	21/V
Величина диуреза в $см^3$	52 ¹	75	45 ¹	69	70	65	60	64	52	83	28	55

Новое бромирование, начатое с 23/V, сразу же вновь повысило диурез.

Дни применения бром. натра	I	III	IV	VII	IX	X
	23/V	25/V	26/V	29/V	31/V	1/VI
Величина диуреза в $см^3$	75	135	120	90	84	100

Дни после от- мены NaBr	I	II	VI	VII	VIII	XII	XIII
	2/VI	3/VI	7/VI	18/VI	9/VI	13/VI	14/VI
Величина диу- реза в $см^3$. .	21	11	66	71	46	24	23

Дни приме- нения NaBr	I	II	III	IV
	16/VI	17/VI	19/VI	20/VI
Величина диу- реза в $см^3$. .	78	73	138	70

В параллель с этими столь резко повторяющимися с одинаковыми результатами данными мы имеем следующие изменения в поведении собаки: прежде всего собака настолько заметней стала положительно относиться к еде, что об этом нам сообщал даже ухаживающий за животным служитель. По его словам: „собака теперь ест ладно“.

Далее возросли эффекты от условных раздражителей. Наконец, поставленная для контроля в общее лабораторное помещение собака в опыте 27/V, получив 300 $см^3$ воды с молоком, а затем 9 равных порций (всего 250 г) хлеба вывела 138,5 $см^3$, а в опыте 28/V при нагрузке одной водой с молоком в количестве 300 $см^3$ вывела за тот же период 285 $см^3$.

Когда же в первой половине июля после 13-14 дней без брома собака в камере выводила всего 24-23 $см^3$ (см. опыты 13 и 14/VI в таблице), то и вне камеры, получив 15/VI—300 $см^3$ воды с молоком и те же 250 г белого хлеба, собака вывела только 40 $см^3$.

В качестве иллюстрации к сказанному приводим ниже протоколы опытов (табл. 13) и диаграмму (рис. 3).

¹ Опыт поставлен на 3 часа позже обычного.

ТАБЛИЦА 13

Год, мес., число № оп.	Время дня	Условный раздражит.	Время изолир. действ.	Латентн. период	Время условн. рефлекса	Примечание
11-й раз дается NaBr в дозе 1,0 г. В данном опыте бром дан за 60' до начала опыта						
30/V, оп. № 111	13 ч. 17 м.	Треск	15"	6"	5	Резкая пищевая реакция, ест жадно
	27 м.	Бульканье	15"	2"	6	То же
	37 м.	Метрон. 120	15"	7"	4	"
	47 м.	Свет	15"	8"	3	"
	57 м.	Треск	15"	6"	4	"
	14 ч. 07 м.	Бульканье	15"	8"	4	В паузе тянется к тому месту, откуда слышится треск, виляет хвостом, ест жадно
	17 м.	Метрон. 120	15"	8"	1	В паузе бодра; на метроном живая пищевая реакция
	27 м.	Свет	15"	11"	1	То же

Величина диуреза — 100 см³, съела всю порцию корма

Бром не дается 16 дней

20/V, оп. № 123	12 ч. 35 м.	Треск	15"	4"	4	Обычная пищевая реакция
	45 м.	Бульканье	15"	5"	3	Резкая пищевая реакция, ест неохотно
	55 м.	Метрон. 120	15"	—	0	Ориентир. реакция, почти не ест
	13 ч. 05 м.	Свет	15"	—	0	Очень слабая пищевая реакция
	15 м.	Треск	15"	7"	1	То же, ест охотно
	25 м.	Бульканье	15"	—	0	То же
	35 м.	Метрон. 120	15"	—	0	Ест по прекращении раздражителя
	45 м.	Свет	15"	—	0	Очень слабая пищевая реакция. Ест охотно

Величина диуреза — 25 см³, вместо 250 г съела 150 г

7-й день дается бром в дозе 1,0 г. В этом опыте бром введен за 50' до начала опыта						
19/V, оп. № 128	13 ч. 49 м.	Треск	15"	3"	9	Резкая пищевая реакция
	59 м.	Бульканье	15"	2"	12	То же, ест жадно
	14 ч. 03 м.	Метрон. 120	15"	4"	8	Бодра, та же реакция
	19 м.	Свет	15"	4"	9	То же
	29 м.	Треск	15"	4"	8	"
	39 м.	Бульканье	15"	4"	9	"
	49 м.	Метрон. 120	15"	8"	4	"
	59 м.	Свет	15"	4"	8	"

Величина диуреза — 90 см³, съела всю порцию корма

Год, мес., число, № оп.	Время дня	Условный раздражит.	Время изолир. действ.	Латентн. период	Время условн. рефлекса	Примечание
13-й день как отменен бром						
14/V, оп. № 139	12 ч. 49 м.	Треск	15"	6"	6	Резкая пищевая реакция
	59 м.	Бульканье	15"	12"	1	В паузе попытки освободиться от лямок
	13 ч. 09 м.	Метрон. 120	15"	13"	1	То же поведение
	19 м.	Свет	15"	7"	2	Бодра, ест жадно
	29 м.	Треск	15"	—	0	В паузе спит, ест охотно
	39 м.	Бульканье	15"	—	0	Дремлет, ест охотно
	49 м.	Метрон. 120	15"	—	0	Спит, еду не берет
	59 м.	Свет	15"	—	0	Спит, ест вяло

Величина диуреза — 23 см³

Подтверждением высказанному нами выше предположению об угнетающем действии на диурез иррадиированного тормозного процесса, как нам кажется, служит последняя серия наблюдений, относящаяся к тому моменту, когда в конце июня мы в третий раз применили бромирование собаки.

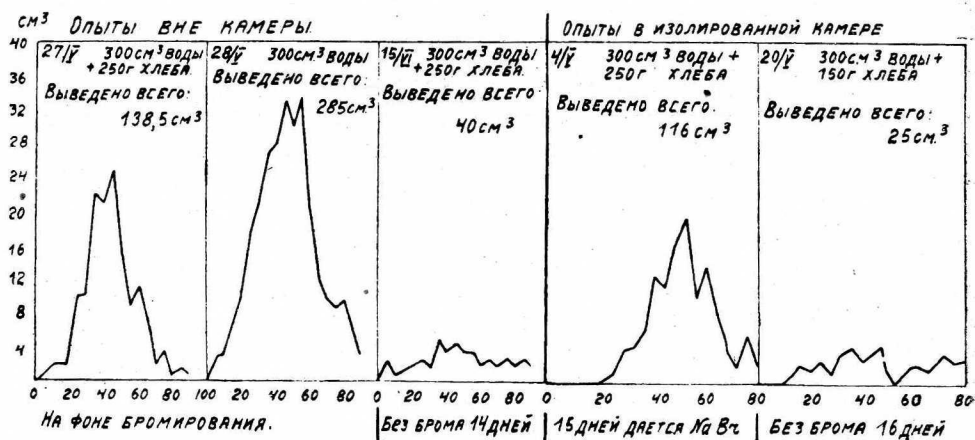


Рис. 3.

Как уже было указано, первоначальный результат от применения брома был очень благоприятный: в первые пять дней собака выводила 78 см³, 73 см³, 138 см³ и 70 см³ жидкости; однако, несмотря на то, что уже с 20/VI, т. е. с 5-го дня применения бромистого натрия, мы понизили его дозу до 0,75 г, в последующие дни 21 и 22/VI диурез упал соответственно до 33 и 37 см³.

Вместе с тем упала и высота условных рефлексов, а кроме того собака вновь погрузилась в спячку и стала плохо есть.

Чтобы проверить правильность наших предположений о том, что в данном случае имеет место иррадиация тормозного процесса — иррадиация, вызванная перенапряжением торможения под влиянием накопления в организме значительных для нашей собаки количеств бромистого натрия, мы в опыте 23/VI увеличили дозу бромистого натрия в 2 раза, т. е. вместо 0,75 г дали 1,5 г.

Результаты этого опыта видны из нижеприводимого протокола.

ТАБЛИЦА 14

Год, мес., число, № оп.	Время дня	Условный раздражит.	Время изолир. действ.	Латентн. период	Время условн. рефлекса	Примечание
23/VI, оп. № 146	12 ч. 56 м.	Треск	15"	—	0	NaBr дан за 1 ч. 25 м. до опыта. На раздражители живая пищевая реакция, в паузах спит, ест охотно
	13 ч. 06 м.	Бульканье	15"	—	0	
	16 м.	Метрон. 120	15"	—	0	
	26 м.	Свет	15"	—	0	
	36 м.	Треск	15"	—	0	В паузах продол- жает спать, на раз- дражители вялая реакция, ест не- охотно, не до конца
	46 м.	Бульканье	15"	—	0	
	56 м.	Метрон. 120	15"	—	0	
	14 ч. 06 м.	Свет	15"	—	0	

Величина диуреза — 33 см³. Вместо 250 г съела 200 г

Как известно, бромистый натр довольно долго задерживается в организме, имея тенденцию к значительному накоплению. Поэтому применение бромистого натра у нашей собаки в течение почти 3 месяцев (с 1/IV до 23/VI), хотя и с перерывами, привело в конечном итоге к такому накоплению этого вещества в организме животного, что вызвало уже неблагоприятные результаты в виде перенапряжения тормозного процесса и рассеивания последнего.

Из собственных же наблюдений (22), произведенных на другой собаке, мы хорошо знаем, что оптимальное действие бромистого натра создается при определенном для каждого животного содержании этого вещества в крови.

Очевидно, у нашей собаки этот optimum был уже в значительной степени перейден.

А судя по тому, какие резкие колебания в реакции животного наблюдались в зависимости от введения или отмены нашей дозы, можно думать, что границы optimum'a очень невелики. Понятно, точный ответ на наше предположение о границах оптимального уровня бромистого натра в крови мог бы дать только количественный анализ крови на содержание в ней бромистого натра.

Заканчивая сообщение, мы считаем возможным сделать следующие выводы:

1. Комбинируя изучение высшей нервной деятельности животного по методу условных рефлексов с наблюдениями за работой внутренних органов по фистульной или какой-либо иной методике, мы при известных условиях можем устанавливать влияние деятельности мозговой коры на интимную работу внутренних органов, т. е. осуществлять изучение целостной реакции организма в те или иные моменты деятельности больших полушарий.

2. На основании наших данных, находящихся в полном согласии с данными школы проф. К. М. Быкова, хорошо концентрированный тормозный процесс, повидимому, по закону положительной индукции благоприятно влияет на уровень деятельности внутренних органов; с другой стороны, действие агентов, вызывающих в коре больших полушарий сильный раздражительный процесс, ведет к угнетению деятельности внутренних органов (почки) — закон отрицательной индукции.

3. Отклонение от нормального состояния деятельности организма, вызванное течкой, приводит в конечном итоге к наличию в коре больших полушарий иррадиированного тормозного состояния, которое в свою очередь действует крайне угнетающим образом на работу почки.

4. Бромистый натр, концентрируя (в оптимальной дозе) тормозный процесс, косвенно через посредство мозговой коры оказывает чрезвычайно благоприятное действие и на весь организм животного, в том числе и на деятельность почек.

5. Перенапряжение тормозного процесса, вызванное (в наших опытах) некоторым усилением бромирования, ведет у слабой собаки к быстрому иррадиированию торможения в коре больших полушарий; одновременно с этим резко падает и вся деятельность организма, в том числе и работа почек.

Поступило в редакцию
15 июня 1934 г.

ЛИТЕРАТУРА

- 1) Cannon. W. B. Bodily charges in pain, hunger, fear and rage. New-Jork. 1920.—
- 2) Лейбсон Л. Г. Русский Физ. Журн. 1925, т. VII. — 3) Кисель З. М. Русский Физ. Журн. 1925, т. VII. — 4) Гинецинский А. Г. и Лейбсон Л. Г. Русский Физ. Журн. 1929, т. XII. — 5) Данилов А. А. и Крестовников А. Н. Физ. Журн. СССР. Т. XV, в. 3. — 6) Зимкина А. М. и Михельсон А. А. Физ. Журн. СССР. Т. XV, в. 5. — 7) Асратян Э. и Гэгзян. Физ. Журн. СССР. т. XV, стр. 115. — 8) Дерчинский Г. А. и Сперанская-Степанова Е. Н. Советск. врач. газета. 1932. 4, 220—222. — 9) Небель Д. И. Тр. Бальнеол. ин-та КМВ. Т. IX. 1930. — 10) Гачециладзе Г. А. Изв. ин-та им. Лесгафта. 1928. Т. XIV, в. 1—2. — 11) Данилов А. А. Изв. ин-та им. Лесгафта. 1928. Т. XIV, в. 1—2. — 12) Михельсон А. А. Известия ин-та им. Лесгафта. 1928. Т. XIV, в. 1—2. — 13) Линдберг А. А. Acta medica. 1929. 21. — 14) Ломиковская М. М., Лашина О. М., Айзедман Б. Е. и Лейбман Л. Л. Тр. Укр. Психоневр. ин-та. 1927. IV. в. 63—78. — 15) Ломиковская М. М., Пустоваря П. и Рейфельд А. И. Тр. Укр. Психон. ин-та 1927. 79—110. — 16) Бельский Г. С. Каз. Мед. ж. 1929. 10. 1020—29. — 17) Быков К. М. и Алексеев-Беркман. Тр. II Всесоюзного съезда физиологов. 1927. — 18) Орбели Л. А. Изв. Ин-та им. Лесгафта, т. VIII. — 19) Гальперин С. И. Труды V Всесоюзн. съезда физиологов. 1934. — 20) Академик И. П. Павлов. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. 1927. — 21) Крепс Е. М. 36-я физиологическая беседа. 1923. — 22) Усиевич М. А. и Георгиевская Л. М. Физиол. Журн. СССР. 1935. № 1.

UEBER DIE WIRKUNG DER TÄTIGKEIT DER RINDEN DER HEMISPHEREN DES GROSSHIRNS AUF DIE ARBEIT DER INNEREN ORGANE

1. Mitteilung. Die tätigkeit der Rinden der Hemisphären des Grosshirns und die Arbeit der Nieren

von M. A. Ussijewitsch

Aus der Physiologischen Abteilung des Instituts der U.S.S.R. für experimentelle Medizin (Leningrad)

Die Beobachtungen des Verfassers an der Arbeit der Nieren beim Hunde mit ausgeleiteten Harnleitermündungen wurden gleichzeitig mit der Untersuchung der höheren Nerventätigkeit der Tiere nach dem Verfahren der bedingten Reflexe ausgeführt.

Es wurde festgestellt, dass die Umgebung einer isolierten Kammer und die Wirkung der verwendeten bedingten Reizmittel auf die Arbeit der Nieren hemmend einwirken.

Die Anwendung eines gut konzentrierten Hemmungsreizmittels wirkt auf die Arbeit der Nieren verstärkend ein.

Besonders ungünstige Agenten in bezug auf die Arbeit der Nieren sind: a) die Anwendung von neuen bedingten Reizmitteln (Ausarbeitung von bedingten positiven Reflexen), b) die Abweichung vom normalen Zustand des Organismus (Eintritt der Brunst) und c) die sich mit der Zeit verstärkende Wirkung der Umgebung einer isolierten Kammer.

Die verstärkende und hemmende Wirkung auf die Arbeit der Nieren hängen, wie es scheint, von den funktionellen Verhältnissen ab, welche sich in der Grosshirnrinde unter der Wirkung dieser oder jenen inneren oder äusseren Agenten auf die Hirnrinde entwickeln.

Das Bromnatron, welches in direkter (verstärkender) Beziehung zum Hemmungsprozess steht, übt in einer optimalen Dosis eine äusserst günstige Wirkung auf die Arbeit der Nieren aus, in einer übermässigen Dosis wirkt es, wie es scheint, überanstrengend auf den Hemmungs Prozess ein und befördert die Zerstreuung desselben, was die Hemmung der Nierenarbeit bedingt.

ПРОБЛЕМА СТРУКТУРЫ В ИССЛЕДОВАНИИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Н. А. Рожанский

(Ростов на Дону)

Значение строения для понимания процесса нигде не является таким определяющим, хотя одновременно таким трудным, как в области центральной нервной системы. Кроме общих затруднений в определении условий изменчивости внутриклеточных состояний, имеются специфические условия, которые в основном сводятся к значению индивидуальности каждой клетки. Все остальные органы представляют собой клеточные массы, не только по форме, но и по механизму действия. В центральной нервной системе на учете каждая клетка как по месту своего положения и отношению к соседним, так и по качественной особенности клеток или даже частей клетки. Прделанная до сих пор очень полезная работа по изучению проводящих путей и цитоархитектоники разных отделов является только очень ориентировочным основанием наших знаний в этой области.

Между тем, по мере углубления физиологического анализа процессов центральной нервной системы, до человеческих включительно, число учитываемых клеточных элементов и их взаимодействий усложняется до чрезвычайности, представляя затруднения, иногда для настоящего времени не имеющие даже сколько-нибудь разумного пути разрешения. На этой почве родится с одной стороны Дю Буа Реймон'овское „Ignoramus“, а с другой — разнообразные блуждания мало дисциплинированной мысли, дающие только кажущуюся ясность и точность ответов.

В основном вопрос распадается на три проблемы: проблема возбуждения в пределах нейрона, проблема контакта и передачи в пределах центральной нервной системы и проблема качественного различия нейронов и их частей. Над этими вопросами усиленно работают широкие слои физиологов и работали бы еще успешнее при большей сосредоточенности на конкретных вопросах, связанных со строением изучаемого отдела.

Вопрос возбуждения распадается на вопрос раздражения естественного и искусственного, и вопрос распространения возбуждения в пределах его беспрепятственного проведения. Первый вопрос упирается самой главной стороной в вопросы структурных нарушений равновесия покоя в месте приложения раздражителя. Действующие силы адекватны раздражаемой точке и специфичны по качеству для органов чувств, или не адекватны и не специфичны, как в случае действия электрического раздражителя. Вызываемые на месте приложения этих сил частичные нарушения строения всегда сопрово-

ждаются повышением обмена, что правильно подмечено Винтерштейном. В ряде случаев местное изменение переходит в специфический процесс деятельности раздражаемого элемента. Эта особенность отвечать на внешнее воздействие обратимым состоянием возбуждения является характернейшей чертой всякой животной клетки, но протекающий в ней процесс становится ясным только в свете изучения наиболее простых живых клеток типа растительных. Если последние дают иногда пример настоящих явлений раздражения, то только абортивного характера. Гораздо чаще явления, в которых порог воздействия лежит в пределах разрушающей силы, а реакция имеет некробиологический характер.

Подобные некробиологические реакции имеются и в животном организме (свертывание крови, нарыв и т. п.), но там их роль сводится к очень ограниченному, филогенетически остаточному механизму, который появляется в случае выраженного разрушения тканей. В физиологических условиях некробиологическая реакция вытесняется явлением раздражения, особенно отчетливым в нервных процессах. Последние имеют свои специфические особенности, но сохраняют общность изменений, лежащую в основе раздражения всякой клетки. В свое время мной были отмечены основания, по которым к некробиологическим реакциям необходимо отнести явление пигментации на яблоке после повреждения кожуры или мякоти. Такая пигментация протекает двустепенно, из которых первая стадия разрушения внутриклеточного строения протекает по типу „все или ничего“, а вторая зависит от количества активного кислорода. Изменение первой стадии, вызываемое механическими, химическими и электрическими воздействиями, сходно с теми, которые вызывают гемолиз, а между собой имеют то общее, что все они дают видимое (микроскопически) изменение внутриклеточного строения. Особенно интересно, что подобные разрушения вызываются применением переменного тока Дю Буа Реймондовской катушки, обычной раздражающей силы. Как само разрушение, так и следовавшая за ним пигментная реакция имеют при этом необратимый некробиологический характер. В тех случаях, когда разрушение внутриклеточного строения становится обратимым, образуется возможность повторения разрушения. Под таким углом зрения повторности необходимо рассматривать всякое раздражение, вызвано ли оно специфическим или неспецифическим раздражителем. Иногда процесс восстановления принимает колебательный характер, и тогда появляются столь часто наблюдающиеся в нервной системе ритмические процессы возбуждения, следующие за кратковременным раздражением.

Эволюция процесса раздражения сводится только к ускорению восстановления, к дифференцировке качества раздражителя и к распространению возбуждения.

Изменение, вызванное в растительной клетке, остается большей частью ограниченным, а в животной клетке имеет склонность распространяться тем дальше, чем больше вытянуто тело клетки. Особенно далеко распространяется возбуждение в нервной клетке с ее тянущимися через весь организм отростками. В пределах этих отростков, до границы клетки процесс идет у низших с декрементом, у высших без декремента по характеру конечной реакции. На границе возникает всегда препятствие, преодолимое с разной степенью легкости у разных окончаний. В процессе эволюции меняется степень проводимости и дифференцировки окончаний, не меняя основного свойства наличия переходных затруднений между клетками.

Мысль о диффузном, без внутренних границ, строении нервной системы также мало обоснована для эволюционно первоначальной нервной системы, как и для более сложной — высших позвоночных. Она родилась из затруднений в определении границ и принадлежности густо переплетенных волокон и дает только призрачное расширение знаний. Представление о диффузности реакций также мало обосновано. Наоборот, на начальных стадиях раздражимости для псевдоподий амебы, как и для мерцательных волосков инфузорий, мы имеем местную направленность и специфичность реакции, не исчезающую с образованием нервной системы. Диффузность реакций, где она имеется, представляет только частный случай, образовавшийся при развитии системы переходов между клетками. Основным типом остается направленность процесса передачи с клетки на клетку, осложненную скоростью процесса и множественностью контактов до положения, при котором нервный процесс с „любой точки может передаваться на любую точку в организме“.

Правда, это положение встречает ряд ограничений, как односторонность проведения, неоднородность синапсов — органическая и функциональная. В результате получается та степень направленности, которая позволяет в анализе процессов центральной нервной системы исходить из анатомических оснований. Знания наши в этой области еще очень ограничены: мы не знаем не только места контактов, но даже числа для каждого нейрона; мы не знаем основания разного характера проводимости синапсов и степени их изменчивости. Стремление к наглядности в этом отношении привело в начале развития нейронного учения к принятию особой подвижности окончаний. Хотя эта идея себя дискредитировала в виду неточности наблюдений и новых затруднений, которые вместе с ней возникают, но надо признать, что многие из основных функциональных отношений разрешаются на ее основе довольно удачно. Но и такой подход, давая основания для объяснения случаев вариаций отношений, не отвергает основ структурной направленности.

Анатомическое основание функциональных отношений особенно ясно в пределах простых отношений спинного мозга. В этой части восходящие проводящие пути сгруппированы по роду адекватности окончаний, с ними связанных, или, что почти то же, по роду чувствительности. Несмотря на то, что на пути к очагу чувствительных реакций в коре имеется ряд переключений, проведение нервного процесса обеспечивает твердое постоянство направления и соответствие чувственных показателей качеству раздражителя. В пределах спинномозговой реакции ее характер определяется в значительной степени анатомическим расположением путей. Это дает возможность отвечать на действительность только в пределах ограниченного качества кожных рецепторов и различия места приложения к ним раздражителя. Такое отношение лишает среду предметности, если под последней понимать комплекс раздражений, с разной стороны определяющих предмет как целое.

Начатки настоящей предметности образуются только, начиная с продолговатого мозга, вместе с анатомическим перераспределением проводников. Это перераспределение подчинено комплексности реакций и комплексности раздражения, вместе с появлением некоторых новых путей от головных рецепторов, но здесь закладывается только элементарная предметность, которая усложняется дальнейшими этапами переключений в филогенетически позднейших структурных элементах головного мозга. Высшего предела эта предметная комплекс-

ность достигает в корковых координатях, лежащих в основе представлений и динамичной предметности высшего порядка — понятий. Если реакция коркового типа приобретает качественную специализацию, то эта специализация имеет характер не ограниченности спинного мозга, а специально выработанного обобщения высшего порядка. А в основе всех этих изменений лежит, с одной стороны, сложное перераспределение путей, с другой — их постоянство. Но никогда не надо представлять себе эти отношения совершенно неподвижными. Для этого достаточно вернуться к простому материалу, данному Пфлюгером для спинальной лягушки. Но как бы ни сложны оказались процессы, как бы ни изменчивы отношения, в основе их всегда лежит определенная структура отношений между клетками. Эти отношения в высших отделах центральной нервной системы для нас еще почти неизвестны и мы очень мало можем заключить на основе наличного материала, но основное направление в исследовании должно оставаться на почве связи анализа явлений с анализом процесса в нервной ткани, пока анализ остается на физиологическом пути.

В стремлении подменить структурно-органические отношения функциональными на почве признания, в сущности, любых возможностей распространения возбуждения в диффузной нервной сети, кроется и логический и методический шаг назад. Весь арсенал фактов, приводимых Bethe и другими сторонниками диффузности, не отрицает нейронности, дополняя их данными об изменчивости. С своей стороны, нейронная теория никогда не отрицала явлений генерализации и множественности контактов каждого нейрона, из которых используется только ограниченная часть, оставляя большинство в латентном состоянии. Анализ этой избирательной латентности — еще мало известная область и одна из важнейших задач физиологии центральной нервной системы. Вероятно, что такая латентность является выражением состояния покоя в одних случаях и состояния торможения — в других. Хотя не исключена возможность, что с точки зрения структурных изменений в синапсах особых различий между покоем и торможением не окажется.

История этих латентных синапсов не менее важна, чем основных, наряду с историей их изменчивости. Мы знаем случаи простого и доступного эксперименту избирательного изменения проведения в окончаниях нервов, как при наркозе, кураре, никотине, атропине или стрихnine, не зная почти ничего о механизме их действия. Мы догадываемся о высокой степени специализации окончаний в условиях более сложных зависимостей, какие обнаруживаются у кастратов или тиреопривов. Вместе с тем нам известны случаи функциональной изменчивости в виде проторения, торможения, растормаживания и т. п. состояний, вызываемых в сущности однородным процессом нервного проведения.

Это разнообразие отношений одного и того же влияния к разным окончаниям, даже в пределах одного нейрона, невольно рождает мысль о каком-то очень простом структурно-количественном различии в окончаниях, до разрешения которых мы будем безнадежно путаться в частных случаях. При этом разнообразии мы имеем по этажам некоторые общие свойства, которые выражаются в том, что для спинного мозга и коры полушарий мы имеем в пределах каждого отдела однородность в отношении химического воздействия. Для промежуточного мозга, начиная с продолговатого, до стриарного отдела, характерно в значительной степени разнообразие чувствительности окончаний по системам функциональной общности. Мы знаем изби-

рательное действие CO_2 на проводящую систему дыхательного механизма в продолговатом мозгу, то же — для апоморфина в отношении рвоты. Мы знаем исчезание некоторых реакций, как крик петуха, агрессивное поведение быка, после кастрации. В нашей лаборатории мы имели случай видеть своеобразное изменение слюнного рефлекса после кастрации у собак. При этом пищевой рефлекс сохранялся полностью как по абсолютному количеству, так и по соотношению количества подчелюстной и околоушной слюны. Рефлекс же на отвергаемую кислоту сохранялся для околоушной и исчезал для подчелюстной железы, изменяя коэффициент P/S до ∞ . Это действие настолько характерно, что может служить, как лучший пример, объединяющий отдельные реакции в понятие сложного подкоркового центра. Другой особенностью является длительность следовых реакций в разных отделах нервной системы. Давая свое разделение рефлексов на безусловные и условные, Павлов никогда не считал безусловный рефлекс функционально неизменным. Кто хотел представить взгляды Павлова иначе, только обнаруживал непонимание как основных элементов физиологии центральной нервной системы, так и взглядов Павлова. То, что вытекает из постоянства и безусловности простых рефлексов, это кратковременность изменения следующих за случайным воздействием, изменяющим безусловный рефлекс. Поэтому спинной рефлекс, отклонившись от нормы, очень быстро возвращается к исходному состоянию, не сохраняя функционального изменения от случайной комбинации раздражителей, нарушившей постоянный рефлекс. Совершенно обратное мы имеем для коры, где *tabula rasa* вместе с иррадиацией составляет правило, но где следы от случайного раздражения сохраняются на более или менее длинный промежуток, иногда на всю жизнь. Среднее и наименее исследованное положение представляют разные отделы промежуточного мозга, где постоянство, изменчивость и следовость занимают среднее положение. Но все эти отношения представляют в настоящее время только обрывки знания действительных отношений. Поэтому особую важность приобретает правильная перспектива исследования, в которой основное значение имеет постулирование нейронной и структурной основы процессов. Диффузные нервные сети вряд ли существуют в действительности, а их введение в схему действия, как рабочей гипотезы, является сугубо бесплодным, так как приводит к частным случаям. То, что в физиологии центральной нервной системы мы можем рассматривать, как прочное и бесспорное приобретение знания, связано с локализационным представлением. Представляемые сторонниками диффузного строения факты только характеризуют изменчивость реакций в пределах анатомических отношений.

Такое положение особенно остро ставит вопрос органического сотрудничества физиологов и гистологов. Отсутствие его особенно остро чувствуется исследователями, занятыми изучением центральной нервной системы.

Поступило в редакцию
31 июля 1934 г.

STRUKTURPROBLEM IN DER UNTERSUCHUNG DES ZENTRALNERVENSYSTEMS

von N. A. Roschansky
(Rostow am Don)



ИССЛЕДОВАНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ СОБАКИ

Сообщение VII. Динамика индивидуального поведения

И. Беритов

Из Института экспериментальной биологии при Тифлисском университете

1. О целостности представления

На основании самонаблюдения мы знаем, что невозможно в одно и то же время существование двух самостоятельных психонервных процессов, или одновременное существование двух актов поведения. Отсюда можно заключить, что кора большого мозга в каждый момент действует как единый целостный орган поведения. То же следует сказать относительно представления и поведения животных. Психонервный процесс представления о внешней среде и о местонахождении в ней пищи или врага также должен быть обусловлен целостной деятельностью коры мозга. Нельзя допустить, чтобы у животных были точно в одно и то же время два представления или два индивидуальных поведения. Для выявления этого положения обратимся к рассмотрению определенных фактов из наших наблюдений.

Положим, мы образовали у собаки пищевое поведение в одном направлении, например к правой кормушке. Если в начальный период один или два раза давать сигнал к еде, но кормушки не открывать, т. е. не давать пищи, то впоследствии собака перестанет ходить на сигнал к кормушке. Ясно, если до этого опыта пищевой сигнал вызывал представление об открытом, доступном положении пищи в своем обычном месте, теперь тот же сигнал должен был вызвать представление об отсутствии этой пищи в своем обычном месте или об ее нахождении в закрытом, недоступном для еды виде.

Представление об отсутствии пищи в обычном месте имеет свое внешнее выражение в поведении. Так, мы часто наблюдали, что при повторении сигнала без дачи пищи собака сначала поднимает голову, ориентируется в сторону пищи, даже встает и срывается с лежанки, но потом сейчас же ложится обратно, опускает голову и даже закрывает глаза. В других случаях собака с самого же начала индивидуального сигнала ниже опускает голову и даже закрывает глаза или отворачивается в сторону. Отмеченное выше начальное движение к кормушке может быть двоякого происхождения: оно может быть обусловлено тем, что пищевой сигнал вначале вызывает старое представление, а уже потом довольно скоро его замещает новое. Но возможно, что начальное движение было вызвано автоматически через временные связи, т. е. без участия представления. Последующее же обратное движение на лежанку и успокоение, равно как бо-

лее низкое опускание головы и закрывание глаз в самом начале пищевого сигнала, является проявлением нового представления о недоступности пищи в обычном ее месте.

Из этих наблюдений следует заключить, что каждый раз мы имеем дело с одним каким-либо представлением, или с положительным, которое ведет собаку к кормушке, или с отрицательным, которое удерживает ее на лежанке.

Возьмем еще один характерный факт для иллюстрации целостности коркового процесса представления. После того как мы у „Ралли“ упрочили пищевое поведение к правой кормушке, мы пытались усложнить это поведение следующим образом: после еды из правой кормушки мы подзывали собаку к левой кормушке и там тоже кормили ее. Как это подробно описано в третьем сообщении, после нескольких таких двойных кормлений собака стала бегать первоначально к левой кормушке. Но в этом случае мы не открывали левой кормушки. Постояв здесь немного, она бежала к правой, где и получала первую порцию пищи. Значит, после нескольких случаев еды из левой кормушки, собака предпочитала новый путь к новой кормушке старому пути к старой кормушке, где она получала пищу сотни раз в течение нескольких месяцев. Старое поведение было автоматизировано. Новое поведение очевидно происходило из представления о новом местонахождении пищи в левой кормушке. Отсюда следует, что возникновение представления о новом местонахождении пищи является препятствием для наступления старого автоматизированного поведения. Следовательно, и в этом случае мы имеем дело с одним целостным психонервным процессом, который выражается в господстве нового представления и вызываемого им нового поведения.

Аналогичное заключение следует сделать по тем наблюдениям на щенках, которые были изложены нами в одном из предыдущих сообщений. У них было автоматизированное пищевое и защитное поведение. На пищевой и защитный сигналы щенок переходил из одного отделения экспериментального стола в другое через один боковой проход без колебаний и без задержки. Когда же мы закрыли обычный проход, а открыли другой, щенки бежали на тот или другой сигнал к обычному проходу. Они останавливались у закрытого прохода, здесь они беспокойно двигались, визжали, карабкались на перегородку, пытаясь этим путем перелезть из одного отделения в другое. Но как только замечали новый открытый проход, они сейчас же проходили через него. Если вскоре после этого мы вновь пробовали тот или другой сигнал, щенок направлялся прямо к новому выходу; если он бежал опять к старому, он там не задерживался и быстро поворачивал к новому проходу. Отсюда следует, что представление о внешней ситуации изменилось сразу при одном пролезании через новый проход. Теперь в представлении свободный проход — в новом месте. Но, конечно, и в этом случае сигнал вызывает один целостный процесс, одно сложное представление о внешней среде: оно включало старый проход в закрытом виде, а новый проход в открытом. Благодаря этому при прохождении из одного отделения в другое собака не идет к закрытому проходу, а идет к открытому.

Особенно ясно выступает целостность коркового психонервного процесса при изучении взаимодействия двух разных актов поведения — пищевого и защитного. Соответствующий фактический материал был собран одним из моих сотрудников — М. Церетели. Он изучал его у щенков по методу свободных движений на эксперимен-

тальном столе. После образования того и другого поведения пищевой сигнал производился во время индивидуального защитного поведения, а защитный сигнал — во время пищевого. Оказалось, что если во время защитного поведения, вызванного защитным сигналом, попробовать пищевой сигнал, щенок перестает беспокойно двигаться и визжать и сейчас же идет к тому месту, где он получает пищу. Если он в процессе защитного поведения перешел во второе отделение, то, услышав пищевой сигнал, он переходит обратно в первое отделение. Словом, защитное поведение целиком уступает место пищевому поведению.

Когда же сперва вызывалось индивидуальное пищевое поведение соответствующим сигналом, а затем во время него пробовали защитный сигнал, то у щенка лишь на короткое время останавливалось пищевое поведение, всего на несколько секунд, а потом оно продолжалось, как обычно. Защитное поведение проявлялось в том случае, если мы пробовали давать защитный сигнал по прекращении еды и пищевого сигнала: пищевое поведение быстро сменялось защитным.

Каждому поведению соответствует определенный психонервный процесс с определенным представлением о цели поведения. Когда индивидуальное защитное поведение заменяется пищевым, то, очевидно, соответственным образом направляющее их представление заменяется другим. Когда же во время пищевого поведения защитный сигнал оказывается недействительным, то, очевидно, представление, направляющее пищевое поведение, является настолько интенсивным психонервным процессом и возбуждает всю кору в такой мере, что защитный сигнал не в состоянии вызвать более или менее активного представления о самозащите.

В определенных случаях дело обстоит так, что можно подозревать одновременное существование двух представлений, из которых то одно, то другое находит внешнее проявление. Это, например, можно подозревать тогда, когда в представлении о внешней среде даны две цели, например два местоположения пищи. Но и в этих случаях у собаки имеется одно представление, которое направляет поведение согласно то одной цели, то другой. Положим, мы даем собаке поесть или понюхать пищу в двух отдаленных друг от друга местах. Если после этого спустя несколько минут дать пищевой сигнал, собака побежит к этим местам, но в разных опытах, в разном порядке, именно: в одних опытах собака определенно побежит сначала к левому месту, а потом к правому, а в других — наоборот. Очевидно, у собаки возникает представление о местоположении пищи как в одном месте, так и в другом. Но это не два самостоятельных представления: это одно целостное представление о внешней среде. И если собака сперва идет то к одному, то к другому месту, так это должно происходить по той причине, что в одних случаях приходят в более активное состояние элементы представления об одном местоположении пищи, а в другом случае — элементы о другом местоположении пищи.

Итак, психонервный процесс представления является всегда одним целостным процессом и направляет всегда одно определенное поведение, причем в каждый данный момент может существовать один только такой процесс. Поэтому как в условиях существования нескольких целей в одном представлении о внешней среде, так и в условиях воздействия двух сигналов к разным актам поведения, поведение со-

баки является единым целостным актом, отвечающим одной цели.

2. О длительности существования представления

Из предыдущих сообщений ясно видно, что раз возникшее представление может сохраниться некоторое время после своего возникновения. Но мы поставили специальные опыты для выяснения того, как долго может сохраниться представление. В ряде опытов мы поступали следующим образом.

Мы развивали у собаки по обычному методу определенное автоматизированное поведение, а именно, на сигнал собака спрыгивала с лежанки, передвигалась более или менее сложным путем к кормушке и съедала там хлеб, а после еды сама поворачивалась на 180° и возвращалась на лежанку. Спустя несколько минут после такого автоматизированного поведения мы отводили собаку в необычное место и показывали там пищу или давали есть. Затем возвращали ее на лежанку. Если теперь спустя некоторое время дать пищевой сигнал, то собака побежит сперва к кормушке. Но если не открыть ее, не дать пищи, собака постоит некоторое время над закрытой кормушкой, а затем побежит в новое место, где перед тем нюхала или ела пищу. Собака поступает так не только спустя несколько минут, но и спустя много часов после показывания пищи в новом месте даже на другой день. Таким образом, раз возникшее представление о новом местонахождении пищи может быть воспроизведено спустя 24 часа после возникновения.

Нас интересовал вопрос о максимальной продолжительности двигательной активности раз возникшего представления. Мы для этой цели заводили собаку в совершенно новую комнату, где в одном определенном месте находилась пища — кусок мяса или хлеба на тарелке. Например, в одном случае пища помещалась под одним из шкафов, в другом случае — на одной из полок этажерки. Собака, войдя в комнату, обычно сейчас же начинает ходить и обнюхивать предметы. В процессе этих ориентировочных движений она натывается на тот предмет, где находится пища. По запаху находит ее и начинает есть. Мы сейчас же отводили собаку от пищи и выводили из комнаты. Пища с тарелкой также удалялась из комнаты. Затем мы приводили ту же собаку в ту же комнату несколько раз в течение двух недель. Мы больше не клали туда пищи. Каждый раз собака, войдя в комнату, сразу или после некоторых движений по комнате подходила к тому месту, где прежде была пища: всовывала морду под определенный шкаф, или карабкалась прямо на третью полку, где стояла тарелка с пищей, и затем подолгу обнюхивала эти места. Она делала так каждый раз, хотя она более ни разу не заставляла там пищи. Таким образом, раз возникшее представление о местонахождении пищи сохраняет двигательную активность в течение двух недель и притом несмотря на то, что собака не достигала при этом цели, не получала пищи в искомом месте.

Далее, характерно, что для возникновения такого активного представления не необходимо, чтобы собака ела пищу в необычном месте. Это происходит и в том случае, если собаке дать возможность видеть и обнюхать пищу в необычном месте, не дав ее съесть. И в этом случае у нее возникает представление о местонахождении пищи, которое потом, будучи вновь воспроизведено, может правильно направлять поведение в течение одной-двух недель.

Мы не ставили специальных опытов с большим промежутком времени. Но из лабораторной жизни собак хорошо известно, что у собак раз возникшее представление может удержаться в течение многих месяцев. Так, например, если привести лабораторную собаку спустя много месяцев после того, как увели ее в последний раз из лаборатории, она сейчас же побежит в ту комнату, где она ела пищу, и там подойдет первым делом как-раз к тем предметам, где она когда-то заставляла пищу.

Из этих наблюдений ясно следует, что раз возникшее представление о местоположении пищи сохраняется и воспроизводится в течение очень долгого времени — в течение многих недель и месяцев, даже в том случае, если оно воспроизводилось много раз и направляло поведение без достижения цели.

3. Об изменчивости представления

Мы выше заключили, что раз возникшее представление сохраняет свою двигательную активность в течение многих недель и месяцев. Несмотря на такую длительность сохранения, представление все время меняется. Оно всегда возникает сразу, т. е. оно не требует многократного действия внешней среды на рецепторы или многократного повторения одних и тех же движений. Совершенно достаточно, чтобы собака хотя бы раз нашла пищу в каком-либо необычном месте, чтобы она потом вновь достигала ее без всяких проб и ошибок. Так, например, когда мы давали собаке есть или нюхать в одном из многих ящиков, то несколько минут спустя на пищевой сигнал она шла прямо в то место, где стоял ящик с пищей. Или когда давали пищу в какой-либо совершенно иной комнате, которая была отдалена от обычной экспериментальной комнаты на несколько десятков метров, на пищевой сигнал собака прямо и без задержки бежала в эту постороннюю комнату. Таким образом, представление о внешней среде и о путях достижения существующей в ней пищи вырабатывается после однократного испытания.

Наши опыты также показывают, что если собаке дать один раз поесть в необычном месте, то после этого собака несколько раз подряд пойдет туда, даже если она не застанет там пищи. Позднее собака перестает ходить туда систематически. Но при голоде в процессе искания пищи она не раз подойдет к этому месту и обнюхает его. Значит, представление остается долго, но только его активность меняется: оно то слабеет, то усиливается. Далее, наши опыты показывают, что достаточно собаке один раз пойти за пищей в новое место и там не застать пищи, чтобы вскоре после этого она не пошла в это место даже на пищевой сигнал. Иногда достаточно силой заставить собаку повернуть назад на лежанку, после того как она пошла за едой, чтобы она на некоторое время перестала ходить в это место; даже индивидуально-автоматизированное пищевое поведение может временно не вызываться, если один-два раза при пищевом сигнале не дать пищи в обычном месте. Такое отрицательное отношение к пищевому сигналу не может быть объяснено развитием обратных временных связей, т. е. превращением положительного индивидуального сигнала в отрицательный, как это бывает при отрицательных индивидуальных рефлекссах. Такое превращение может получиться только при многократном повторении индивидуального сигнала без еды. Отсюда следует, что во всех вышеозначенных слу-

чаях собака перестает ходить за едой в обычное или необычное место на основании представления об отсутствии или недоступности пищи в этом месте. Значит, представление о наличии пищи временно сменяется представлением об отсутствии пищи.

Однако, может случиться, что в случае сильно автоматизированного поведения собака будет ходить при пищевом сигнале в обычное место еды десятки раз, даже если все это время она там не кормится, т. е. если собака без еды возвращается на лежанку. Это, по-видимому, происходит не за неимением вообще представления об отсутствии пищи в обычной кормушке. Такое представление у собак безусловно должно создаваться с первого же испытания безрезультатного хождения к кормушке за едой. Но в сложно-автоматизированном поведении возбудимость и деятельность временных связей на индивидуальный пищевой сигнал, а также на внешнюю обстановку очень велики; поэтому возбуждения, вызываемые последними, распространяются преимущественно через временные связи, а на другие корковые элементы, участвующие в представлении об отсутствии пищи в кормушке, они действуют в такой мере, что это представление не в состоянии изменить автоматизированного поведения. Но, как уже указывалось выше, оно проявляется определенным образом в поведении собаки: она движется медленно, спрыгивает с лежанки с опозданием, оглядываясь назад, не подходит близко к кормушке, поворачивает обратно еще раньше окончания пищевого сигнала.

Итак, представление о внешней среде и о местоположении в ней пищи возникает сразу после одного переживания; но в дальнейшем оно все время претерпевает определенное изменение. Если оно подряд вызывало пищевое поведение без достижения цели, оно ослабевает и на время теряет двигательную активность. В определенных случаях оно заменяется представлением об отсутствии пищи. Но представление об отсутствии пищи не всегда удерживает животное от пищевого поведения. При сильной автоматизации пищевого поведения, собака все-таки пойдет к кормушке, хотя при этом своими движениями показывает ясные признаки существования представления об отсутствии пищи.

4. О двигательной активности представления

Раз представление о местонахождении пищи возникло, оно воспроизводится повторно. Для этого не требуется, чтобы вся та внешняя ситуация, в которой данное представление было создано, повлияла на рецепторы. Так, например, достаточно ввести собаку в лабораторию или даже чтобы служитель лаборатории освободил собаку уже в собачнике, как она сейчас же побежит в лабораторию, в ту самую комнату, где мы ставим на ней опыты, и там она подойдет как-раз к тем кормушкам, где она получает пищу. Очевидно, в этих случаях представление о местонахождении пищи возбуждается видом служителя и самой лаборатории.

Нам известно из наших наблюдений, что пищевой или защитный сигнал может вызвать представление о местонахождении пищи или врага и соответствующее поведение даже в том случае, если животное находится в совершенно новой обстановке. Так, например, мы перевели собаку в новую комнату и там дали определенный пищевой сигнал. Собака из новой комнаты побежала в обычную и по-

дошла как-раз к той кормушке, где она обычно ест при данном сигнале. Или, например, после образования у щенка защитного поведения на особом столе, отгороженном сеткой, мы спустили щенка со стола и перевели в другую комнату. И здесь индивидуальный сигнал к защитному поведению — стук метронома — вызвал обычное защитное поведение: щенок беспокойно двигался, визжал, поднимал одну ногу, наконец, бежал и прятался за шкапами.

Приведенное наблюдение сделано в тот период работы, когда внешняя обстановка сама по себе не являлась возбудителем означенного поведения, когда только один компонент, а именно один индивидуальный звук вызывал его. В остальное время собака лежала смирно на своем месте, несмотря на то, что обычная обстановка опыта все время могла вызвать у нее представление о пище. В первоначальный период образования индивидуального поведения собака вела себя совершенно иначе. Так, например, в начале образования пищевого поведения, собака все время порывается к кормушке. После еды она сама не возвращается на лежанку: обходит кормушку, нюхает, лижет, наконец ложится около нее. Все это показывает, что первоначально вся обстановка является возбудителем представления о местонахождении пищи, которое направляет поведение. Но экспериментатор пускает собаку к кормушке только во время индивидуального сигнала. Он же возвращает ее окриками „на место“ сейчас же по окончании еды. Если собака все-таки успеет побежать к кормушке без сигнала, кормушка не открывается, собака не получает еды и окриками возвращается обратно на лежанку. В результате всего этого в представлении собаки психонервный процесс от начального индивидуального сигнала приобретает центральное значение в смысле наступления пищевого поведения; вся обычная опытная обстановка становится индифферентной в отношении вызова пищевого поведения; последнее наступает только под влиянием индивидуального сигнала. Эта дифференциация начального индивидуального сигнала от обычной внешней обстановки происходит вскоре после образования индивидуального поведения, еще до его автоматизации. Значит, данная дифференциация всецело обуславливается тем, что психонервный комплекс представления о местонахождении пищи первоначально возбуждается как начальным индивидуальным сигналом, так и всей внешней обстановкой, а впоследствии это происходит только под влиянием начального индивидуального стимула.

Аналогичное наблюдение было нами сделано в отношении защитного поведения у щенков собаки. В первое время вся внешняя обстановка действовала на щенков как возбудитель защитного поведения. Как только клали щенков на экспериментальный стол, где мы раздражали лапку электрическим током, они сейчас же начинали пищать, беспокойно двигаться, карабкаться на проволочную ограду с целью выпрыгнуть оттуда. Почти все время опыта в течение часа и более это защитное поведение не прекращалось. Периоды спокойного состояния бывали очень редки и очень кратковременны. Но стоило перевести щенков с экспериментального стола на пол, как они сейчас же успокаивались, сейчас же начинали ласкаться, играть у наших ног, как это свойственно домашним щенкам. Нет сомнения, что первоначально в представлении щенка вся опытная обстановка на экспериментальном столе была связана с защитным поведением, которое, обычно, вызывалось на этом столе электрическим раздражением лапы. Но с течением времени изо дня в день щенки становились на экспериментальном столе все спокойнее и спокойнее. На-

конец, они успокоились в такой мере, что в промежутках между раздражениями они спокойно лежали и дремали. Даже если они находились в движении, это движение не носило защитного характера. Настоящее защитное поведение теперь у них наблюдалось во время электрического раздражения лапы, а также во время тех индивидуальных звуков, которыми сопровождалось данное раздражение. Так как животное испытывало электрическое раздражение лапы только во время определенного индивидуального звука, во время же влияния всей остальной внешней обстановки электрическое раздражение отсутствовало, то поэтому в представлении щенка психонервный процесс от индивидуального звука приобрел центральное значение в смысле обусловливания защитного поведения. Психонервный же процесс от внешней обстановки потерял всякое значение в этом отношении.

Итак, при многократном воспроизведении представления и вызываемого им индивидуального поведения с достижением цели последнего характерно меняется само представление, а именно—двигательная роль составляющих его психонервных элементов. Вначале все психонервные элементы представления играют определенную роль в вызове поведения, т. е. в двигательной активности представления. Позднее эта роль принадлежит преимущественно тому психонервному элементу, который возбуждается индивидуальным сигналом.

5. О двигательной активности представления при автоматизации поведения

С целью еще лучше уяснить роль представления в индивидуальном поведении я приведу следующее наблюдение. Если щенки поедают пищу или же у них наблюдается защитное поведение от электрического тока на той же стороне экспериментального стола, откуда даются начальные индивидуальные сигналы, то на пищевой сигнал щенок бежит в эту же сторону прямо к местонахождению пищи, а на защитный сигнал убегает от места электрического раздражения с одной стороны стола на другую. Но поведение щенков характерным образом изменяется, когда условия образования того и другого поведения значительно изменены, именно, когда пища дается на одной стороне стола, а сигнал производится на другой противоположной стороне стола, или когда электрическое раздражение производится в любом месте экспериментального стола. На пищевой индивидуальный сигнал щенок сначала бежит или оборачивается к звуку, а уже потом, иногда после многих таких поворотов, направляется в то место, где он получает пищу. На защитный же сигнал щенок убегает от сигнала в противоположном направлении от него. Это поведение не меняется при пробных переносах сигналов из обычного места в необычное. Отсюда следует, что в представлении у щенков как пищевое, так и защитное поведение настолько тесно связывается именно с соответствующими индивидуальными сигналами, что поведение собаки определяется действием индивидуального сигнала, вернее тем представлением, которое вызывается этим сигналом.

Однако, такое превалирующее значение индивидуальных сигналов в поведении собаки проявляется спустя несколько дней от начала образования поведения. Впоследствии, в связи с автоматизацией пове-

дения значение индивидуального сигнала существенно меняется. В автоматизированном поведении индивидуальный сигнал является первым долгом тем стимулом, который вызывает начальное движение собаки с ее обычного местопребывания. В дальнейшем же движение собаки направляется всей обычной обстановкой, каждый отрезок которой становится индивидуальным сигналом к определенному отрезку поведения.

Таким образом, с установлением автоматизированного поведения обычная обстановка опыта вновь приобретает существенное значение в направлении поведения собаки, но на этот раз поведение осуществляется не через представление, а по принципу рефлекса—стимул-реакция.

Мы в одном из предыдущих сообщений выяснили, что в период автоматизации поведения индивидуальный сигнал и обычная внешняя обстановка совместно обуславливают автоматизированное поведение посредством временных связей. В новой обстановке автоматизированное поведение исчезает. Однако, первоначальное движение собаки на сигнал и в этом условии происходит так, как в автоматизированном поведении. Так, например, когда мы укладываем собаку в необычном месте той же обычной комнаты и притом в необычном положении—головой назад, она на индивидуальный пищевой сигнал соскакивает в правом направлении, как обычно она делает в автоматизированном поведении. Но кормушка при этом находится не вправо от собаки, а влево. Поэтому, соскочив с лежанки, она сейчас же останавливается на 1—2 секунды. Потом сразу поворачивается на 180° и прямо направляется к кормушке. Такая кратковременная остановка наблюдается всегда в момент нарушения автоматизированного поведения. Это время, повидимому, требуется на смену нервных процессов в коре мозга: на возникновение представления о местонахождении пищи в данной новой ситуации и на наступление нового поведения собаки согласно этому представлению. Мы думаем, что как только собака попадает в новую обстановку, прекращается усиленная иррадиация возбуждения по путям временных связей. Благодаря этому становится возможным свободное распространение возбуждения в коре большого мозга. В силу этого возникает представление о местонахождении пищи с такой активностью, что в дальнейшем оно начинает руководить поведением собаки.

В вышеприведенном примере пищевой сигнал вызвал только одну автоматическую реакцию—спрыгивание собаки с лежанки. После прыгивания не последовало автоматической реакции—дальнейшего передвижения в правом направлении, хотя индивидуальный сигнал продолжался. Как это было выяснено нами совместно с А. Брегадзе (1), каждый отрезок автоматизированного поведения обуславливается комплексным действием определенного отрезка внешней опытной обстановки. Очевидно, в указанном примере автоматическое передвижение в правом направлении становится невозможным благодаря тому, что индивидуальный сигнал без соответствующего отрезка внешней обстановки не в состоянии обусловить эту реакцию. В данном случае мы имеем дело с действием одного из компонентов комплексного индивидуального раздражения. Но ведь тот участок коры, который воспринимает индивидуальный сигнал, входит в состав психо-нервных элементов, производящих представление о местонахождении пищи, а потому, если вызванное индивидуальным сигналом возбуждение не распространяется преимущественно по путям временных

связей, то оно, согласно правилу сопряженной иррадиации возбуждения, будет в состоянии активировать означенное психонервное объединение: оно обусловит продолжение поведения, но другим путем — через представление.

Из данного теоретического анализа вытекает, что остановка автоматизированного поведения, которая бывает у животного, когда оно попадает из обычной обстановки в необычно измененную, представляет тот момент, когда происходит смена автоматизированного поведения на поведение, направляемое представлением. Можно думать, что тот критический момент в поведении животного, который был отмечен Кёлером (2) и другими в условиях решения трудной задачи, наступает после неудачного автоматизированного поведения и должно быть представляет то самое время, которое необходимо для возникновения представления о путях, ведущих к цели, и для наступления нового поведения согласно этому представлению.

Заключение

Психонервный процесс представления, протекающий в коре мозга, является всегда единым целостным процессом и направляет всегда одно определенное поведение. При этом каждый данный момент может существовать только один такой процесс. Поэтому как в условиях наличия нескольких целей в одном представлении о внешней среде, так и в условиях воздействия двух сигналов, ведущих к разным актам поведения, поведение собаки является единым целостным актом, отвечающим одной цели.

Раз возникшее представление о местонахождении пищи может быть воспроизведено вновь не только спустя несколько минут после его возникновения, но и через две недели, и даже спустя несколько месяцев.

Такая длительность сохранения представления о пище может иметь место даже в том случае, если оно направляло поведение к цели, но последняя ни разу не достигалась.

Представление о внешней среде и о местоположении в ней пищи возникает сразу после одного переживания, но в дальнейшем оно претерпевает определенное изменение. Если оно несколько раз подряд вызывало пищевое поведение без достижения цели, оно ослабевает и даже на время теряет двигательную активность. Но при определенных внутренних условиях, именно при голоде, оно вновь может проявиться с большой активностью.

В определенных случаях, если цель пищевого поведения не достигается, представление о наличии пищи сменяется представлением об его отсутствии. Но это отрицательное представление не всегда удерживает животное от движения к кормушке. При сильной автоматизации пищевого поведения, собака все-таки пойдет к кормушке, хотя при этом обнаруживаются ясные признаки существования представления об отсутствии пищи.

Воспроизведение представления со всей двигательной активностью в начале его возникновения происходит под влиянием любого компонента той внешней среды, которая участвовала в происхождении представления. Если вызываемое им индивидуальное поведение заканчивалось достижением цели только в случае наличия одного начального сигнала, тогда психонервный процесс от этого сигнала приобретает центральное значение в отношении двигательной активности представле-

ния. Психонервные элементы от всей остальной внешней обстановки теряют всякое значение в этом отношении.

С автоматизацией индивидуального поведения двигательная активность представления отходит на задний план, ибо представление перестает направлять поведение. Но эта роль представления выступает каждый раз при нарушении автоматического поведения. Наблюдаемая при этом остановка движения как-раз является тем критическим моментом, когда происходит смена автоматизированного поведения на поведение, направляемое представлением.

Поступило в редакцию
15 января 1934 г.

ЛИТЕРАТУРА

1) Беритов И. и А. Брегадзе. К физиологии поведения на сложное раздражение. 3-е сообщение. Мед. биол. жур., т. V., в. 4, стр. 83. 1929. 2) Кёллер, В. Исследование интеллекта человекоподобных обезьян. 1921. Русск. пер. 1930.

STUDIES ON THE INDIVIDUAL BEHAVIOR IN DOGS

VII. On the dynamics of individual behavior

I. Beritoff

From the Physiological Department of the Institute of Experimental Biology at the Tiflis University

The psycho-nervous process of imagination, taking place in the cerebral cortex, always represents a single integral process, and always directs some definite behavior. And, at any given moment, only one process of that kind can exist. Therefore, under conditions of several goals in one imagination of the external environment, as well as under conditions of the influence of two signals that lead to different kinds of behavior, the behavior of the dog always represents a unified integral conduct, that answers a single purpose.

The once arisen imagination of the location of food can bereproduced not only a few minutes after its rise, but also a fortnight and even many months later.

This long duration of an imagination of food may take place even in case it has directed the behavior towards a goal that has never been reached.

The imagination of food arises immediately after a single experience, but further on it suffers a certain change. If it has many a time called forth a certain behavior without reaching the goal, it weakens and even loses its motor-activity for a while. But under certain intrinsic conditions, viz. when the animal is hungry, it can reappear with great intensity.

In certain cases, if the goal of the food-behavior is not reached, the imagination of the presence of food is replaced by the imagination of its absence. But this negative imagination does not always prevent the animal from moving towards the foodbox. If the automatization of food-behavior is very strong, the dog will all the same go to the food-box, although displaying distinct signs, that there exists an imagination of the food being absent.

The reproduction of the imagination with all its motoractivity at the beginning of its rise takes place under the influence of any component of the external environment, that has taken part in the original rise of the imagination.

But, if the individual behavior called forth by this imagination would have ended in reaching the goal only in case starting signal has been present, then the psycho-nervous process called forth by this signal assumes the central significance in respect of the motor-activity of the imagination. The psycho-nervous elements from the whole external situation would lose all its importance in this respect.

With the automatization of the individual behavior, the motor-activity of the imagination retreats to the back-ground, for the imagination ceases to direct the behavior. But this rôle—to direct the behavior-reappears every time, when the automatic behavior is disturbed. The cessation of the movements for a moment that can be here observed, just represents the critical moment, when the change of an automatized behavior into a behavior directed by the imagination takes place.

УСЛОВНЫЕ СЛЮНООТДЕЛИТЕЛЬНЫЕ РЕФЛЕКСЫ ЧЕЛОВЕКА В СОПОСТАВЛЕНИИ С ДАННЫМИ СОЗНАНИЯ ИСПЫТУЕМОГО СУБЪЕКТА*

А. К. Ленц

(Минск)

Продолжая работы по исследованию условных слюноотделительных рефлексов человека (1—12), я поставил себе цель — подойти экспериментальным путем к выяснению связи выработанной системы условных рефлексов с теми психическими процессами, выражением которых является оценка испытуемым ситуации эксперимента.

Эта оценка, т. е. ряд сознательных актов (суждений, замечаний) испытуемого, фиксируется в виде краткого протокола, который испытуемый ведет во время производимого эксперимента.

Такая задача исследования естественным образом возникла, во-первых, из того обстоятельства, что испытуемые по окончании эксперимента часто сами описывают свои субъективные переживания, относящиеся, например, к характеристике тех или иных раздражителей, к предполагаемому слюноотделительному эффекту, или же к самочувствию их во время всего опыта, отдельного его момента и т. п.; во-вторых, и экспериментатор, имея перед собой наделенное сознанием и речью „экспериментальное животное“, нередко находит повод по окончании эксперимента задать те или иные вопросы относительно особенностей реагирования субъекта. Таким образом, стараясь сохранить в строгости все основные требования обстановки исследования условных рефлексов, я ввел в эту обстановку новый момент, именно регистрацию показаний испытуемого, проводимую по определенным, необременительным правилам.

Главным мотивом, определившим данную тему, было мое стремление приблизиться к разрешению вопроса о соотношении процессов сознания, имеющих свой материальный субстрат, с настоящими, так сказать, чисто Павловскими условными слюноотделительными рефлексам, также имеющими материальный мозговой субстрат.

Иными словами, я решил хотя бы частично осветить вопрос о соотношении психики и условных рефлексов.

Методика исследования была следующая. У взрослого испытуемого (врач В., 29 л., ж.) вырабатывалась, по приему стереотипа (15—17), серия положительных и отрицательных рефлексов, по следующему порядку:

Схема эксперимента

Условные раздражители	Время действия условного раздражителя	Знак условного раздражителя
1. Стук метронома (120 раза в 1' (M_{120}))	30"	+
2. Звонok (3 в.)	30"	+
3. Стук метронома (100 раз в 1) (M_{100})	30"	—
4. Белый свет (электр. лампа 25 св.) (бел. св.)	30"	+
5. Красный свет (эл. лампа 25 св.) (кр. св.)	30"	—
6. Сильный звук (радиотонвариатор сист. Ю. М. Веремецко) (силн. зв.)	30"	+

Из приведенной схемы видно, что испытуемому давалось всего 6 условных раздражителей, причем четыре из них (M_{120} , звон., бел. св. и сильн. звук) были положительными (подкрепляемыми), а два (M_{100} и кр. св.) — отрицательными (неподкрепляемыми). Каждый раздражитель действовал в течение 30", после чего положительные раздражители подкреплялись.

Промежуток времени между последовательными раздражителями всегда равнялся 6 минутам (от начала предыдущего раздражителя до начала последующего). Подкрепление состояло в даче равных кусков шоколадных конфет (фабр. „Коммунарка“, Минск); конфета выдвигалась через прорез экспериментального экрана в небольшой „кормушке“ в поле зрения испытуемого, причем испытуемый брал ее рукой и немедленно ел, согласно данной в первый опытный день инструкции.

Для регистрации слюноотделения служили: серебряная воронка, по образцу Lashley и Красногорского, надевавшаяся на отверстие протока parotis; трубка, соединяющая полость воронки со слюноприемником; самый слюноприемник в виде стеклянной баночки, закрытой резиновой пробкой; трубка, передающая воздушное давление от слюноприемника к измерительной трубке; измерительная трубка Гангке, со шкалой, на которой регистрировалось движение столбика окрашенной жидкости. Величина продвижения этого столбика служила мерилом слюноотделительного рефлекса. В нашей шкале одно деление соответствовало 0,55 капли.

Всего было проведено 29 экспериментальных сеансов, в период с 15/XII 1932 г. по 29/IV 1933 г. в заведываемой мной лаборатории по изучению высшей нервной деятельности Института психоневрологии Белорусской академии наук.

Следует отметить некоторые данные, касающиеся испытуемого субъекта. В качестве такового выступала моя сотрудница, осведомленная о теории и технике условных рефлексов и служившая уже испытуемой в проведенной мною работе с длинными следовыми рефлексам (8, 10, 11). У нее были выработаны в период с 10/I 1928 г. по 4/VI 1929 г. условные рефлекс на звонок, с дифференцировкой к нему, на зеленый свет с дифференцировкой к нему (красный свет), рефлекс на касалку (с дифференцировкой по ритму), рефлекс на метроном 120 с дифференцировкой (метроном 100). Что касается звонка, то на него последовательно был выработан следовой рефлекс на 1', на 2', на 5', на 10' и на 11'.

Наиболее длинный следовой рефлекс представлял собой такую процедуру: звонок звучал 30", затем шла пауза в течение 1 1/2', после чего давалось подкрепление. Подробности имеются в моей работе о длинных следовых рефлексам (10, 11). С половины 1929 г. по декабрь 1932 г. систематических занятий по условным рефлексам с этой испытуемой я не вел, за исключением короткого периода в марте 1932 г., когда я с особой целью пробовал ритмические раздражения метрономом 120, через 5', а затем через 8', с постоянным подкреплением. Затем после этого я с этой испытуемой не работал до 15/XII 1932 г., когда сразу приступил к данной работе.

Для ведения протокола испытуемой предложено было с опыта № 3, т. е. после применения указанной выше системы раздражителей в двух первых сеансах:

- 1) отмечать знаком + название раздражителя, на который она ожидает подкрепления;
- 2) знаком —, когда на данный раздражитель она подкрепления не ожидает;
- 3) отмечать коротко те мысли и соображения, а также всякие данные самочувствия и самонаблюдения, которым испытуемая придает значение в отношении производимого эксперимента. Никакой разговор во время эксперимента не допускается.

Особенности техники и регистрации результатов эксперимента были описаны в наших прежних работах. Отмечу только, что так наз. неизбежное (промежуточное) слюноотделение у данной испытуемой имеет весьма незначительную величину (в среднем не выше 1/2 капли в 30") и никакой помехи представлять не могло, в особенности принимая во внимание вполне достаточную величину условных рефлексов.

Результаты первого эксперимента следующие:

№ 1 15/XII 1932 г.

Метр. ₁₂₀	+		+ 2,0	дел. шкалы	} Промежуток между раздражителями всегда равен 6'
Звонок	+		+ 0,1	" "	
Метр. ₁₀₀	+		+ 0,1	" "	
Бел. св.	+		+ 4,1	" "	
Красн. св.	—		+ 2,5	" "	
Сильн. зв.	+		0	" "	

Знаки (+) обозначают подкрепляемые раздражители, знаки (—) — неподкрепляемые.

Из приведенных данных видно, что кроме нового раздражителя „сильн. зв.“, остальные дали незначительные положительные величины.

Во втором эксперименте, являвшемся по постановке полной копией предыдущего, три раздражителя, а именно M_{120} , бел. св. и сильн. зв., дают повышение слюноотделительного эффекта, а три остальных, т. е. звонок, M_{100} и кр. св. дают торможение. Вот эти данные:

№ 2 21/XII 1932 г.

Метр. ₁₂₀	+		+ 5,5
Звонок	+		0
Метр. ₁₀₀	—		+ 0,2
Бел. св.	+		+ 6,9
Кр. св.	—		— 0,4
Сильн. зв.	+		+ 5,9

Таким образом, с этого эксперимента условные рефлексы на M_{120} , бел. св. и сильн. звук уже можно считать выработавшимися. Из этих раздражителей на M_{120} у испытуемой был в свое время выработан прочный рефлекс, что же касается белого света и сильного звука, то они в прежних сериях экспериментов не фигурировали.

Отставание выработки рефлекса на звонок является понятным из того обстоятельства, что в прежних сериях опытов рефлекс на звонок был прочным следовым рефлексом, подкреплявшимся после 10 $\frac{1}{2}$ -минутной паузы.

Что касается быстрой выработки дифференцировок на M_{100} и кр. св., то она объясняется тем, что эти дифференцировки были прочными в прежних сериях экспериментов, имевших место 3 $\frac{1}{2}$ года назад.

Уже на 5-й экспериментальный день вырисовывается определенное взаимоотношение величин условных рефлексов на различные раздражители.

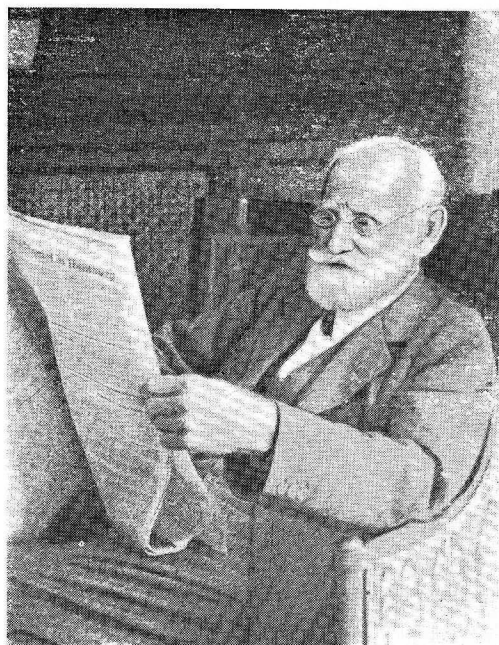
№ 5 2/I 1933 г.

Метр. ₁₂₀	+		+ 3,8
Звонок	+		+ 6,1
Метр. ₁₀₀	—		+ 1,5
Бел. св.	+		+ 6,8
Кр. св.	—		+ 1,2
Сильн. зв.	+		+ 7,6

На первом месте становится рефлекс на сильный звук (7,6), на следующем — рефлекс на белый свет (6,8), далее идут рефлекс на звонок (6,1) и на метроном (3,8). Расположение рефлексов звуковых раздражителей соответствует правилу зависимости от силы раздражителя. Что касается белого света (эл. лампа в 25 св.), то, несмотря на сравнительно незначительную абсолютную силу этого раздражителя, он оказывается относительно сильным (выше звонка) для данной нервной системы.



И. П. Павлов
(1886 г.).



И. П. Павлов
(Берлин, 1931 г.).

В дальнейших экспериментах система выработанных рефлексов укреплялась, причем отдельные применения в указанном взаимоотношении величин наблюдались только в виде исключения.

Максимальные величины рефлексов дал опыт № 9, прошедший при повышенной пищевой возбудимости, о чем свидетельствует и запись в протоколе испытуемой после дачи первого раздражителя: „ела с удовольствием“.

№ 9 24/I 1933 г.

Метр. ₁₂₀	+		+ 10,2
Звонок	+		+ 11,2
Метр. ₁₀₀	—		+ 0,4
Бел. св.	+		+ 14,6
Кр. св.	—		+ 0,7
Сильн. зв.	+		+ 19,3

Менее эффективны, но также доказательны, в смысле стойкости указанной градации рефлексов, эксперименты №№ 10—12.

№ 10 26/I 1933 г.

Метр. ₁₂₀	+		+ 5,8
Звонок	+		+ 7,6
Метр. ₁₀₀	+		0
Бел. св.	+		+ 10,1
Кр. св.	—		— 0,2
Сильн. зв.	+		+ 10,4

№ 11 29/I 1933 г.

Метр. ₁₂₀	+		+ 4,0
Звонок	+		+ 6,1
Метр. ₁₀₀	—		— 0,4
Бел. св.	+		+ 9,8
Кр. св.	—		0
Сильн. зв.	+		+ 11,1

№ 12 3/II 1933 г.

Метр. ₁₂₀	+		+ 6,8
Звонок	+		+ 5,6
Метр. ₁₀₀	—		+ 1,2
Бел. св.	+		+ 10,2
Кр. св.	—		— 0,3
Сильн. зв.	+		+ 17,9

В эксперименте № 12 звонку предшествовал скрип двери в соседней комнате, связанный с входом сотрудника. Этот посторонний раздражитель несколько понизил величину рефлекса на звонок.

Резюмируем итоги этих 12 экспериментов:

У испытуемой выработана система условных рефлексов на сильный звук радиотоннвариатора, на белый свет (лампочку), на звонок и метроном (120 раз в 1') и дифференцировки на красный свет и метроном (100 раз в 1'). Средние величины условного слюноотделения за 12 опытных дней на указанные раздражители показаны в следующей таблице:

Сильн. зв.		+ 12,6
Бел. свет		+ 9,9
Звонок		+ 6,2
Метр. ₁₂₀		+ 5,1
Кр. св.		— 0,1
Метр. ₁₀₀		+ 0,2

Как в прежних работах с данной испытуемой, так и в данной подтвердились ее качества — субъекта, у которого очень быстро вырабатываются новые положительные условные рефлексы и тормозные процессы, причем те и другие оказываются стойкими. Что касается понимания данной задачи, то оно было полным, о чем свидетельствуют данные протокола, в котором испытуемая всегда обозначает названия подкрепляемых раздражителей знаком $+$, а неподкрепляемых — знаком $(-)$. Следует отметить, что в проделанной первой части экспериментов данные субъективной оценки ситуации находятся в полной гармонии со слюноотделительным эффектом. Знание, например, того, что на белый свет последует через 30'' подкрепление в виде конфеты сопровождалось ожиданием конфеты, и в протоколе отмечалось: „белый свет $+$ “. Наоборот, знание того, что на красный свет и на метроном₁₀₀ подкрепления не бывает, не сопровождалось ожиданием конфеты, и против сокращенных названий данных раздражителей в протоколе ставились испытуемой знаки $-$.

Решив на основании прошлых моих опытов, что данная испытуемая должна быстро справиться с коренным изменением ситуации, я в 13-м эксперименте перевернул всю ситуацию, а именно — без предупреждения перестал подкреплять все ранее подкреплявшиеся раздражители (M_{120} , звонок, бел. св. и сильн. звук) и стал подкреплять ранее неподкреплявшиеся раздражители (M_{100} и красн. свет). Порядок раздражителей остался прежним.

Соответственный эксперимент дал полную перемену знаков в стереотипе.

№ 13

Метр. ₁₂₀ —		+ 6,2 дел.
Звонок —		+ 5,1
Метр. ₁₀₀ +		- 0,2
Бел. св. —		+ 6,0
Кр. св. +		+ 0,1
Сильн. зв. —		+ 6,6

Рассматривая полученные величины чисто объективно, мы видим здесь некоторое угнетение центров положительных рефлексов, причем намечается тенденция к уравнивательной фазе тормозного процесса. Если мы имели до сих пор отношения средних величин в таком виде:

$$\text{сильн. зв. : бел. св. : звонок : } M_{120} = 12,6 : 9,9 : 6,2 : 5,1,$$

то в данный день это отношение преобразуется в следующее:

$$\text{сильн. зв. : бел. свет. : звонок : } M_{120} = 6,6 : 6,0 : 5,1 : 6,2.$$

Это стремление прежних положительных рефлексов к уравниванию особенно ясно выступит, если мы сопоставим диаграмму, изображающую максимальные цифры рефлексов, полученные в эксперименте № 9 (рис. 1), с диаграммой эксперимента № 13 (рис. 2).

Обратимся теперь к субъективному состоянию испытуемой и посмотрим, что произошло в ее сознании в день перемены знаков всех раздражителей на обратные. Приведем протокол этого дня, дополнив его данными расспроса, произведенного по окончании эксперимента.

Выписка из протокола № 13:

1. $M_{120} +$ „Слюны нет во рту. Смешит то, что метроном не подкреплен“. „Думала, что экспериментатор хотел пустить M_{100} и оттого не подкрепил“. (Величина рефлекса: $+ 6,2$).

2. Звонок $+$ „Казалось, что и на звонок не будет подкрепления, но сомневалась. Хотела конфету, но не очень огорчилась“. (Рефлекс $= + 5,1$).

3. M_{100} — „Почему-то подкреплен. Сообразила, что наверное все отрицательные будут подкрепляться, а положительные нет“. (Рефлекс = $-0,2$).

4. Бел. св. + „Во время света думала, что не дадут подкрепления, но не была в этом уверена“. (Рефлекс = $+6,0$).

5. Красн. св. — „Думала после подкрепления о том, что из красного вырабатывается хороший положительный раздражитель, лучше чем белый“. (Рефлекс = $+0,1$).

6. Сильн. зв. — „Знала, что наверное подкрепления не будет“. (Рефлекс = $+6,6$).

Из заметок испытуемой ясно, что уже с 3-го (тормозного) раздражителя она сообразила смысл изменения обстановки эксперимента. Правда, на 4-м раздражителе она обнаруживает некоторые колебания, но к концу сеанса убедилась в правильности своей догадки. Неподкрепление первых двух раздражителей и подкрепление третьего дали уже ей повод заподозрить, что дело идет о полном перевороте системы. Однако, неполная устойчивость новой установки

психики сказалась в том, что знаки раздражителей расставлены в протоколе по старому их значению, чему соответствуют и величины рефлексов, при общем все же снижении слюноотделительного эффекта и отмеченной уже тенденции к уравниванию.

При следующем опыте замечалось

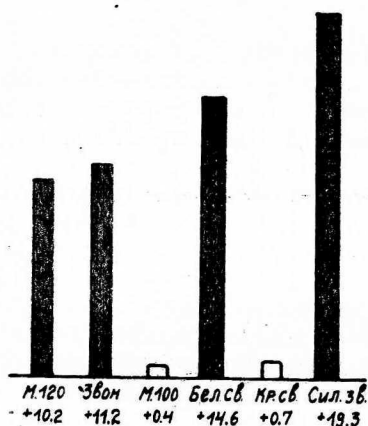


Рис. 1.

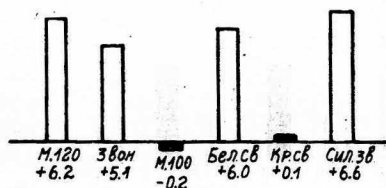


Рис. 2.

Во всех диаграммах черным цветом обозначены рефлексy на подкрепляемые раздражители; белым цветом — на неподкрепляемые раздражители.

то же колебание сознания: испытуемая продолжает ставить плюс при прежде подкреплявшихся, а теперь неподкрепляемых раздражителях (M_{120} , звон, бел. св. и сильн. зв.), и минусы — при прежде неподкреплявшихся, а теперь подкрепляемых рефлексах (M_{100} и кр. св.). Отдельные замечания в протоколе соответствуют ее неуверенности. Например при красном свете испытуемая отметила: „Кр. свет: знаю, что +, но привыкла как —“.

Первая половина следующего эксперимента пропала, вследствие технического недочета (слабо сидела воронка). После пересадки воронки получились для последних раздражителей следующие цифры:

№ 14

Белый свет — + 2,1
Красн. свет + + 2,5
Сильн. звук — + 7,0

По этим данным можно было думать, что рефлекс на красный свет начинает вырабатываться, а на бел. св. и сильн. звук начинает гашаться.

Перед следующим опытом было пояснено, что новая постановка раздражителей будет теперь применяться постоянно, во всех следующих экспериментах. С этого времени в протоколах ошибочная оценка

знака раздражителей встречается лишь изредка. Испытуемая действительно знает, какие раздражители будут подкрепляться, а какие — нет, и в большинстве случаев (исключения разобраны ниже) делает правильные отметки.

Можно было с этого момента ждать быстрой выработки рефлексов на M_{100} и красн. св. и быстрого угашения рефлексов на M_{120} , звон., бел. св. и сильн. зв. На деле оказывается не то.

Вот что дает следующий эксперимент:

№ 15 14/II 1933 г.

Метр. ₁₂₀	—		— 0,8
Звонок	—		— 0,2
Метр. ₁₀₀	+		+ 0,1
Бел. св.	—		+ 0,2
Кр. свет	+		— 0,6
Сильн. зв.	—		+ 3,0

Таким образом, только сильн. зв., против названия которого испытуемая правильно поставила знак минус, дал положительный эффект, и то значительно ниже средней величины этого рефлекса (12,6) в прежних опытах. На всех остальных данных ясно отразился тормозный процесс.

Здесь уместно будет вспомнить об аналогичных (в некоторой степени, конечно,) явлениях, с которыми встретились в своих работах со стереотипом на собаках Соловейчик (15) и Воробьев (16). Изменение в порядке раздражителей в стереотипе, замена одного раздражителя другим и т. п. вызывало нарушение высшей нервной деятельности животных, в виде резкого торможения рефлексов.

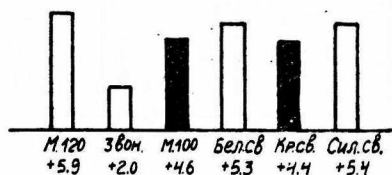


Рис. 3.

После описанного „тормозного“ дня идет ряд сеансов (с 16-го по 23-й), в течение которых, выражаясь образно, старые рефлексy (на M_{120} , звонок, бел. св. и сильн. зв.) борются за свое существование и дают то один, то другой, а иногда и все, отчетливые положительные цифры, часто превышающие цифры медленно вырабатывающихся молодых рефлексов на M_{100} и красн. св. Приведу диаграмму, относящуюся к эксп. № 17, в котором все раздражители дают положительный эффект (рис. 3).

Значительный интерес представляют некоторые высказывания испытуемой в этом эксперименте. Расстановка знаков по раздражителям правильная, т. е. соответствующая новым значениям каждого раздражителя. Только при звонке испытуемая сначала поставила +, затем —.

После первого раздражителя M_{120} — имеется в протоколе следующее замечание: „Знаю, что конфеты (=подкрепления) не будет; но все раздражители (M_{120} , бел. св., звонок и сильн. звук) кажутся положительными“. Таким образом, „борьба за существование“ прежних рефлексов, подлежащих заторможению, частично отражается в сознании субъекта, наряду со знанием новой ситуации. При красном свете испытуемая пишет: „все-таки белый свет больше возбуждает“. По диаграмме видно, что, несмотря на увеличение условных рефлексов на новые положительные раздражители (M_{100} и красн. св.),

величины рефлексов большинства неподкрепляемых уже в течение 5 сеансов раздражителей превышают рефлекс на M_{100} и красн. св.

Отсюда уже вполне ясно, что одного знания того, дадут ли на тот или иной раздражитель подкрепление или нет, недостаточно, как для образования прочного нового рефлекса, так и для заторможения старого.

В следующих сеансах (№ 18—19) новые рефлексy вновь отстают от некоторых старых, причем в обоих сеансах максимум слюноотделения падает на сильный звук, а рефлекс на метр.₁₀₀ в опыте № 19 оказался даже совсем заторможенным. Приведу соответственные цифры:

№ 18 27/II 1933 г.

Метр. ₁₂₀	—		+ 0,7
Звонок	—		+ 1,7
Метр. ₁₀₀	+		+ 1,9
Бел. свет.	—		— 0,7
Кр. свет	+		+ 2,3
Сильн. зв.	—		+ 4,7

№ 19 6/III 1933 г.

Знаки, поставлен-
ные испытуемой
в протоколе

Метр. ₁₂₀	—		+ 1,6	—
Звонок	—		+ 2,6	—
Метр. ₁₀₀	+		— 0,4	+
Бел. св.	—		+ 0,7	—
Красн. св.	+		+ 6,2	+
Сильн. зв.	—		+ 8,7	—

Между тем, сознание переключилось целиком на новую установку. Ошибок в оценке значения раздражителей нет.

Так как по прежним опытам с данной испытуемой я привык к тому, что положительные и отрицательные рефлексy вырабатываются у нее чрезвычайно быстро (2—3 сочетания), то я решил, что в данном случае особая трудность задачи состоит в перегрузке нервной системы тормозными (неподкрепляемыми) раздражителями. Действительно, первый стереотип содержал 4 положительных и 2 тормозных раздражителя; новый перевернутый стереотип содержал, наоборот, 4 отрицательных и 2 положительных раздражителя. В виду этого с 20-го эксперимента я ввел на первом месте новый положительный раздражитель — свет синей электрической лампочки.

20-й сеанс дал следующие цифры:

№ 20 8/III 1933 г.

Син. свет	+		+ 1,3
Метр. ₁₂₀	—		— 0,2
Звонок	—		+ 9,1
Метр. ₁₀₀	+		+ 6,5
Бел. св.	—		+ 2,7
Красн. св.	+		+ 4,8
Сильн. зв.	—		+ 2,3

„Магического“ действия синий свет не проявил. Из старых рефлексов на этот раз вышел вперед рефлекс на звонок. Тем не менее, как это обнаружилось и в следующих экспериментах, самый упорный из старых раздражителей — сильный звук, начинает теперь отчетливо терять свой положительный эффект. Мы увидим, что срав-

нительно скоро угаснут и остальные рефлексы на давно уже неподкрепляемые раздражители (M_{120} , бел. св. и звон.).

В протоколе при введении синего света испытуемая пишет: „Синий свет?... подкреплен“. После подкрепления синего света было пояснено, что в остальном порядок раздражителей будет прежним. Положительный эффект этого нового раздражителя объясняется очевидно тем, что он стоит на месте M_{120} , на который до этого слюноотделение еще отмечалось.

Приведем теперь все цифры последующих экспериментов, которые закончились выработкой нового стереотипа, противоположного первому. Для оттенения истории отдельных раздражителей в этих экспериментах, мы расположим цифры отдельных рефлексов в горизонтальных рядах:

Сводная таблица экспериментов № 21—29

Выработка нового стереотипа

№№ экспериментов	21	22	23	24	25	26	27	28	29
Син. свет.	+ 3,7	+ 1,6	+ 1,3	+ 1,7	+ 0,2	+ 4,8	+ 0,6	+ 0,4	+ 1,9
M_{120}	+ 1,5	+ 4,2	- 0,5	- 0,3	+ 0,2	0	- 0,2	+ 1,8	0
Звонок	+ 2,9	+ 6,3	- 1,0	+ 1,6	+ 2,4	0	+ 1,0	- 1,0	+ 1,1
M_{100}	+ 4,8	+ 6,3	+ 2,9	+ 10,3	+ 7,3	+ 5,9	+ 8,6	+ 5,1	+ 13,2
Бел. св.	+ 6,4	+ 2,7	+ 4,1	0	+ 1,8	- 0,6	+ 0,4	0	+ 0,9
Красн. св.	+ 8,0	+ 4,0	+ 2,3	+ 9,8	+ 10,2	+ 8,5	+ 14,7	+ 9,1	+ 6,7
Сильн. зв.	+ 2,8	+ 1,7	+ 0,7	+ 1,1	+ 1,5	+ 0,8	- 0,5	- 1,6	+ 2,1

В опыте № 23 — последний взлет рефлекса на белый свет, и затем ни один из так долго сопротивлявшихся угашению рефлексов уже не достигает сколько-нибудь значительной величины. С этого же момента новые положительные рефлексы (на M_{100} и кр. св.) сразу укрепляются. Особенно показательны в этом отношении сеансы 26 и 27, где крупным величинам рефлексов на M_{100} и кр. св. противостоит торможение на M_{120} , звонок, бел. св. и сильн. зв. Что касается синего света, то мы закончили работу на малых его величинах. Молодой и слабый раздражитель — он не успел еще дойти до своего максимума, но он и не интересовал нас, так как мы его ввели в качестве временного „лечебного“ средства.

Итак, новый стереотип может считаться выработанным с эксп. № 24, в котором сразу повышаются величины условных рефлексов на M_{100} и кр. св., тогда как рефлексы на M_{120} , звонок, бел. св. и сильн. зв. окончательно тормозятся. Наиболее отчетливо проявился новый стереотип в эксп. № 27, диаграмму коего я привожу (рис. 4).

Прошедшая в моих экспериментах серия фактов может быть формулирована следующим образом.

Система условных рефлексов на стереотипно повторяющийся ряд раздражителей, разделенных промежутком в 6', выработалась легко и быстро. Величины полученных рефлексов становятся в определенное соотношение, причем наибольший эффект дает сильный звук, затем белый свет, далее звонок и метроном 120. Одновременно выработаны дифференцировки на красный свет и метроном 100.

Данные протокола, ведущегося испытуемым субъектом, находятся в полной гармонии со слюноотделительным эффектом. Раздражители, на которые испытуемый ожидает подкрепления, обозначаются им,

согласно предварительной инструкции, знаком $+$; раздражители, на которые он подкрепления не ожидает, оцениваются знаком $-$. Такая оценка совпадает, уже начиная с 3-го эксперимента, с соответствующим слюноотделительным эффектом. В этой части исследования знание (о том, что подкрепление на данный раздражитель будет или, при дифференцировках, — не будет), сопровождаемое ожиданием пищевого агента, и работа корковых центров, возбуждение которых вызывает слюноотделительный эффект, совпадают друг с другом и при этом соответствуют реальным соотношениям. Напр., раздается сильный звук радиотонвариатора. Испытуемый субъект делает в протоколе отметку: „Сильн. зв. $+$ “; он знает, что подкрепление будет, ожидает его и в то же время выделяет определенное количество слюны; раздается стук метронома с частотой 100 раз в 1'. Испытуемый делает в протоколе отметку: „М₁₀₀ —“; он знает, что подкрепления не будет и не ожидает его; слюноотделительный эффект отсутствует или минимален.

С 13-го эксперимента (7/II 1933 г.) обстановка коренным образом меняется. Подкреплявшиеся раньше раздражители становятся неподкрепленными; неподкреплявшиеся начинают систематически подкрепляться. Происшедшая перемена осознается субъектом.

Оказалось, что несмотря на переключение сознания на новую установку, условные рефлексы обнаруживают резкую инертность, долго еще давая положительные цифры. Подвижности сознания противостоит инертность условных рефлексов.

Осознать условный раздражитель и давать рефлекс за него — не одно и то же.¹ Нервные процессы, лежащие в основе наших психических процессов, имеют иные закономерности, чем нервные процессы, лежащие в основе условных рефлексов, хотя и те и другие связаны с деятельностью корковых центров.

С другой стороны, было бы неправильно думать, что условно-вегетативные рефлексы, к числу которых принадлежат и условные слюноотделительные рефлексы, происходят совершенно вне зависимости от психических процессов, хотя несомненно все вегетативные рефлексы обладают известной автономией, откуда и самое название „автономной“ нервной системы. Помимо примеров, когда представление (вспоминание) кислого предмета вызывает слюноотделение, отвратительного — вызывает рвоту, страшного — расширение зрачка, учащение пульса и т. д., мы остановимся на данных этой же работы.

Прежде всего еще раз отметим, что при выработке первичного стереотипа, шедшей сравнительно быстро, мы имели полную гармонию между психикой и эффектом. Вряд ли можно думать здесь о факторе знания, как о чем-то безразличном, не влияющем вовсе на скорость выработки рефлекса.²

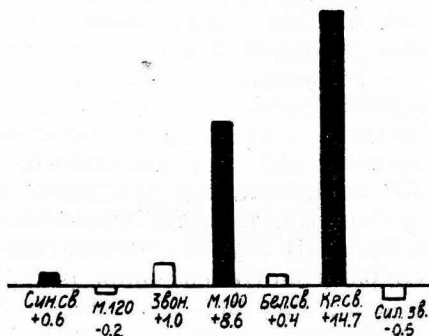


Рис. 4.

¹ Күрpers (18), считает, что условные рефлексы суть проявления психики, „актуализация знания“. Однако, наши эксперименты опровергают эту точку зрения.

² Кстати сказать, лучших испытуемых мы находили главным образом среди научных работников. Встречались, впрочем, среди них и испытуемые, у которых, несмотря на значительное число раздражений, прочные условные рефлексы не вырабатывались,

Иное дело — после перевертывания стереотипа. Здесь старые рефлексy не исчезают, несмотря на знание новой ситуации и на повторное неподкрепление. Но присмотримся поближе к некоторым заявлениям испытуемой в период как бы хаотических реакций, когда процесс начинается с торможения, затем все раздражители дают положительный эффект, далее — наряду с намекающей выработкой новых рефлексов выскакивает то один, то другой из старых рефлексов и т. д. Мы видели, что несмотря на понимание смысла происшедшей перемены („сообразила, что наверное все отрицательные будут подкрепляться, а положительные нет“, см. протокол № 13), полной уверенности у испытуемой нет. Правда, „уверенность“ есть субъективный и растяжимый термин. В нашем распоряжении, однако, целый ряд данных протокола, которые мы можем сопоставить со слюноотделительным эффектом.

Для того чтобы разобраться в деталях протокольных записей и выяснить их связь с ситуацией, поведением испытуемой и секреторным эффектом, мы выделим три вопроса, которые осветим по очереди. Первый — это вопрос о соответствии оценки с оцениваемой ситуацией (адекватность оценки); второй вопрос касается соответствия оценки с секреторным эффектом; третий — вопрос о сонливости, выступившей в определенный период экспериментальных занятий.

Особенностью моей настоящей работы является то, что при воспроизведении перед испытуемой определенного раздражителя, она должна в протоколе обозначить, оценивает ли она данный раздражитель как положительный, т. е. такой, за которым (всегда через 30" от начала его действия) последует подкрепление, или как отрицательный, т. е. такой, за которым не должно последовать подкрепления. В случае положительной оценки испытуемая ставит против сокращенного названия раздражителя знак +, в случае отрицательной оценки, знак —. Отсюда понятно, что в первой части моего исследования плюсы должны ставиться после M_{120} , звонок, бел. св. и сильн. зв.; минусы должны ставиться после M_{100} и красн. св. Во второй части исследования — наоборот. Такого рода оценка будет адекватной, т. е. соответствующей экспериментальной ситуации.

Схема адекватной оценки
для первичного стерео-
типа

Метр. ₁₂₀	+
Звонок	+
Метр. ₁₀₀	—
Бел. св.	+
Красн. св.	—
Сильн. звук	+

(радиотонвариатор)

Схема адекватной оценки
для вторичного (перевер-
нутого) стереотипа

Метр. ₁₂₀	—
Звонок	—
Метр. ₁₀₀	+
Бел. св.	—
Красн. св.	+
Сильн. звук	—

Ясно, что акт оценки не сводится к простой графической реакции написания значка + или —. Правильная расстановка знаков является результатом усвоения инструкции и данных, извлеченных из предшествующих экспериментов, в которых имелось стереотипное следование друг за другом указанных раздражителей, с подкреплением

несмотря на полную заинтересованность испытуемого субъекта. К числу таких неспособных испытуемых отношусь и я. Причины таких вариаций не могу пока считать выясненными. С другой стороны, нами доказана возможность выработки условных рефлексов у различных категорий психически больных, даже с выраженным слабоумием. Отсюда, во всяком случае вытекает, что полное понимание ситуации может способствовать успеху, но отнюдь не является необходимым условием, гарантирующим успех.

одних и неподкреплением других. Здесь мы имеем дело с рядом психических процессов, как то: восприятие раздражителя, воспоминание об инструкции и прежнем значении данного раздражителя, суждение о том, последует или не последует подкрепление, решение поставить соответственный знак в протоколе, вытекающее отсюда действие, далее ожидание конфеты. К этому присоединяются еще разного рода ощущения, идущие от полости рта, (например при слюноотделении) и иные добавочные процессы, которые заполняют собой сознание в данный промежуток времени. При переворачивании стереотипа в критическом опыте предупреждения о коренном изменении ситуации намеренно не давалось. Однако смысл этого изменения был угадан испытуемой, что не трудно было сделать, когда стереотип в течение всего эксперимента № 13 предстал в своей прямой противоположности. Перед опытом № 15 было пояснено, что измененный стереотип будет постоянным.

Добавок в виде введенного на первом месте опытного дня (№ 20) синего света также был оговорен.

И тем не менее, в ряде опытов, особенно в непосредственно следующих за изменением стереотипа, мы встречаем в протоколах inadequate оценку раздражителей, главным образом в смысле предоставления знаков, соответствующих первичному стереотипу.

Я уже указал, что в опыте № 13 появившая перемену испытуемая все же ставит знаки попрежнему; то же было и в опыте № 14. В опыте № 15, после специального пояснения, испытуемая тем не менее при M_{120} ставит + и пишет: „знаю, что —, но определенно вначале показалось, что +“. Здесь получается, таким образом, колебание сознания. Звонок и M_{100} оценены правильно; по-новому. Но бел. св. отмечен неправильно знаком +, после чего кр. св. и сильн. зв. получили адекватную оценку. В оп. № 16, в смысле оценки вначале идет все правильно; но против бел. св. стоит + —, с примечанием: „сначала машинально (!) отметила +, а затем исправила —“. При кр. св., адекватно отмеченном плюсом, испытуемая замечает: „Подумала, прежде чем поставить знак“.

Такие двойные знаки встречались эпизодически и в некоторых следующих опытах.

В опыте № 17, испытуемая при M_{120} ставит правильно знак — и поясняет: „Знаю, что конфеты не будет, но все раздражители (M_{120} , бел. св., звонок, сильн. звук) кажутся положительными“. В том же эксперименте при красном свете исследуемая ставит + — и замечает: „Все-таки белый свет больше возбуждает“.

С одной стороны — знание того, что прежние положительные раздражители стали отрицательными; с другой стороны еще в продолжение нескольких сеансов они „кажутся положительными“, иногда еще „машинально“ отмечаются знаком + и как-то возбуждают, а положительный раздражитель — кр. св. кажется „слабее возбуждающим“, чем неподкрепляемый — бел. свет.

Сопоставим эти колебания и ошибки оценки с тем фактом, что прежние рефлексy еще долго дают положительные цифры. Это значит, что корковые центры условных рефлексов еще возбуждаются по инерции, несмотря на отсутствие безусловного раздражителя. Начиная с 20-го эксперимента inadequate оценка исчезает. Только в самом последнем эксперименте против бел. св. был поставлен + —, но + был зачеркнут, с замечанием: „Вначале машинально поставила +, но подкрепления не ждала“.

Так как никаких дефектов памяти и сообразительности испытуемая

не проявляла (ср. первую часть исследования, где не было ошибок и колебаний оценки), то мне думается, что мы можем принять для временного явления адекватности оценки следующее объяснение.

Волна инертного возбуждения, царящего еще в „нижнем этаже“ — в центрах условных рефлексов, захлестнула частично и те центры, которые участвуют в высших процессах мышления, суждения и оценки, что отражается на двигательном аппарате, вызывая „машинальные“, т. е. автоматизировавшиеся двигательные (графические) реакции. Последние, однако, быстро исправляются бодрствующим сознанием, осуществляющим свою критику. Эти высшие сознательные функции не могут однако так же быстро снизить возбуждение корковых центров, связанных с безусловными вегетативными центрами.

При такой трудной задаче, как коренная переделка первичного стереотипа в противоположный, тесно спаявшаяся между собой система первичного стереотипа долго еще проявляет себя слюноотделительным эффектом: „Наверху“ — в психике, — уже все поновому; „пониже“¹ — в области более примитивного невродинамизма, с трудом подавляется возбуждение. Однако, повторное неподкрепление прежних возбуждающих агентов в конце-концов переводит процесс возбуждения в торможение, и, наоборот, повторное подкрепление прежних тормозных агентов переводит связывавшийся с ними процесс торможения в возбуждение. Психика и моторика раньше освоили новый стереотип, чем условные вегетативные центры; последние равнялись по психике, но выравнивались лишь после того, как справилась со своей инертностью.

Нужно сказать, что в этой моей работе лучше выясняются те препятствия, которые представляет собой условно-вегетативная динамика для психики, чем активное влияние психики на выработку нового стереотипа. Последнее влияние можно только предполагать, поскольку после некоторого разлада между условными рефлексами и психикой вновь восстановилось такое же гармоническое соотношение между оценкой раздражителей и слюноотделительным эффектом, какое было в период первичного стереотипа, причем пересилил план, предуказанный психикой. Специальной активации субъекта, для скорейшей ликвидации описанной нами инертности условных рефлексов, наша задача не предусматривала, и этот вопрос будет нами рассматриваться в следующих работах. Наткнувшись на инертность условных рефлексов, я заинтересовался больше этим явлением, чем вопросом об активности психики, несомненно проявляющей себя в разных областях помимо области условно-вегетативных функций организма.

Перейдем теперь к вопросу о соотношении оценки испытуемого субъекта со слюноотделительным эффектом.

Здесь мы в первую очередь остановимся на соответствии той оценки, которая выражается обозначением данного раздражителя знаком + или —, процессу возбуждения или процессу торможения секреторного центра слюнной железы. В периоде первичного стереотипа вопрос этот разрешается просто. Начиная с 4-го эксперимента уже наметились отчетливые рефлексы на M_{120} , звонок, белый св. и сильн. зв. и дифференцировки на M_{100} и красн. свет. Расстановка знаков вполне соответствовала эффекту как в этом эксперименте,

¹ Разумеется, этим я не хочу дать какой-либо локализационной схемы, а говорю лишь в смысле перехода от функций условно-рефлекторных к более высоким невродинамическим функциям („психическим“).

так и во всех последующих (до № 12 включительно), за исключением 3 случаев внешнего торможения, вызванного посторонними раздражителями.

Иное дело — после перемены стереотипа. Мы помним, что несмотря на усвоение смысла перемены, испытуемая в течение 2 первых экспериментов с новым стереотипом автоматически ставит знаки по-прежнему. В эксперименте № 15 за исключением бел. св. (+), знаки расставлены уже правильно. Как обстоит при этом дело со слюноотделительным эффектом? Оказалось (см. выше, опыт № 15), что все рефлексy дают величины близкие к 0, за исключением рефлекса на сильный звук, давшего 3,0 деления. А сознание между тем оценивает этот последний раздражитель как отрицательный (—), без всяких оговорок.

Такие случаи свидетельствуют о диссоциации между психической оценкой и слюноотделительным эффектом, причем, в смысле соответствия реальности, психика права, а слюна выделяется понапрасну, так как подкрепления на данный раздражитель не дается.

При обозначающей выработке нового стереотипа диссоциация между показаниями психики и эффектом исчезает и сменяется, как в первой части работы, полной гармонией.

Остановимся теперь на явлениях сонливости, которые, как установлено школой И. П. Павлова, являются следствием иррадиации торможения на значительную часть поверхности коры больших полушарий. В период выработки первичного стереотипа с сонливостью мы не встретились ни разу. Не было ее и в первых экспериментах после изменения стереотипа (эксперимент № 15—16). В эксперименте № 17 испытуемая отмечает небольшую дремоту в паузе между M_{120} (+5,9) и звонком (+2,0); между тем в этот день неподкрепляемые раздражители давали еще положительные цифры.

Особенно упорно дает себя знать сонливость в тот период экспериментов, когда начинают исчезать рефлексy на прежде подкреплявшиеся раздражители (M_{120} , звонок, белый свет и сильный звук), и прочно устанавливаются рефлексy на недавно подкрепляемые, прежде бывшие тормозными раздражители (M_{100} , красн. свет).

Об этом свидетельствуют записи в протоколах испытуемой. В опыте № 18 между M_{120} (+0,7) и звонком (+1,7) испытуемая дремала; в это время слюноотделение исчезло, и наблюдалось медленное отхождение жидкости в трубке Ганике влево, что указывало на понижающееся давление в слюнной железе. Это явление, изучаемое в настоящее время моим сотрудником Ю. Х. Сегаль, было мною описано как признак сна в моей работе о следовых рефлексy под названием „отрицательного слюноотделения“.

В следующих опытах сонливость, дремота, зевота и борьба с этими явлениями продолжаютсЯ. Интересно, что это не мешает вырабатываться новому стереотипу. Я думаю, что эта сонливость как-раз есть не что иное как иррадиация торможения угашаемых рефлексy, к которой может быть присоединяется и отрицательная индукция, являющаяся следствием вновь образующихся положительных рефлексy (на M_{100} и красн. свет). Нарастание сонливости идет на протяжении приблизительно трех-четырех опытов, а затем, к моменту окончания концентрации торможения в очагах прежнего возбуждения и выработки новых рефлексy, сонливость постепенно исчезает.

Таким образом, и явление сонливости так же, как указанные в свое время отдельные явления inadequate оценки и диссоциации между психикой и слюноотделительным эффектом, говорит о взаимодействии

между нервной деятельностью, представляемой условными рефлексам (примитивной корковой деятельностью, связанной с подкорковой зарядкой), и высшей нервной деятельностью, представляющей собой нервную динамику психических процессов. В конце-концов инертность условных рефлексов преодолевается, и в последних экспериментах мы получаем выработанный новый стереотип, адекватную оценку ситуации и полную гармонию между показаниями испытуемого и секреторным эффектом.

Резюме

1. Задачей исследования является сопоставление системы условных слюноотделительных рефлексов, выработанной по методике „стереотипа“, с данными сознания испытуемого.

2. Испытуемому предлагается вести во время эксперимента краткий протокол. Он должен отмечать знаком + название раздражителя, на который он ожидает подкрепления, и знаком —, когда он подкрепления не ожидает. Рекомендуются, кроме того, отмечать всякие мысли и соображения по поводу проделываемого эксперимента, а также заносить в протокол те данные самонаблюдения и самочувствия в периоде производимого эксперимента и в связи с ним, которым он придает значение.

3. У нормального взрослого испытуемого легко и быстро выработалась система условных рефлексов на ряд положительных (подкрепляемых) и отрицательных (неподкрепляемых) раздражителей, причем, как в опытах Павловской школы с собаками, величины рефлексов располагаются в определенном, сравнительно постоянном соотношении с силой соответственных раздражителей.

4. При наличии выработанного стереотипа показания испытуемого субъекта и слюноотделительный эффект обнаруживают, как правило, полную гармонию между собой.

5. Внезапная перемена знаков всех раздражителей на обратные (подкреплявшиеся ранее раздражители сразу лишаются подкрепления, а неподкреплявшиеся сразу начинают подкрепляться), несмотря на осознание испытуемым происшедшей перемены, вызывает длительное расстройство системы условных рефлексов. Старые рефлексы, отныне угашаемые, как бы борются за свое существование, долго еще давая волнообразно убывающие положительные цифры; новые рефлексы, переделанные из прежних торможений, постепенно (и тоже волнообразно) нарастают. Таким образом, несмотря на моментальное переключение сознания на новую установку, условные рефлексы обнаруживают значительную инертность. Некоторые колебания и ошибки в оценке раздражителей после переворота стереотипа указывают на взаимодействие условных рефлексов и невродинамизма, лежащего в основе психических процессов. В период выработки нового стереотипа в первое время наблюдается также диссоциация между психической деятельностью и условным секреторным эффектом.

6. В конце-концов новый стереотип вырабатывается, и снова наступает полная гармония между сознательной оценкой ситуации и секреторным эффектом. Таким образом трудная задача раньше всего разрешается психикой, даже в области моторных произвольных актов и позднее всего, спустя значительный ряд экспериментальных сеансов, — разрешение наступает и в области условных рефлексов.

7. Пластичности психики противопоставляются относительная стереотипность и инертность условных рефлексов.

8. Ошибочно думать, что выработка условных рефлексов всецело объясняется „знанием“ результата, связанного с данным раздражителем (Küppers — условные рефлексы это — „актуализация знания“). Осознать условный рефлекс и реагировать слюноотделением на данный раздражитель — не одно и то же. Некоторое влияние психики на скорость выработки условного рефлекса и на его прочность находит себе подтверждение в моих опытах. С другой стороны, выработка условных рефлексов возможна у психически больных и даже резко слабоумных (данные моих лабораторий), а также у животных, вплоть до низших.

9. Процессы сознания, поскольку дело идет об их материальном субстрате, являются выражением особо высокой организации мозговой (и в первую очередь корковой) деятельности, с качественно-новыми закономерностями. Условные слюноотделительные рефлексы, осуществляясь частично также в коре, представляют собой более примитивную и, как это видно из моих экспериментов, отчасти автономную форму мозгового динамизма.

10. При исследовании условных рефлексов человека необходимо регистрировать и изучать психические процессы, переживаемые испытуемыми во время экспериментального сеанса, и ставить их в связь с объективными данными эксперимента. Наша работа представляет собой первый определенный шаг в этом направлении.

Поступило в редакцию

21 марта 1934 г.

ЛИТЕРАТУРА.

- 1) Ленц А. К. и Смирнов А. А. Медико-Биологический Журнал. 1927. Вып. IV. — 2) Ющенко А. А. Условные рефлексы ребенка. Госиздат. 1928. — 3) Смирнов А. А. Современная психоневрология. 1928. — 4) Слуцкая М. М. Журнал невропатологии и психиатрии им. Корсакова. 1928, № 1. — 5) Сегаль Ю. Х. Журнал невропатологии и психиатрии им. Корсакова. 1927, № 5—6. — 6) Лобач Я. М. Врачебная газета. 1928, № 17. — 7) Раскина Р. И. Современная психоневрология. 1929, № 8—9. — 8) Ленц А. К. Русский физиологический журнал. 1929. — 9) Гершеневич Т. М. Современная психоневрология. 1930. — 10) Ленц А. К. Труды 4-го Всесоюзного съезда физиологов в Харькове. 1930. — 11) Ленц А. К. Записки Адззелу Природы Народной Гаспарарки Белар. Акад. наук. 1930. Т. IV. — 12) Ленц А. К. Высшая рефлекторная деятельность при прогрессивном параличе. Минск, 1928. — 13) Фролов Ю. П. Архив биологических наук. XXIV, 1—3. — 14) Leopow. Pflüg. Archiv. 1926. Bd. 214. H. 3. — 15) Соловейчик Д. И. Труды физиологических лабораторий акад. И. П. Павлова, 1928, т. II, вып. 2. — 16) Воробьев А. М. Сборник „Условные рефлексы“, под ред. проф. Г. В. Фольборта. Харьков. 1932. — 17) Василенко. Труды физиол. лаборат. акад. И. П. Павлова, т. IV, в. 1—2, 1932. — 18) Küppers E. Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatr. 1929. Bd. 54. H. 1—2.

BEDINGTE SPEICHELABSONDERUNGSREFLEXE DES MENSCHEN IN ZUSAMMENSTELLUNG MIT DEN ANGABEN DES BEWUSSTSEINS DER VERSUCHSPERSON

Von A. K. Lenz

(Minsk)

1. Die Aufgabe der Untersuchung ist die Zusammenstellung des Systems der bedingten Speichelabsonderungsreflexe, welches nach der Methodik der „Stereotype“ ausgearbeitet wurde, mit den Angaben des Bewusstseins der Versuchsperson.

2. Die Versuchsperson muss im Laufe des Versuchs ein kurzes Protokoll schreiben. Mit dem Zeichen $\dagger$ wird das Reizmittel, auf welches eine

Bekräftigung erwartet wird bezeichnet; mit dem Zeichen (—) wird aber das Reizmittel, auf welches keine Bekräftigung erwartet wird, bezeichnet. Es wird ausserdem empfohlen, alle Gedanken und Erwägungen in bezug auf das durchgemachte Experiment zu verzeichnen, sowie die Angaben der Selbstbeobachtung und des Selbstbefindens, während des ausgeführten Experiments und im Zusammenhang mit demselben, auf welche die Versuchsperson irgend-einen Wert legt, im Protokoll zu erwähnen.

3. Bei einer normalen erwachsenen Versuchsperson hat sich das System von bedingten Reflexen auf eine Reihe von positiven (bekräftigten) und negativen (nicht bekräftigten) Reizmitteln sehr schnell ausgearbeitet, wobei, ebenso wie in den Versuchen der Pawlow'schen Schule an Hunden, die Reflexwerte sich in einem bestimmten, verhältnissmässig beständigen gegenseitigen Verhältnis mit der Stärke der entsprechenden Reizmittel anordnen.

4. Beim Vorhandensein einer ausgearbeiteten Stereotype stehen die Anzeigen der Versuchsperson und der Speichelabsonderungseffekt in der Regel in vollkommener Uebereinstimmung miteinander.

5. Der plötzliche Uebergang der Zeichen sämtlicher Reizmittel in die umgekehrten Zeichen (die früher bekräftigten Reizmittel büssen ihre Bekräftigung auf einmal ein, die nicht bekräftigten beginnen sofort bekräftigt zu werden), obschon die Versuchsperson der stattgefundenen Veränderung bewusst ist, ruft eine dauernd Störung des Systems der bedingten Reflexe hervor. Die alten Reflexe, welche von nun an erlöscht werden, kämpfen ums Dasein und ergeben noch lange wellenartig abnehmende positive Werte; die neuen, aus den früheren Hemmungen erhaltenen Reflexe nehmen allmählich (ebenfalls wellenartig) zu. Trotz der plötzlichen Umschaltung des Bewusstseins auf eine neue Einstellung, weisen die bedingten Reflexe eine bedeutende Trägheit auf. Gewisse Schwankungen und Fehler in der Bewertung der Reizmittel nach der Veränderung der Stereotype weisen auf die Wechselwirkung der bedingten Reflexe und der Hirndynamismen, welche den psychischen Prozessen zu Grunde liegen, hin. Während der Periode der Ausarbeitung einer neuen Stereotype wird in der ersten Zeit desgleichen eine Dissoziation zwischen der psychischen Tätigkeit und dem bedingten sekretorischen Effekt beobachtet.

6. Schliesslich ist die neue Stereotype ausgearbeitet und es tritt wieder eine vollkommene Uebereinstimmung zwischen der bewussten Bewertung der Situation und dem sekretorischen Effekt ein. Auf solche Weise wird die schwere Aufgabe vor allem von seiten der Psyche, ferner im Gebiet der motorischen willkürlichen Akte gelöst, und zu allerletzt, nach einer ganzen Reihe von Versuchen, tritt die Lösung im Gebiet der bedingten Reflexe ein.

7. Der Plastizität der Psyche stehen ein relativ stereotypischer Charakter und eine Trägheit der bedingten Reflexe gegenüber.

8. Es ist irrtümlich anzunehmen, dass die Ausarbeitung der bedingten Reflexe in vollem Masse durch das „Wissen“ des bestimmten Resultats erklärt wird, welches mit dem gegebenen Reizmittel im Zusammenhang steht (Küppers — „Die bedingten Reflexe sind eine Aktivisation des Wissens“). Es ist nicht ein und dasselbe — des bedingten Reflexes bewusst zu werden und auf des gegebene Reizmittel durch Speichelabsonderung zu reagieren. Eine bestimmte Einwirkung der Psyche auf die Schnelligkeit der Ausarbeitung des bedingten Reflexes und auf die Standhaftigkeit desselben wird durch meine Versuche in gewissem Masse bestätigt. Anderseits ist die Ausarbeitung von bedingten Reflexen bei Seelenkranken und selbst bei scharf Schwachsinnigen (Angaben meines Laboratoriums), sowie bei Tieren, bis zu den niederen Tieren, möglich.

9. Die Prozesse des Bewusstseins zeugen, inwiefern es sich um das materielle Substrat derselben handelt, von einer besonders hohen Organisation der Hirn- (vor allem der Rinden-) tätigkeit mit qualitativ neuen Gesetzmässigkeiten. Die bedingten Speichelabsonderungsreflexe, welche partiell auch in der Rinde zustande gebracht werden, stellen eine primitive und, wie aus meinen Versuchen zu ersehen ist, eine teils autonome Form des Hirndynamismus dar.

10. Bei der Untersuchung der bedingten Reflexe des Menschen ist es notwendig, die psychischen Prozesse der Versuchsperson, welche von derselben während des Experiments erlebt werden, zu registrieren und zu untersuchen, und dieselben mit den objektiven Versuchsangaben in Zusammenhang zu bringen. Unsere Arbeit stellt den ersten bestimmten Schritt in dieser Richtung dar.

К ВОПРОСУ О ЛОКАЛИЗАЦИИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ РЕФЛЕКТОРНОЙ ДУГИ ДВИГАТЕЛЬНОГО ОБОРОНИТЕЛЬНОГО УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

Эзрас Асратян

Из Физиологического института Академии наук СССР
(дир. — акад. И. П. Павлов)

Одной из великих заслуг учения условных рефлексов является то, что благодаря умелому применению его тончайшей и точной методики современная физиология постепенно освобождается от существовавших раньше метафизических представлений о локализации функций в коре больших полушарий головного мозга. Теперь редко кто из физиологов говорит об узко-локализованных, друг от друга строго ограниченных областях в этом органе. Следует однако констатировать, что многие неврологи, в том числе и многие советские неврологи, недостаточно хорошо осведомлены об этой интересной и важной части учения акад. И. П. Павлова.

Досадной иллюстрацией этого является предисловие И. Сапира к книге Lashley „Мозг и интеллект“, вышедшей недавно в русском переводе. По Сапиру выходит, что основной удар по традиционной механистической теории корковой локализации функций нанесен работами Lashley. Что же касается работ Павловских лабораторий, выполненных больше чем два десятка лет назад, опубликованных на русском языке и послуживших темой специальных докладов и статей акад. И. П. Павлова, — то об этих работах автор предисловия ничего не говорит, несмотря на то, что именно этим работам мы прежде всего и больше всего обязаны своими теперешними правильными представлениями о динамичности и пластичности корковой локализации функций. Luciani и Goltz заложили здоровый фундамент, а Павлов дал твердо обоснованную новую локализационную теорию, — вот какова историческая правда.

На основании целого ряда старых классических работ, вышедших из лабораторий акад. И. П. Павлова, была построена строгая теория динамической, пластической локализации в коре большого мозга, основные положения которой примерно следующие. Для каждого качественно своеобразного анализатора в коре большого мозга имеются более или менее ограниченные области, с густым скоплением нервных элементов для высшего и тончайшего анализа и синтеза адекватных стимулов. По соседству с этими специальными областями, на значительно большем пространстве, а то и по всей коре, разбросаны нервные элементы для более грубого анализа и синтеза соответствующих стимулов. Иначе говоря, в коре для каждого анализатора имеются фокусы скопления первичных нервных элементов и рассеянные вторичные элементы. Основанием и одновременно иллюстрацией этих положений для звукового анализатора послужили работы Крыжановского, Бабкина, Кудрина, Эльясона и др., для светового анализатора — работа Кудрина, для кожно-механического анализатора — работы Тихомирова, Орбели, Красногорского, Разенкова и др. Однако, до последнего времени как-будто немного особняком стоял вопрос о локализации так наз. двигательной области коры. Попутно отметим, что на основании интересной работы Красногорского (2), в которой была показана возможность образования условных секреторно-пищевых рефлексов на проприоцептивные импульсы с двигательного аппарата и серьезное повреждение этих рефлексов после экстирпации так наз. двигательной зоны у собак, — И. П. Павлов построил гипотезу, что „двигательная область коры

есть такой же анализатор скелетодвигательной энергии организма, как другие области ее суть анализаторы разных видов внешней энергии, действующей на организм" (1).

Если Красногорский ставил себе задачей доказать, что двигательная область, с точки зрения конструкции, принципиально не отличается от других областей коры, и для осуществления своей цели пользовался мышечным аппаратом, как рецептором, то Протопопов (3) в лаборатории В. М. Бехтерева пользовался мышечным аппаратом, как эффектором, и помимо исследования других задач пытался исследовать также вопросы характера и локализации двигательной области коры. Протопопов показал, что будто условные оборонительно-двигательные рефлексы у собак исчезают после экстирпации двигательной области (gg. *sigmoideus* и *cruciatu*) коры и что после этой операции делается невозможным образовывать новые двигательно-оборонительные рефлексы. Сравнительно недавно эти данные были подтверждены покойным Фурсиковым на обезьянах (4), а в самое недавнее время Протопопов (5) и ученики опять вернулись к этому вопросу и на большом экспериментальном и клиническом материале снова целиком подтвердили прежние данные и выводы. Если даже оставить в стороне расхождение мнений о характере функциональной структуры двигательной области коры, о том, является ли эта область рецепторным полем или эффекторным, — то все же не устраняется противоречие между Павловским пониманием корковой локализации областей и теми выводами, которые вытекали из работ Протопопова и других.

В одной из лабораторий акад. И. П. Павлова в последнее время этим вопросом занялся Розенталь (6) в сотрудничестве со Сперанской и Абуладзе. Предметом их изучения был однако двигательный рефлекс не оборонительного порядка, а рефлекс подачи лапы на зов экспериментатора — хозяина. Данные, полученные им у разных собак с различными экстирпациями в соответствующих областях коры, привели Розенталя к выводам, которые целиком подтвердили Павловские взгляды на этот вопрос. Розенталь и его соратники показали на многих собаках, что не только после экстирпации двигательной области, но даже после экстирпации более значительной территории вокруг этой области удается образовывать навыки подачи лапы. Следует сказать, что этим простым приемом пользовался еще Goltz (7), затем и Бехтерев (8). Первый из них после экстирпации двигательной зоны у собак не мог больше получить реакции подачи лапы, а второй констатировал возможность воспитания этого навыка даже после названной экстирпации. Впоследствии Бехтерев перестал упоминать об этих данных.

Немного более сложным приемом пользовался Hitrig (9), затем и Franz (10) для разрешения этой задачи. Они применяли методику, похожую на теперешнюю методику многих бехевиористов, именно методику решения известных задач. Hitrig отрицал возможность сохранения двигательных навыков после экстирпации двигательной зоны, а Franz придерживался противоположного взгляда. Впоследствии Franz и Lashley (11) на крысах подтвердили выводы Franz, а Lashley (12) своими позднейшими работами довел эти концепции до отрицания всякой локализации.

Очевидно, что эти методические приемы (подача лапы, решение задач) достаточно примитивны для окончательного разрешения таких тонких задач, хотя известную пользу они могут дать и давали. Если даже игнорировать эту примитивность — тем не менее могли возникнуть совершенно естественные сомнения, что причиной расхождения между данными экспериментов вышеупомянутых исследователей и данными Протопопова — Фурсикова являются разные объекты (рефлексы) исследования. Исходя из этих соображений, по разрешению И. П. Павлова, я занялся вопросом, избрав в качестве объекта экспериментирования оборонительно-двигательный рефлекс конечности. Позже на ту же тему начал работать и другой сотрудник нашей лаборатории — К. С. Абуладзе.

Работа была начата мной в начале 1932 г. Но собака, у которой я успел уже выработать положительные и отрицательные условные рефлексы, сбежала из другой лаборатории, куда она была переведена для операции. Чтобы больше не задерживать хода работы, я не стал готовить новую собаку для этой цели и воспользовался любезным предложением И. С. Розенталя и взял оперированную им для других целей собаку „Кейо“ и продолжал исследование на ней. „Кейо“ была оперирована 14/X 1932 г. У нее одновременно с обеих сторон из передней половины коры больших полушарий были экстирпированы довольно большие куски, которые включали



почти всю двигательную область и область кожной чувствительности и даже немного больше: gg. *sygmoideus*, *coronarius*, *octosylvius*, *cruciat* и прилегающие зоны (рис. 1). Исследования на „Кейо“ начались с первых чисел марта 1933 г., т. е. через $4\frac{1}{2}$ месяца после операции. Внешне в двигательной сфере животного трудно было уловить какие-нибудь серьезные отклонения от нормы, кроме того, что собака была очень подвижна как на воле, так и в станке, и ее походка напоминала „петушину походку“ (Hahnentritt — немецких авторов); нужные для осуществления ходьбы движения были размашистые, энергичные. Кроме того, собака не могла вспрыгнуть на станок, который был почти не выше ее роста, и очень осторожно спускалась со станка.

Выработка условных оборонительно-двигательных рефлексов велась широко распространенным способом сочетания индифферентных раздражителей с раздражением задней правой конечности индукционным током; причем действие индифферентного раздражителя на 1—2 секунды предшествовало электрическому, а сочетание их длилось 4—5 секунд. При помощи соответствующей установки рефлексы объективно регистрировались на кимографе. Велось, кроме того, и наблюдение за поведением собаки.

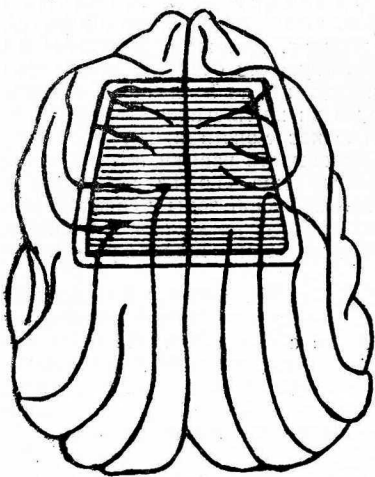


Рис. 1. Ориентировочные границы экстирпированной части коры.

Условные рефлексы на свет и на касалку образовались неожиданно быстро. Намеки на них были уже на четвертый день (11-е сочетание света, 13-е сочетание касалки). На пятый день были налицо уж хорошие рефлексы на оба раздражителя (18-е сочетание света, 20-е сочетание касалки), а на шестой день работы рефлексы были стойкие, и в дальнейшем они зигзагообразным ходом все больше увеличивались и подкреплялись.

Сказанное иллюстрируется на нижеприведенном рисунке 2.

После того как условные рефлексы на свет и касалку стали достаточно прочны, началась выработка условного рефлекса на звуковое раздражение — на тон, который мы условно называем тоном „С“. На четвертом сочетании уже были намеки на условный рефлекс, а на 6—8-м сочетаниях рефлексы уже были хорошими (рис. 2).

Что действительно описанные рефлексы были условными, а не порядка „Bahnung“, можно судить по тому, что они получились не только в середине и в конце опытов, когда для Bahnung создаются условия, но и в начале опыта, перед электрическим раздражителем. Весь дальнейший ход исследования и наблюдения целиком подтвердил это.

Таким образом, на основании приведенного материала можно категорически утверждать, что экстирпация так наз. двигательных и даже кожно-тактильных областей коры у собак не исключает возможности образования условных оборонительно-двигательных рефлексов.

Через, примерно, $1\frac{1}{2}$ месяца работы, когда были налицо крепкие и хорошие условные рефлексы на все три раздражителя, началась

выработка дифференцировки на тон, который мы условно называем тоном „А“. Дифференциация тонов шла поразительно быстро: на 5-м применении была относительная дифференцировка, а на 6-м — уже абсолютная.

Должен заметить, что несмотря на быстроту образования дифференцировки, собаке, очевидно, было трудно; она усиленно беспокоилась, рычала, делала попытки спрыгнуть и сбежать со станка, много раз ломала установку для передачи и регистрации рефлексов и т. д.

Привожу рисунок с иллюстрацией хода дифференцировки, состояния повышенного возбуждения в этом периоде, а также стадии абсолютной дифференцировки тона А от тона С (рис. 3).

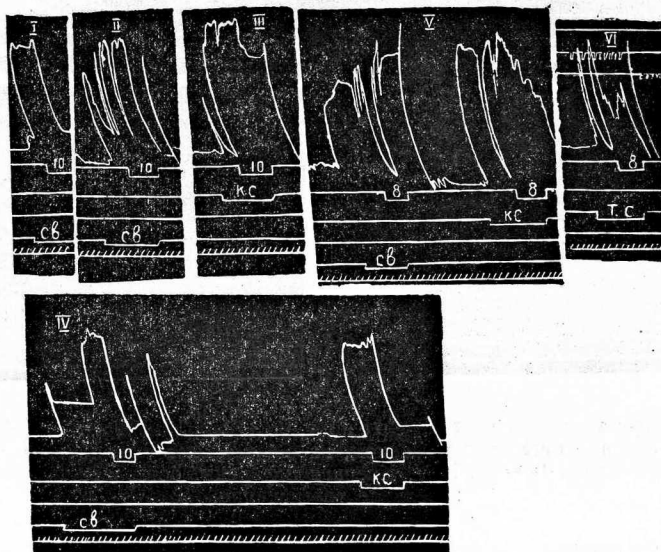


Рис. 2. Ход образования условных рефлексов у „Кейо“. Условные обозначения: первая линия (сверху) — рефлекс, вторая — безусловный раздражитель, третья — тактильные условные раздражители, четвертая — звуковые условные раздражители, пятая — световые условные раздражители, шестая — время в секундах (на местах утолщенной черточки — остановка барабана). I — свет 17-й раз, II — свет 19-й раз, III — касалка 20-й раз, IV — свет 24-й раз, касалка — 24-й раз, V — касалка — 37-й раз, свет — 50-й раз (начало опыта), VI — тон С — 8-й раз.

Хорошо видно, что образованный отрицательный условный рефлекс оставляет за собой последовательное торможение, которое заметно ослабляет следующий за ним однородный положительный условный рефлекс, увеличивая (индукционно) безусловный рефлекс.

Следует отметить одно замечательное явление, связанное с образованием дифференцировки. Уже было сказано, что в период образования дифференцировки собака вела себя на станке безобразно беспокойно, хотя и раньше она тоже беспокоилась, но в период образования дифференцировки беспокойство сильно возросло. Но после того как образовалась и укрепились дифференцировка, произошли интересные сдвиги; во-первых, это сильно задело одноименный положительный условный рефлекс, а, во-вторых, собака стала прямо неузнаваемо спокойной; она на станке вела себя примерно.

Для иллюстрации привожу один опыт (рис. 4) из этого периода работы. Сравнение рис. 4 с рис. 3 очень демонстративно иллюстрирует сказанное.

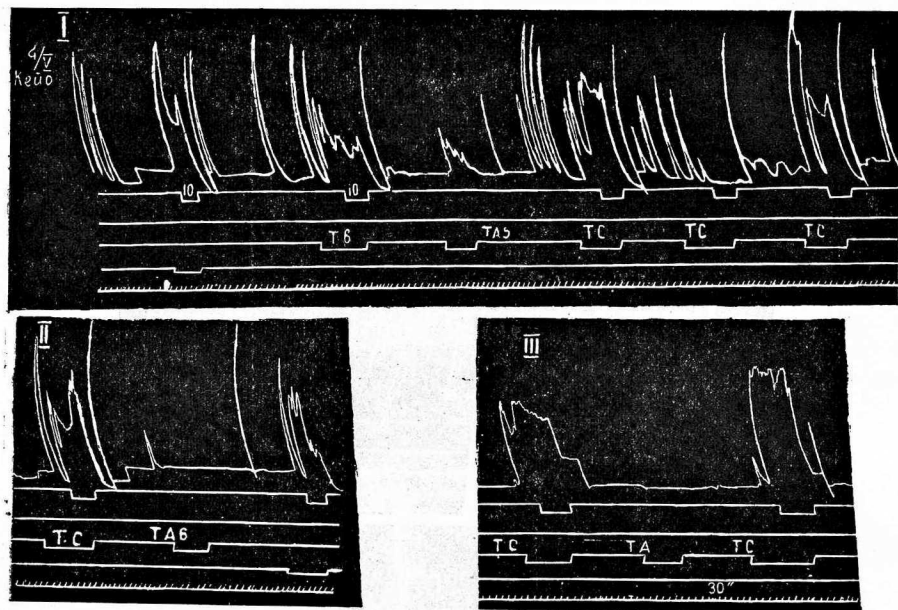


Рис. 3. Образование дифференцировки. I и II от 4/V 1933. Тон А на 5-е применение еще дает рефлексы, на 6-е рефлекс уже исчез. Собака очень сильно беспокоится. III—оп. 13/V. Крепкая дифференц. оставляет за собой последовательное торможение.

До образования дифференцировки и в период ее образования, когда собака была сильно возбуждена, положительные условные рефлексы почти не поддавались угашению в течение одного опыт-

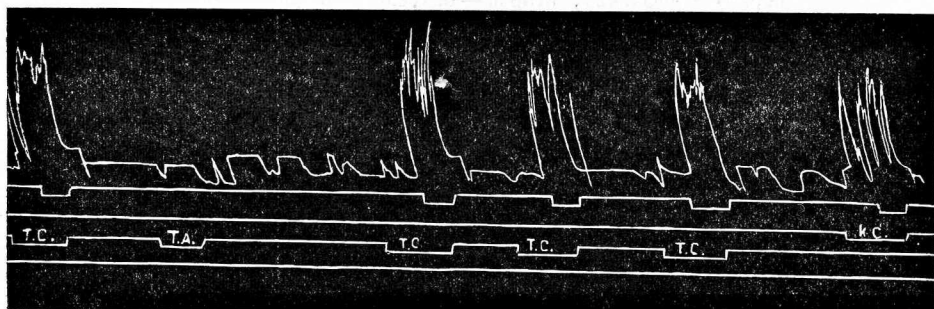


Рис. 4. Оп. 7/VI 1933 г. Последовательное торможение на условный рефлекс на тон С от дифференцировочного раздражителя — тона А.

ного сеанса (при 30—40 применениях ни разу не получался нуль). После же образования дифференцировки эти же рефлексы очень быстро угашались: на 3—5-м применении раздражителей без подкрепления получились первые нули, затем рефлексы в слабом виде волнообразно опять появились, чтобы в дальнейшем совсем исчезнуть.

Привожу рисунок, который иллюстрирует угашение положительного условного рефлекса на тон С в периоды до и после образования дифференцировки (рис. 5).

Совершенно такой же ход угашения наблюдался и при других раздражителях.

Но с угашением было связано и другое очень интересное явление. В первом периоде, когда не удавалось в течение одного опытного сеанса добиться полного угашения, после таких опытов не оставалось никаких следов. А во втором периоде, когда угашение шло очень быстро в течение одного опытного сеанса—такие опыты оставляли глубокие следы на моторной деятельности собаки даже на воле. Начиная с третьего, иногда даже со второго дня после таких опытов, собака „Кейо“ начинала хромать на ту ногу, которая подвергалась раздражению во время опыта. Эта хромота продолжалась неделями. В этом периоде собака, будучи вообще спокойной на станке, визжала при применении дифференцировочного раздражителя, не делая, однако, никаких движений. Больше того, в первые дни после этих сеансов условные положительные рефлексы исчезали или же сильно ослабевали. Бывало дифференцировка растормаживается кратковременно, а вообще она чрез-

вычайно усиливалась, так что во время действия дифференцировочного раздражителя собака не только стояла без движения, не только не делала флексии конечности, а даже делала слабую ее экстензию, что, очевидно, является показателем усиления торможения. Кроме того, последовательное торможение от действия дифференцировочного раздражителя усилилось и даже иногда распространялось на условные положительные рефлексы из других анализаторов. Характерно, что применение дифференцировочного раздражителя часто вызвало положительную индукцию на ослабленный рефлекс на тон С. Привожу рисунок из опытов этого периода (рис. 6).

Все сказанное о дифференцировочном раздражителе и об угашении говорит о том, что торможение в известной степени напряжения, в умеренной дозе как бы вводит в определенные рамки повышенную возбудимость собаки, упорядочивая ее хаотические движения.

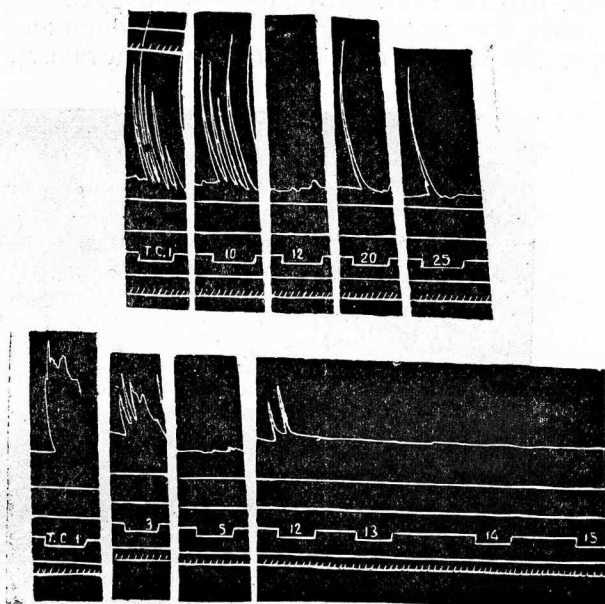


Рис. 5. Угашение рефлекса на тон С до и после образования дифференцировки.

Наверху, оп. 13/IV 1933 г. Приведены рефлексы на 1, 10, 12, 20, 25-е применение раздражителя. Рефлекс на 12-е применение самый маленький во всем опыте.

Паузы 3-минутные.

Внизу, оп. 20/V 1933 г. Приведены рефлексы на 1, 3, 5, 12, 15-е применения раздражителей. 6 и 7-е были нули, 8-е — следы, 9-е — рефлекс средней силы, 10, 11 — нули. Паузы 3-минутные.

Но когда это торможение усиливается еще угашением положительных условных рефлексов, то это перенапряжение вызывает нечто вроде функционального невроза в адекватных элементах нервной системы.

В заключение следует отметить еще некоторые другие показатели существования условных двигательных рефлексов у „Кейо“. Rademaker в своей интересной монографии „Das Stehen“ описывает ряд двигательных реакций условного порядка. Эти реакции суть: „Stehbereitschaft“ [способность животного упираться на подставку задними или передними конечностями и экстензировать их, когда при его висячем положении в воздухе какая-нибудь часть его тела (хвост или морда) приводится в соприкосновение с этой подставкой или же когда оно видит эту подставку]; „Magnetreaktion“ (способ-

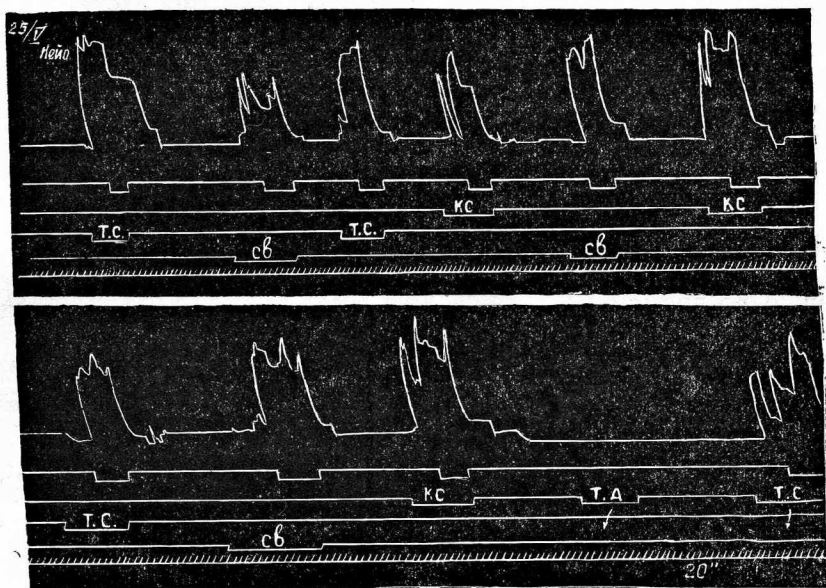


Рис. 6. Оп. 25/V 1933 г. Период успокоения собаки под влиянием укрепления дифференцировки. Условные рефлексы слабоваты (в особенности на тон С). Применение дифференцированного раздражителя (тон А.) в конце опыта через 20'' положительно индуцирует рефлекс на тон С.

ность животного экстензировать согнутую конечность, когда к ней прикасаются пальцем или каким-нибудь предметом и экстензированной конечностью следовать за движением прикасающегося предмета; и в конце-концов коррекция ненормальных положений конечностей. У нормальных собак, даже у безмозжечковых собак, все эти реакции существуют в более или менее выраженном виде, а у собак без больших полушарий они исчезают. На „Кейо“ были испытаны все эти реакции, и все они были у нее налицо. К сожалению, реакции не сфотографированы, и мы не можем иллюстрировать сказанное здесь.

Следует отметить, что мои данные и данные Абуладзе об образовании условных рефлексов целиком согласуются.

Заключение

Как себе представить интимную сторону образования условных оборонительно-двигательных рефлексов у собаки „Кейо“, а также

существование „Stehbereitschaft“, „Magnetreaktion“ и способности коррегировать ненормальные положения конечностей?

По-моему, допустимы два объяснения: первое — условная связь образовывается между соответствующими элементами коры и подкорковыми двигательными нервными элементами; второе — названная связь образовывается между рецепторными элементами коры и теми рассеянными по корковой массе вторичными элементами коры, которые имеют отношение к двигательной деятельности животного. Из этих двух допущений более вероятным нам кажется второе, в пользу него помимо всяких доводов гипотетического характера, в которые нет нужды вдаваться, говорят и факты, полученные в последнее время в наших и в других лабораториях. Эти факты свидетельствуют о том, что условная связь, вообще говоря, образуется между элементами коры. Естественно возникает вопрос о том — какого же характера те рассеянные вторичные нервные элементы, с которыми связываются условной связью различные рецепторные элементы коры нашей собаки. Я лично склонен думать, что они — эффекторного характера. Это, с одной стороны, говорит о том, что Павловская концепция о разбросанных по коре вторичных рецепторных элементах целиком распространяется и на эффекторные нервные элементы; с другой стороны это гармонирует с концепциями тех авторов, которые двигательную зону не отождествляют с корковой зоной для проприоцептивных импульсов (хотя топографически они частично друг друга покрывают) и этим самым признают самостоятельное существование эффекторных элементов в этой зоне. Иначе, мне думается, допущение об образовании условной связи между корковыми элементами и отрицание существования эффекторных элементов в коре — несовместимы.

Как же понять то, что Протопопов и Фурсиков на основании экспериментов отрицали возможность сохранения старых и образования новых оборонительно-двигательных условных рефлексов?

По всей вероятности, дело надо себе представить таким образом. После всякой мозговой серьезной операции, как это хорошо показано в старых многочисленных работах, вышедших из лаборатории акад. И. П. Павлова, условно-рефлекторная деятельность ослабляется, а искусственные рефлексы совершенно исчезают иногда на целые месяцы. Еще хуже, когда дело относится к повреждению тех областей коры, которые имеют близкое отношение к изучаемым рефлексам. Для того чтобы вторичные эфферентные (и афферентные) нервные элементы коры могли активизироваться после такой грубой ломки, конечно требуется время для разных собак различной длительности. Повидимому, вышеупомянутые исследователи имели дело с такими животными, которые для требуемой задачи еще не смогли достаточно оправиться.

Выводы

1. После экстирпации двигательных и кожно-тактильных зон коры у собак возможно образование условных оборонительно-двигательных положительных и отрицательных рефлексов на них.

2. Образование дифференцировки значительно регулирует хаотическую двигательную деятельность животного с экстирпацией вышеуказанных областей коры.

3. Перенапряжение торможения путем простого угашения условных положительных рефлексов причиняет локальный функциональный

невроз раздражаемой конечности, что выражается хромотой, ослаблением и даже исчезновением условных положительных рефлексов, а иногда растормаживанием дифференцировки.

4. У собаки без вышеназванных областей коры сохраняются способность корригирования ненормальных положений конечностей, „Stehbereitschaft“ и „Magnetreaktion“.

5. Дело надо себе представить так, что у собак без двигательных областей условная связь образовывается между соответствующими рецепторными нервными элементами коры и рассеянными по коре вторичными нервными элементами эффекторного характера.

Поступило в редакцию
10 апреля 1934 г.

ЛИТЕРАТУРА

- 1) Павлов И. П. Лекции о работе больш. полушарий головного мозга, 1927. — 2) Красногорский. Дисс. 1911. — 3) Протопопов В. Дисс. 1909. — 4) Фурсиков Д. Труды II Всесоюз. съезда физиологов, 1926. — 5) Протопопов. Современная психоневрология, № 1, 1931. — 6) Розенталь, Абуладзе, Сперанская (неопубликов. работы). — 7) Goltz, цит. по № 5. — 8) Бехтерев В. Основы учения о функциях мозга. Т. V. — 9) Hitrig „Archiv f. Psychiatrie“. Bd. XV. 1884. — 10) Franz. Amer. j. of Physiol. 1902. — 11) Franz and Lashley. „Psychobiologie“. 1920. — 12) Lashley. Речь на засед. им. Гарвея. 1930. Русск. пер. „Психология“. 1932. — 13) Rademaker. „Das Stehen“. 1931, Berlin.

ZUR FRAGE ÜBER DIE LOKALISATION DES ZENTRALTEILS DES REFLEKTORISCHEN BOGENS DES MOTORISCHEN BEDINGTEN ABWEHRREFLEXES

Von *Esras Hasratjan*

Aus dem Physiologischen Institut der Akademie der Wissenschaften der USSR
(Direktor des Instituts — Akademiker I. P. Pawlow)

1. Nach der Exstirpation der motorischen und Haut-taktilen Rinden-zonen beim Hunde ist die Bildung von bedingten abwehr-motorischen positiven und negativen Reflexen auf dieselben möglich.

2. Die Bildung der Differenzierung reguliert in bedeutendem Masse die chaotische motorische Tätigkeit des Tieres mit Exstirpation der oben genannten Rindengebiete.

3. Die Ueberanstrengung mittels der einfachen Erlöschung der bedingten positiven Reflexe führt eine lokale funktionelle Neurose der gereizten Extremität herbei, was im Hinken, in der Abschwächung und selbst im Schwunde der bedingten positiven Reflexe beim Hunde, zuweilen auch in der Enthemmung der Differenzierung, Ausdruck findet.

4. Beim Hunde, bei welchem die obengenannten Rinden-Regionen fehlen, bleiben die Fähigkeiten des Korrigierens der abnormen Stellung der Extremitäten erhalten, nämlich die Stehbereitschaft und die Magnetreaktion.

5. Es muss angenommen werden, dass beim Hunde ohne motorische Rindenregionen der Zusammenhang sich zwischen den entsprechenden rezeptorischen Nervelementen der Rinde und den in der Rinde verstreuten sekundären Nervelementen effektorischen Charakter bildet.

ИЗУЧЕНИЕ ДИНАМИКИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Сообщение VI. Характеристика рецептивной функции коры больших полушарий в момент действия безусловного раздражителя

П. Анохин и Е. Стрелж

Из физиологической лаборатории Горьковского медицинского института
(зав. — проф. П. Анохин)

Вопрос о взаимоотношении и сравнительной физиологической характеристики условной и безусловной реакции является одним из основных вопросов теории условных рефлексов, тесно связанных с проблемой образования каждого индивидуально приобретенного акта.

Впервые этот вопрос возник в лаборатории акад. И. П. Павлова в связи с возможностью образования условной реакции при извращенной последовательности индифферентного и безусловного раздражителей. Крестовников, употребляя индифферентный раздражитель через 3—10 секунд после начала еды, нашел, что при такой извращенной последовательности („перекрытие“) условный рефлекс не образуется. Главным образом именно эти эксперименты привели к мысли, что применение безусловного раздражителя вызывает в коре тормозный процесс. С тех пор как в лаборатории И. П. Павлова были констатированы законы индуцирования нервных процессов в коре, как отрицательных, так и положительных (Фурсиков), невозможность образования условного рефлекса при „перекрытии“ стала объясняться наличием в коре отрицательной индукции (торможение) с безусловного пищевого центра.

Эта точка зрения была подкреплена серией дальнейших исследований в лаборатории И. П. Павлова, в которых испытывалось действие безусловного раздражителя на уже выработанный и закрепленный условный рефлекс. Одним из нас, в лаборатории И. П. Павлова (П. Анохин) было показано, что дача старого условного раздражителя в течение нескольких опытных дней в „перекрытом“ виде приводит в дальнейшем к уменьшению его условной секреции. Этот результат был объяснен тогда тем, что применение условного раздражения сейчас же вслед за началом кормления создает в коре наличие конфликта или „ошибки“ между отрицательно-индуцированным от кормления тормозным процессом и положительным — от данного условного раздражения. Подобного же рода опыты были проделаны в дальнейшем целым рядом исследователей в лабораториях И. П. Павлова и ими были получены идентичные результаты (М. К. Петрова, Соловейчик, Райт). В дальнейшем, когда были более точно изучены оптимальные временные соотношения индифферентного и безусловного раздражения, В. И. Павловой было показано, что условный рефлекс при „перекрытии“ может образоваться, но, являясь крайне лабильным и непостоянным, он быстро исчезает. (Этот факт был в последнее время установлен более полно Виноградовым). Все эти опыты дали право говорить о том, что условный рефлекс при извращенной последовательности может быть образован, но является крайне нестойким. С тех пор как исследование высшей нервной деятельности по методу условных рефлексов вышло за пределы лаборатории Павлова, целый ряд исследователей пытался атаковать эту важную проблему на других объектах и в других методических условиях. Так, например, Шнирман в лаборатории В. М. Бехтерева показал, что у человека при извращенной последовательности даваемых раздражений — электрического тока и индифферентного раздражения вполне возможна выработка стойкого условного оборонительного рефлекса. К сожалению, в условиях этого эксперимента не были строго соблюдены необходимые методические условия (промежуток, возможная генерализация), и поэтому трудно судить, не связана ли стойкость условного рефлекса с возможностью сле-

довой выработки. Тем более, что ряд исследователей этого вопроса, преимущественно американские авторы, показали также на человеке, что такой рефлекс или совсем не образуется или оказывается очень нестойким.

Cason на зрачковом и мигательном рефлексе показал, что выработка условного рефлекса при обратной последовательности невозможна.

Switzer, пользуясь как показателем коленным и кожно-гальваническим рефлексом, находит, что установить условный рефлекс при обратной выработке трудно. Только в случае коленного рефлекса он мог констатировать у 2 испытуемых субъектов (из 5) намеки на условную реакцию. Точно так же Schlossberg, исследуя условные коленные рефлексы, нашел, что наиболее эффективным интервалом между индифферентным и безусловным раздражителем является интервал от 0,2" до 0,44". Из всего приведенного выше материала следует, что вопрос выработки условного рефлекса у человека при извращенной последовательности раздражителей является далеко не решенным, и большинство исследований все же говорит или за отрицание этой выработки, или за крайнюю скудость положительных данных. К таким же результатам приходит и Wolffe при изучении оборонительного условного рефлекса в виде отдергивания пальца.

Этот же вопрос разрешался некоторыми авторами на крысах по лабиринтному методу и получены были также отрицательные результаты. Carr и Freeman приходят к выводу, что „вероятно, невозможно обратное образование условного рефлекса“.

Jarborough, применяя электрический раздражитель на крысах, пришел также к выводу, что практически невозможно получить условный рефлекс при обратной последовательности индифферентного и безусловного раздражителя.

Это разнообразие данных о „ретросигнальном“ образовании условного рефлекса дало право Wenrick говорить о „загадке условного рефлекса“. Основной причиной разноречивости этих данных по Wenrick является крайняя вариабильность самого условного ответа и зависимость его от многочисленных факторов, в том числе от интервала, интенсивности применяемых раздражителей, возраста, рода животного и т. д. Нам кажется несомненным, что эти условия оказывают какое-то влияние вообще на выработку условной реакции, но вряд ли их можно признать решающими в совокупности основных нервных процессов, приводящих к затрудненной выработке „перекрытого“ условного рефлекса. Указание на ряд этих условий может нам дать в руки возможность овладения методикой образования условного рефлекса, но это не может нам объяснить интимное соотношение и влияние друг на друга условного и безусловного раздражителей. Вот почему гипотеза И. П. Павлова, устанавливающая влияние безусловного раздражения на кору, а значит и на условные рефлексы по принципу отрицательной индукции, идет значительно дальше, чем простое констатирование временных отношений между применяемыми раздражениями.

Давая общую характеристику процессам, протекающим во время действия безусловного раздражителя, эта гипотеза оставляет все же в стороне целый ряд вопросов, которые возникают при более близком рассмотрении этих процессов.

В самом деле, как распространяется этот отрицательно-индуцированный процесс на кору?

Охватывает ли он всю кору, или только те ее системы, которые находятся в связи с пищевыми реакциями? Возможна ли в момент действия безусловного раздражителя рецептивная функция коры и вообще возможна ли в этот момент ассоциативная функция всей центральной нервной системы в целом?

Все эти вопросы должны неизбежно возникнуть, как только мы приступаем к более тонкой характеристике состава безусловной и условной реакции.

В одной из наших работ (П. Анохин и Е. Стреж) мы показали, что экстренная замена безусловного стимула в процессе опыта, — (вместо обычного хлеба — мясо), — приводит к весьма сложным изменениям в нервной деятельности, захватывающим и подкорковый, и

корковый аппарат по принципу функциональной связи его комплексов. Эти исследования убедили нас, что отрицательная индукция на кору от применения безусловного раздражителя не является для всей коры универсальным процессом, а что некоторые системы ее, наоборот, вступают и в положительную, более интенсивную чем обычно, связь с безусловным раздражителем. Вот почему в настоящем исследовании мы и поставили перед собой задачу более подробно обследовать состояние корковой деятельности на всем протяжении действия безусловного раздражителя.

Методика экспериментов

Общей методикой наших экспериментов было применение активного секреторно-двигательного выбора в условиях двустороннего кормления (П. Анохин). Двустороннее кормление представляет собой чрезвычайно удачный прием для решения поставленной перед нами проблемы. Во всех цитированных выше исследованиях был один методический и неизбежный недостаток, который значительно усложнял и делал проблематичной оценку полученных результатов. Этот недостаток заключался в том, что подготовка к решению задачи („перекрытие“) велась в одной ситуации, а самая проба выработки происходила в другой ситуации опыта: при нормальной последовательности условного и безусловного раздражителей. Таким образом, смена обстановки опыта неизбежно должна была вызвать более или менее сильную ориентировочную реакцию, которая и могла мешать проявлению условного рефлекса.

В случае же условно-секреторной реакции надо еще кроме того считаться с возможностью генерализации данного пробуемого, теперь нормального, а ранее „перекрытого“ раздражителя, ибо известно, что некоторые вновь вводимые индифферентные раздражители дают условную слюнную секрецию уже с первого раза. Это убеждает нас в том, что слюнный показатель в данной форме опыта не всегда может служить верным показателем выработки или невыработки „перекрытого“ условного рефлекса. Вот почему мы решили „перекрывать“ такой раздражитель, который покрывается едой на одной стороне, а требует двигательную реакцию животного в противоположную сторону. Такого рода двигательная реакция, имеющая определенную направленность, не может быть как-нибудь иначе истолкована, как правильный выбор на перекрытый раздражитель. Для того, чтобы избежать смены ситуации опыта и контролировать выработанность перекрытого раздражителя в той же ситуации, в какой производилась сама выработка, наша методика представляет также большие преимущества.

Для исключения этой смены, вновь вырабатываемый условный раздражитель брался в следующей ситуации: сначала давался старый условный раздражитель с правой стороны, на него подавалась, как обычно, еда и во время этой еды давался индифферентный раздражитель, который подкреплялся едой на левой, т. е. на противоположной стороне.

Благодаря такой комбинации раздражителей выработка или невыработка условного рефлекса в условиях перекрытия могла быть констатирована во время обычной еды на правой стороне, без какого бы то ни было изменения общей ситуации опыта.

По описанной методике мы и приступили к разрешению поставленной перед нами задачи.

Экспериментальная часть

Прежде чем произвести самое „перекрытие“ по описанной выше методике, мы произвели, пользуясь особенностями наших методических условий, целый ряд испытаний на состояние корковой деятельности во время действия безусловного раздражителя.

Эту серию опытов можно разделить на три периода:

1. Дача условного раздражителя с левой стороны во время еды на правой стороне и без подкрепления его на соответствующей ему левой стороне.

2. Дача условного раздражителя во время еды на одной стороне и подкрепление его второй едой на противоположной стороне кормушки.

3. Дача одной противоположной кормушки (без предварительного условного) в разные сроки действия безусловного раздражителя данной стороны.

Опыты первого периода производились в следующем порядке: у животного было два прочных старых условных раздражителя: — звонок для левой стороны и тон А для правой стороны. Собаке давался, как обычно, тон А и подкреплялся едой на соответствующей ему правой стороне. Через 2" после начала еды звучание тона прекращалось, а еще через 3", когда животное продолжало еще здесь есть, включался звонок — условный раздражитель с левой стороны, действие которого заканчивалось за несколько секунд до конца еды.

Первые пробы подобного рода показали, что животное во время еды внешне ничем не проявляет действия второго условного раздражителя и после еды возвращается, как обычно, на средину станка. Можно было бы думать, оценивая эти наблюдения, что вторично данный условный раздражитель не вызывает никаких процессов в коре больших полушарий и остается поэтому незамеченным животным. Однако, некоторые особенности в поведении животного убеждают, что дело обстоит не совсем так. Обычно животное после еды на данный условный раздражитель возвращается к середине станка и там продолжает сидеть до дачи следующего условного раздражителя.

После же введения второго условного раздражителя во время еды, животное несколько раз после окончания еды на соответствующей стороне бежит быстро на противоположную сторону, т. е. на ту сторону, которую сигнализировал „перекрываемый“ условный раздражитель, и упорно обнюхивает там кормушку. Так как в этом начальном периоде опытов „перекрываемый“ раздражитель не подкреплялся едой, то животное после 6—8 проб перестало заглядывать на противоположную сторону.

Таким образом, эти опыты убеждают нас в том, что условный раздражитель, данный во время еды, воспринимается животным в его соответствующем сигнальном значении, именно как сигнал кормления на противоположной стороне, — но благодаря, очевидно, отсутствию адекватного подкрепления его действие не могло достаточно развиться для того, чтобы вызвать соответствующую двигательную реакцию. Поэтому мы стали в дальнейшем подкреплять „перекрытый“ условный раздражитель на соответствующей ему левой стороне.

Первые же применения подкрепления убедили нас, что условный раздражитель, данный во время еды, развивает все характерные для него особенности нервной деятельности. На первые же подачи кормушки с левой стороны во время еды на правой стороне, животное прерывает еду на правой стороне и бежит на левую. Там оно съе-

дает поданную порцию и потом возвращается доедать оставленную часть порции на правой стороне. Правда, здесь речь идет о звуке подаваемой кормушки, ибо на самый условный раздражитель животное в первые разы подкрепления не шло. Но все же звук кормушки представляет собой определенный условный раздражитель, и поэтому его действие должно, очевидно, распространяться преимущественно на кору больших полушарий. Ниже приводится кривая, показывающая условно-двигательную реакцию на звук кормушки (рис. 1).

В дальнейшем оказалось, что после пяти подкреплений „перекрытого“ условного раздражителя соответствующей ему кормушкой, он уже только один, данный во время еды на левой стороне, способен прервать еду и вызвать двигательную реакцию на правую сторону. Ниже приводится кривая одного из таких опытов, в котором „перекрытый“ условный раздражитель прервал течение безусловного пищевого рефлекса (рис. 2).

Приведенный опыт представляет собой интерес в нескольких отношениях. Прежде всего на первый условный раздражитель — звонок обычной двигательной реакции не было; животное пошло только на подачу кормушки. Через восемь секунд после начала еды был дан второй условный раздражитель — тон А, как видно на рис. 2, он прервал еду, вызвав двигательную реакцию к противоположной кормушке. Не найдя здесь корма, — ибо он давался строго через 15" действия „перекрытого“ условного раздражителя, — животное возвратилось вновь на левую сторону и стало

опять есть первую порцию, но звук подачи кормушки на тон А вызвал вновь двигательную реакцию в правую сторону, и животное стало есть этот „правый“ корм. Доев его, как это видно на рис. 2, животное возвратилось к оставленной на левой стороне кормушке и доело там оставшуюся еще порцию. Приведенная кривая убеждает, что кора головного мозга испытуемого животного не, только не понижает своей рецептивной функции во время еды, но, наоборот, в отношении условных пищевых раздражителей скорее ее даже повышает.

Доказательство этому можно видеть хотя бы в том, что на первичный, более сильный условный раздражитель (звонок) животное не проявило двигательной реакции, а на вторичный (тон А) более слабый, данный во время еды, животное проделало сложную двигательную экскурсию в обе стороны станка. Этот случай — не единственный, двигательная реакция на „перекрытый“ условный раздражитель

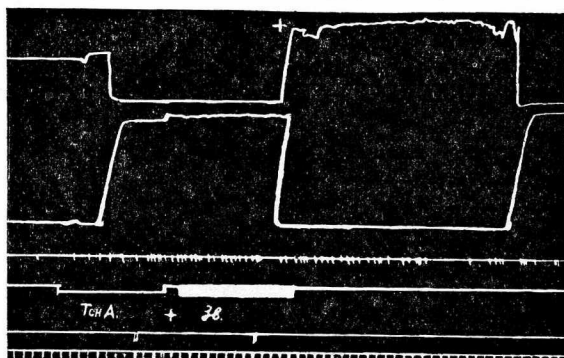


Рис. 1. После окончания тона А и на фоне первой еды (правая кормушка) был дан звонок, который сигнализирует еду на левой стороне. Сам звонок не вызвал двигательной реакции животного, но подача левой кормушки вызвала быструю двигательную реакцию в соответствующую сторону. (Обозначено крестиком). Съев на этой стороне, животное возвратилось на правую сторону и доело оставшуюся там еду.

Верхняя линия: бег на левую сторону, вторая — бег на правую сторону; третья — секреторная реакция; четвертая — дача условных раздражителей; пятая — дача безусловного раздражителя; шестая — отметка времени по 2".

происходит очень часто при любой комбинации раздражителей. Так, например, в этом же опыте, из которого дана вышеприведенная кривая, был дан звонок после тона и он также дал двигательную реакцию в противоположную сторону. В некоторых случаях животное, бросая корм на одной стороне, бежит на противоположную и там упорно, пока действует „перекрытый“ раздражитель, дожидается подачи кормушки. Следует принять при этом во внимание, что все наши условные раздражители сигнализируют один и тот же, как по количеству, так и по качеству, безусловный раздражитель (25 г хлебных сухарей).

Следует особо отметить, что после введения второго кормления на дополнительно даваемый условный раздражитель, животное стало, как правило, после еды на одной стороне, бегать к противоположной кормушке и обнюхивать ее, даже в тех случаях, когда давался

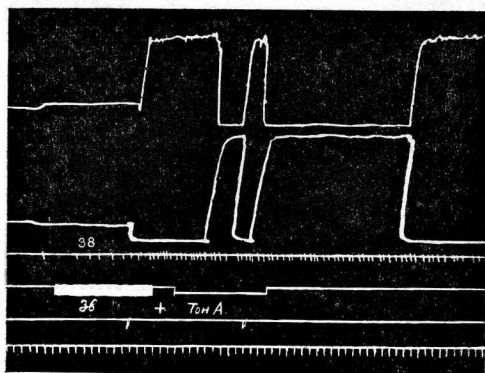


Рис. 2. Положительная условная реакция на тон А, данный во время еды. Не найдя кормушки с хлебом на сигнализируемой стороне, животное возвратилось опять на прежнее место, но при звуке кормушки убежало все-таки на правую сторону, где и съело поданный корм. Обозначение и запись производились как и на рис. 1.

мушки отличалась некоторым непостоянством. Мы захотели выяснить, в какой степени это связано с моментом дачи второй кормушки, т. е. не играет ли роль то, — через сколько секунд после начала еды первой порции дается „перекрытый“ раздражитель? С этой целью мы провели серию опытов с подачей только кормушки во время еды на одной стороне, причем самая подача производилась на разных промежутках после начала первой еды. Эти эксперименты имели свое оправдание в том, что можно было предполагать не одинаковое действие безусловного раздражителя на кору в различные моменты еды. Нами были взяты промежутки в 5", 8", 10", 12", 15" и 20". Ниже приводится сводная таблица ряда опытных дней с пробой в различные промежутки времени.

На приведенной таблице крестом обозначена двигательная реакция животного на подачу противоположной кормушки во время еды первой порции. Как видно, появление этой реакции не обладает какой-либо закономерностью в связи с промежутком.

Но наряду с этим вполне отчетливо выявляется зависимость этой реакции вообще от количества применений: наблюдается постепенная

только один условный раздражитель в нормальной комбинации. Так как оно обычно возвращалось после еды на середину станка, то это забегание к противоположной кормушке надо признать вновь выработанной условной двигательной реакцией. Мы подчеркиваем это обстоятельство потому, что выработка эта происходила, очевидно, на фоне действия безусловного раздражителя.

В дальнейшем мы обратили внимание на следующее обстоятельство: несмотря на то, что факт проявления двигательной условной реакции во время действия пищевого безусловного раздражителя не подлежал сомнению, все же эта реакция как на искусственный условный раздражитель, так и на стук кор-

ТАБЛИЦА № 1

Промежуток между началом первой еды и подачи на противоположной стороне	№ № опытов										
	248	249	250	252	253	254	259	264	265	266	267
5"	+	+									
8"	+	+	+	+							
10"	+	+	+	+							
12"	+	+	+	+							
15"	+	+	+	+							
18"	+	+	+	+							
20"	+	+	+	+							

выработка отрицательной реакции, хотя животное после окончания первой еды сейчас же бросается на противоположную, где была подана во время еды кормушка. Это убеждает в том, что животное вполне воспринимает звук кормушки, но с некоторого момента оно стало отставлять реакцию до конца первой еды. Вряд ли можно связать этот факт с каким-либо повышенным тормозящим действием безусловного раздражителя на кору; скорее его надо принять за особенную форму приспособления животного к новой ситуации опыта. В самом деле, даже в том периоде, когда кормушка переставала оказывать свое действие, применение искусственного условного раздражителя на фоне еды давало отрывы от еды и двигательную реакцию животного. Ниже приводится протокол такого рода опыта:

ТАБЛИЦА 2

Протокол опыта № 251, 1/XI 1932 г.

Время	Порядковый № условного раздражителя	Какой условный раздражитель дается	Промежуток от начала еды до подачи II кр. раздражит.	Время изолирован. дейст. I раздраж.	Скрыт. период	Величина условн. секреции в делен. шкалы	Примечание
4—30	767	Тон А + звонок	8"	15"	1"	30	Пошла только на звук противоположной кормушки
4—35	683	Звонок + Тон А	10"	15"	1"	45	Оставив еду, пошла на условный тон А
4—40	768	Тон А + звонок	15"	15"	1"	32	Тоже — пошла на звонок
4—45	684	Звонок + Тон А	10"	15"	1"	30	На стук противоположной кормушки не пошла
4—50	769	Тон А + звонок	5"	15"	5"	12	

(Тон является сигналом кормления на правой стороне, а звонок — на левой).

Если сравнить табл. 1 и 2, то можно видеть, что приведенный нами опыт был произведен как-раз в тот период, когда даже звук кормушки перестал давать отрывы от еды. Здесь же, по общепринятому мнению, более слабый и удаленный от еды условный раздражитель вызывает эту двигательную реакцию. Таким образом, реакция „ухода от еды“, хотя и стала угасать на звук кормушки, но легко возникла при применении условного раздражителя. Точно также очень трудно связать полученную нами реакцию ухода от еды с каким-либо состоянием степени пищевой возбудимости. В одних случаях она проявляется в конце опытного дня, не проявляясь в начале опытного дня, в других как-раз наоборот.

Итак, относительно этой реакции можно с определенностью констатировать только одно, что она крайне лабильна и подвержена различным варьирующимся модификациям.

II

Приступая ко II серии наших исследований, мы поставили перед собой задачу использовать те особенности в деятельности коры больших полушарий, которые нами были обнаружены на фоне действия безусловного раздражения. Эта особенность заключается в том, что кора в момент действия безусловного раздражителя способна к сложной ассоциативной работе. Необходимо только, чтобы эта деятельность протекала по правилу: „сигнал — подкрепление“.

Исходя из всех этих соображений, мы решили выработать условный рефлекс на новый, индифферентный раздражитель, употребляя, его по обычному способу „перекрытия“, т. е. спустя несколько секунд после начала еды, но введя, однако, то существенное дополнение, чтобы этот раздражитель был сигналом кормления на противоположной стороне. Таким образом, вся комбинация раздражителей должна была принять следующий вид: сначала дается старый условный раздражитель „тон А“ и подкрепляется едой на соответствующей ему левой стороне станка; через 5" после начала еды включается „Ф ё н“, как новый условный раздражитель, длится 15" и прекращается или за $1\frac{1}{2}$ секунды раньше, или одновременно с подачей противоположной (правой) кормушки. Основным условием этой комбинации естественно было то, чтобы новый раздражитель действовал только во время применения безусловного раздражителя. Расчет при этом был, конечно, на то, что животное без промаха должно было бежать на стук противоположной кормушки, только при этом условии можно было говорить о сохранении принципа — „сигнал — подкрепление“.

В виду того, что в описанной выше серии опытов было обнаружено, что двигательная реакция на стук кормушки склонна к угашению, мы прибегли к особому методическому приему, который выяснил нам целый ряд интересных особенностей процесса „перекрытия“. Тот факт, что животное в конце-концов перестает отрываться от еды и бежать на стук другой кормушки, съедая, однако, обе порции, показывает, что оно приспособилось более экономично к новой ситуации опытов. Подобный же процесс, очевидно, происходит в тех случаях, когда крыса выбирает более короткое расстояние лабиринта, избегая более длинного. Поэтому, чтобы получить постоянную двигательную реакцию на стук кормушки, мы проделали следующее: если во время еды, при подаче противоположной кормушки животное не оставляло еды, мы автоматически убирали эту еду и заменяли ее пустой кормушкой. Как показал опыт, на эту процедуру

животное реагировало быстрой двигательной реакцией к противоположной кормушке, которая раньше была им игнорирована. Но наряду с этим выявилась еще одна чрезвычайно интересная подробность, характеризующая собой ту высокую степень активности коры больших полушарий, которую она проявляет на фоне действия безусловного раздражителя. Через несколько таких отнятий корма, животное стало систематически само покидать еду, как только подавалась противоположная кормушка. Но так как этому отнятию в данной серии опытов предшествовал всегда звук „Ф ё н“, то мы, до некоторой степени неожиданно для нас, получили новую условную реакцию. Как только во время еды на левой стороне мы пускали „Ф ё н“, — животное начинало торопливо глотать данную порцию, набивая рот сухарями, и потом с полным ртом бежало на противоположную сторону. Этот курьезный факт убедил нас, что индифферентный раздражитель — „Ф ё н“, даваемый во время еды и как будто незамечаемый животным, стал одновременным условным сигналом отнятия одной еды и, как оказалось

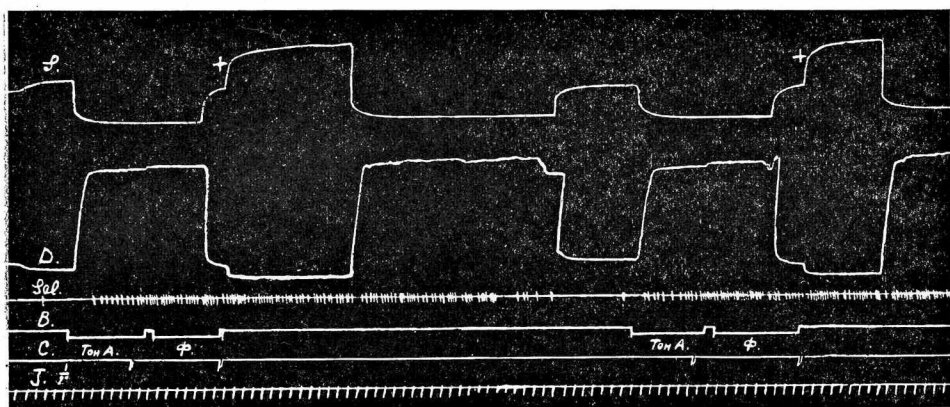


Рис. 3. Опыт 16/XII — 32 г. Первые условные реакции на „покрываемый“ фён. Животное бросило еду на правой стороне, побежало на левую и упорно (крест) дождало здесь корм. Обозначения те же.

потом, подачи другой на противоположной стороне. Этот факт оказался лишним подтверждением того, что раздражители, действующие на центральную нервную систему в момент действия безусловного, раздражителя могут вступать в самые разнообразные связи с различными нервными комплексами. Окончательным подтверждением этого заключения явилось то, что на 18-м применении „Ф ё н“, в описанной выше ситуации раздражителей животное оставило еду на левой стороне и побежало, еще до подачи кормушки, на правую сторону.

Ниже приводится кривая, иллюстрирующая этот опыт (рис. 3).

Как видно по этой кривой, эта первая условно-двигательная реакция на звук Фёна обладает определенной направленностью и упорством: животное, оторвавшись от еды на левой стороне, упорно дожидается корма (около 8") на правой стороне.

В дальнейшем мы задались целью упрочить этот рефлекс, тренируя его в этой же ситуации до 50 раз, а после этого сделать изолированную пробу в обычной последовательности „Фён“ — подкрепление без предварительной дачи еды и другого условного раздражителя.

При этом надо принять, конечно, во внимание все, что было нами сказано в начале этой работы относительно смены ситуации опыта при ответственных пробах.

В наших условиях „Фён“, обычно даваемый только на фоне еды, впервые дается изолированно. Опыт показал, действительно, что животное реагировало на дачу изолированного „Фёна“ подчеркнутой ориентировочной исследовательской реакцией, но как секречия, так и двигательная реакция были вполне отчетливы, причем вторая была совершенно адекватной, т. е. в ту сторону, на которой обычно „Фён“ и подкреплялся. Ниже приводится кривая, на которой представлены две первые пробы изолированного „Фёна“ (рис. 4).

На кривой видны вполне отчетливо настойчивые двигательные реакции (обозначены крестом) на левую сторону и значительная условно-секреторная реакция.

Эта последняя проба окончательно убедила нас в том, что условно-рефлекторная деятельность на фоне действия безусловного раздражи-

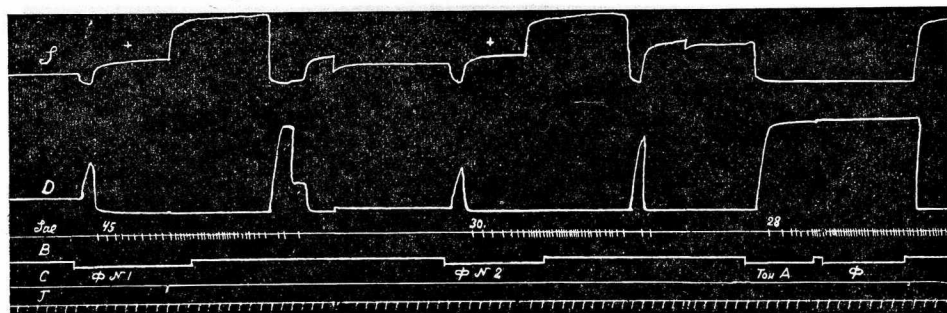


Рис. 4. Первые изолированные применения фёна, как раздражителя после 50 перекрытий. Видны правильные двигательные реакции в соответствующую (левую) сторону (обозначены крестиком) и обильная условная секреторная реакция. Выбор стороны не случаен, а прочен, т. е. животное все 15" изолированного действия стоит упорно около выбранной кормушки. Обозначения те же.

теля может протекать вполне нормально, без какого-бы то ни было замедления во времени выработки. Этой пробой фактически, в основном была решена поставленная нами задача. В дальнейшем мы стали давать „Фён“ только изолированно, т. е. по обычному способу и обратили специальное внимание на характер как двигательной реакции, так и состояния условно-секреторного компонента. Последний, дав в первых применениях 45 и 30 делений шкалы за 15" применения, так и остался в дальнейшем около этого уровня, что указывает на то, что процесс его условной выработки в основном был закончен еще при употреблении его на фоне безусловного раздражителя.

Двигательная реакция была с переменным успехом, но ничем особенным она не отличалась от двигательных рефлексов на прочие условные раздражители (тон, звонок). На этом мы и закончили наши эксперименты.

Заключение

Насколько очевидными и доказательными являются приведенные выше эксперименты в отношении активного состояния коры во время

действия безусловного и возможности выработки при этом условных реакций — настолько трудным и сложным оказывается объяснение самого нервного механизма этих фактов.

В самом деле, как представить себе нервный механизм того, хотя бы факта, что условный раздражитель прерывает течение безусловного комплекса и заменяет его адекватной условной реакцией? Сказанное в одинаковой мере относится как к искусственному условному раздражителю, так и к стуку кормушки, который по сути дела является близким к натуральному условному раздражителю. Поскольку на этот условный раздражитель следует обычная ответная реакция в полном составе ее компонентов — мы должны очевидно предположить, что действие безусловного раздражителя не мешает проявлению тех процессов, которые связаны с наиболее вариационной частью центральной нервной системы, с корой. Даже более того, есть основание думать, что одновременное безусловное возбуждение помогает проявлению условных реакций животного. Это видно хотя бы из рис. 2. Условный изолированный раздражитель не дал двигательной реакции, а условный раздражитель такой же силы, на фоне действия безусловного, дал отчетливую двигательную реакцию в соответствующую ему сторону. Вместе с этим следует особо отметить, что эта условно-двигательная реакция, возникшая на фоне действия безусловного, отличается особенной стремительностью и быстротой. Получается впечатление, что условный раздражитель черпает свою энергию в протекающем в этот момент безусловном возбуждении, т. е. условное возбуждение является как бы „доминантой“ по отношению к безусловному (Ухтомский). С обычной физиологической точки зрения здесь можно говорить о том, что в описываемых фактах условный раздражитель более сильный, чем безусловный, ибо он дезинтегрирует эффекторный комплекс последнего и мобилизует свойственные ему самому компоненты реакции.

Только это парадоксальное заключение можно было бы сделать в результате наших наблюдений. Их полное же и исчерпывающее объяснение есть, несомненно, дело будущих исследований.

От вопроса: какой процесс протекает в коре в момент действия безусловного, следует отличать другой, хотя и близкий ему, но иной по характеру, вопрос: можно ли выработать условный рефлекс при „перекрытии“ индифферентного раздражителя? Как уже упоминалось выше, исторически первый вопрос возник из невозможности осуществления второго. В нашей модификации опытов мы показали, что „перекрытый“ раздражитель отнюдь не теряет своего „рефлексогенного“ значения, но надо только, чтобы он что-то сигнализировал. Этим в значительной мере выясняется вопрос о состоянии коры и всей центральной нервной системы в момент действия безусловного раздражителя.

Что касается второго вопроса, то на наш взгляд вряд ли возможна выработка условной реакции на индифферентный раздражитель, который ничего не сигнализирует.

Для организма система: „сигнал — ответ“ представляет собой до некоторой степени систему замкнутых процессов, связанных известными временными отношениями. Там, где мы полагаем, что дело начинается с безусловного раздражителя, по сути дела всегда в некоторой степени предшествует раздражение сигнального характера:

для еды это может быть вид еды, чашки и т. д., для электрокожного раздражителя предболевое, почти мгновенное раздражение кожи и т. д.

Поэтому, во всех этих случаях мы имеем всегда в различных временных отношениях какое-то предшествующее раздражение и ответную реакцию на него. Именно поэтому, нам кажется, всякий другой раздражитель, действующий в тот момент, когда система: „сигнал—ответ“ оказывается замкнутой, является неактивным, если он сам не сигнализирует какого-либо нарушения этой системы. Физиологически это значит, что любое раздражение центральной нервной системы в особенности коры, перешедшее уже в развитие процессов безусловного-подкоркового порядка, может быть изменено в своем течении только таким другим раздражителем, ориентировочная реакция на который предшествует и связывается с какой-либо основной деятельностью организма.

Те случаи, в которых животное никакими внешними признаками не отвечает во время еды на условный раздражитель, но, однако, после еды бежит к противоположной кормушке, которую сигнализировал этот раздражитель, убеждают нас, что условный раздражитель все же действует на центральную нервную систему и вызывает, какую-то скрытую ориентировочную реакцию. Отсюда становятся понятными неудачи выработки условного рефлекса путем „перекрытия“. Скрытая ориентировочная реакция, которая должна неизбежно возникнуть на дачу нового индифферентного раздражителя во время еды, угашается в дальнейшем систематическим неподкреплением. В результате этот раздражитель является даже менее активным, — в смысле успеха выработки на него условного рефлекса в нормальных условиях, — чем всякий другой, взятый для этой выработки.

Все сделанные нами эксперименты дают возможность сделать следующие выводы:

1. Условный раздражитель для правой стороны, данный во время действия безусловного левой стороны, может прервать течение безусловной реакции и вызвать соответствующую ему двигательную условную реакцию.

2. Факт возможности условной двигательной реакции в момент действия безусловного раздражителя показывает, что последний не оказывает тормозящего действия на кору больших полушарий.

3. Индифферентный раздражитель, данный через 3" после начала действия безусловного, может сделаться условным раздражителем кормления на противоположной стороне станка.

4. На фоне действия безусловного раздражения, центральная нервная система способна осуществлять сложную положительную ассоциативную деятельность: образовывать условные реакции и проявлять приспособляемость к меняющейся ситуации опыта.

Поступило в редакцию.

15 мая 1934 г.

ЛИТЕРАТУРА

- 1) Крестовников. Труды о-ва русск. врачей, т. 80, 1913. — 2) Фурсиков. Архив биол. наук, т. XXIII, вып. 1 — 3, 1923. — 3) Анохин. Труды лаборатории акад. И. П. Павлова, т. II, вып. 1, 1927. — 4) Соловейчик. Труды лабор. акад. Павлова, т. II, вып. 2, 1928. — 5) Райт. Там же. — 6) Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий. Ленгиз, 1927. — 7) Шнирман. Новое в рефлексологии нервной системы, вып. 1, 1925 — 8) Cason. N. Journ. Exper. Psychol., v. 5, 1922, p.p. 108 — 148, 153 —

196. — 9) Switzer. Journ. exper. Psychol. v. 13, 1930, P.p. 76—97. — 10) Schlosberg. Journ. exper. Psychol. v. 11, 1928. — 11) Wolfle. Journ. genetic Psychol., v. 4, 1930. — 12) Carr and Freeman. Psychol. Review, v. 26, 1919. — 13) Jarbrough. Psychol. Monogr., v. 30, 1921. — 14) Wenrick. Psychol. Rev. v. 40, n. 6, 1933.

THE STUDY ON DYNAMICS OF THE HIGHER NERVOUS ACTIVITY

Communication VI. The characteristic of the receptive function of the larger hemispheres cortex at the moment of the action of the unconditional stimulant

By *P. Anokhin* and *E. Strej*

From the Physiological Laboratory of The Gorky Medical Institute. (Chef — Prof P. Anokhin)

1. The conditional stimulant for the right side, given at the time of action of an unconditional left side one, is able to cut the progress of an unconditional reaction and to produce the appropriate conditional movement reaction.

2. The possibility of a conditional movement reaction at the time of an unconditional stimulant activity shows that the latter produces no inhibition effect upon the action of the large hemispheres cortex.

3. An indifferent stimulant when started 3" after the beginning of the action of an unconditional irritant might turn on the opposite side of the frame into a conditional feeding stimulus.

4. On the ground of an unconditional stimulation the central nervous system is able to carry on a complicated associative activity i. e. to form a conditional reaction and to adapt itself to the changing situations of the experiment.

О ВЗАИМООТНОШЕНИИ БОЛЕВОЙ И ТАКТИЛЬНОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ¹

М. А. Панкратов

Из физиологического отд. Научного ин-та им. П. Ф. Лесгафта, Ленинград. (Зав. — проф. Л. А. Орбели)

Работая в течение последних трех лет с животными, у которых повреждались различные части центральной нервной системы, мы встретились с некоторыми фактами, которые представляют известный интерес с точки зрения физиологии органов чувств. Вопрос касается взаимоотношения отдельных афферентных систем кожной чувствительности.

Впервые этот вопрос был поднят английским невропатологом Head'ом. На основании большого клинического материала о регенерации после случайных поранений чувствительных кожных нервов, а также опыта с перерезкой ветви лучевого нерва на самом себе, Head вывел заключение, что вся кожная чувствительность делится на два вида: протопатическую и эпикритическую. Согласно его взгляду, протопатическая чувствительность оказывается более грубой, диффузной, с точки зрения филогенеза более ранней; эпикритическая — более тонкая, строго дифференцированная, точно локализуемая, филогенетически более поздняя. Обе эти системы имеют свои собственные проводники и функционально находятся в такой зависимости, что эпикритическая тормозит протопатическую.

Подобное утверждение Head'a вызвало возражения со стороны физиологов и клиницистов немецкой школы. Так, Goldscheider считает, что в данном случае речь должна идти не о двух системах, а об одной, находящейся в различной стадии восстановления. Frey со своими учениками точно также, на основании ряда случаев, не подтверждает Head'овской точки зрения.

За последние годы, однако, учение Head'a стало завоевывать мало по малу свое право как в клинике, так и в физиологии. Большую роль в этом сыграл Foerster. Основываясь на огромном клиническом материале мирного и военного времени, последний автор всецело присоединяется к взглядам Head и развивает их в своем учении.

В лаборатории проф. Л. А. Орбели А. А. Волохов занялся изучением вопроса о влиянии симпатической нервной системы на регенерацию регенерирующих нервов. Получив определенные указания на влияние этой системы, автор, однако, воздерживается от принятия или отрицания основных взглядов Head.

¹ Доложено в Ленингр. об-ве физиологов им. Сеченова 17/1—34 г. и на Всесоюзном съезде физиологов в Москве (VI—34 г.).

Мы имеем в своем распоряжении более обширный и собранный в несколько ином направлении материал, касающийся этой интересной области физиологии органов чувств.

При изложении полученных нами данных необходимо прежде всего остановиться на тех реакциях животных, по которым мы судили о наличии или отсутствии того или иного вида чувствительности. Если взять нормальную кошку и сильно сдавить ее хвост рукой, то в ответ получается гневная реакция с шипением, криками, и кошка моментально повертывается к месту раздражения, кусает руку или же вцепляется в нее когтями передних лап. Эта реакция животного должна быть разделена на две. Первая — крики, шипение — указывает на участие болевой чувствительности; вторая — поворачивание кошки к месту раздражения со стремлением освободиться от него — говорит о вовлечении в процесс чувствительности, способствующей определению места раздражения. Как будет видно из дальнейшего описания, у животных с разрушением избранных нами отделов центральной нервной системы выпадала именно вторая реакция, т. е. способность определения места раздражения или правильность локализации.

С технической стороны кошки представляют наиболее удобный объект для подобных экспериментов: у них особенно ярко и отчетливо выступают указанные выше реакции, по сравнению, например, с собаками или кроликами.

Наблюдению были подвергнуты животные с перерезанными задними столбами спинного мозга, частичным разрушением *thalamus'a* и кошки без больших полушарий головного мозга.

1. Перерезка задних столбов

Методика

Первый ряд операций проходил следующим образом: кожный разрез длиной в 3-4 см проводился от затылочного бугра назад по остистым отросткам II и III позвонков; по освобождении мышц от кости, удалялся остистый отросток II шейного позвонка и задний край дуги атланта, вскрывалась твердая мозговая оболочка, и на этом уровне производилась тонкими ножницами перерезка задних столбов спинного мозга. После этого рана наглухо зашивалась. Подобных операций было сделано шесть. Выдержки из протоколов наблюдений приводим ниже. Методика исследования чувствительности заключалась в следующем: болевые реакции вызывались уколами иглы в кожу, давлением на хвост пальцами или же ущемлением хвоста зажимом, с которым животное свободно бегало по комнате. Легкие степени болевых реакций проявлялись мяуканьем, умеренными криками и движениями животного, стремящегося уйти от места раздражения и освободиться от зажима сбрасыванием его зубами. Более резкие раздражения сопровождалась шипением, яростью и бурными движениями животного. Тактильные раздражения наносились легким прикосновением карандашом или кисточкой к различным местам кожных волосков, на что животное обычно поворачивало голову и облизывало это место. Важно, чтобы эти раздражения были вне поля зрения животного. Мышечные проприоцептивные реакции исследовались как простым наблюдением за позой и положением отдельных конечностей животных при сидении, ходьбе и прыжках, так и наблюдением реакций животного на искусственно придаваемые неудобные позы.

Результаты

Протокол № 28. Кошка „Мурка“. 17/III—33 г. Операция перерезки задних столбов спинного мозга в верхнем шейном отделе. Наркоз — чистый эфир. Длительность операции 40 мин.

При пробуждении от наркоза кошка вяла, движения замедленны, часто падает на бок, при ходьбе наступает на тыльные поверхности лап, пятится назад. Периодические крики.

На второй день после операции наблюдается резкое расстройство

походки, не исправляет неудобных положений, задевает лапками пол при движении. Сильное давление пальцами на хвост и укол булавкой в кожу не вызывают никакой реакции.

В течение следующих трех дней кошка обнаруживает те же признаки расстройства в сфере чувствительности. Наряду с этим наблюдается довольно странное поведение животного: стремление забиться в темный угол, под шкаф, убежать прочь от людей и с открытого места; за все это время ни разу не употребляла пищи или жидкости. На лапках выступает каплями пот. Из носа гнойное выделение. Подозрение на общую инфекцию.

23/III—33 г. впервые вылакала 30—40 г молока. При беге тело часто уклоняется в сторону, и кошка почти падает на пол. Болевое раздражение вызывает лишь слабую ответную реакцию в виде крика, при этом кошка не стремится освободиться от раздражения. При прыжке вниз со стола задняя часть тела запрокидывается, и кошка делает добавочные два-три шага, чтобы сохранить равновесие и не упасть. Прыгать вверх не может. Хорошо выступает каталептическое состояние, в котором животное длительно сохраняет очень неудобные позы.

В дальнейшем поведении животного наблюдается постепенное улучшение как общего состояния, так и чувствительности. Совершенно исчезла боязнь света и открытого места, прием пищи стал вполне нормален, выделения из носа прекратились, подозрение на инфекцию было не обосновано. Неуверенность в походке, неуклюжесть в прыжках и задевание лапками о пол также улучшились и в течение нескольких месяцев стали едва заметными. Только при внимательном наблюдении можно было заметить несколько перегнутое состояние передних конечностей при сидении на задних лапках; они как будто расслаблены. Тактильная чувствительность совершенно не обнаруживается первое время. Прикосновение к поверхности тела ниже перерезки не вызывает никакой реакции, затем спустя несколько времени отмечается реакция местного сокращения кожи на прикосновение к ней или на дотрагивание к волосам, однако животное не поворачивает головы к месту раздражения. Тряпка, привязанная к хвосту, не вызывает никакой реакции, точно также марлевый башмачок, надетый на заднюю ногу, не снимается животным. В последнем случае наступает отряхивание лапой, однако без всякой попытки освободиться от башмачка, и животное продолжает ходить в нем долгое время. Спустя некоторое время после операции наступила правильная оценка по отношению к марлевому сапожку, но и здесь отмечается, что кошка пытается снять сапожок после отряхивательного рефлекса. Болевая чувствительность в первое время после операции оказывается резко пониженной, в дальнейшем же достигает нормальной высоты, и даже наблюдается до известной степени гиперпатия, которая в отдельных случаях была ясно выраженной. Давление на хвост вызывает крики и ярость животного. При этом кошка не стремится освободиться от раздражения, она стоит, широко расставив ноги, дико кричит, озирается по сторонам, но не делает никаких попыток к тому, чтобы укусить давящую руку или ударить ее лапой. Пущенная свободно на пол с зажимом на хвосте кошка ведет себя так же, пряча свой хвост в угол, и сама встает задом к стене, машет хвостом и изредка бегает с одного места на другое, все время фыркает, урчит, шипит и держится близко около стены, ее взгляд направлен на окружающие ее лица и животных. Если в это время к ней близко подходит другая кошка или собака, то она

с яростью набрасывается на них, бьет их лапами и кусает, через некоторое время вновь убегает в угол, злобно поглядывая кругом себя на окружающих ее „врагов“. У кошки отсутствует реакция к правильной локализации места раздражения и она не пытается лизать и кусать места повреждения и не стремится освободиться от давящего предмета. Пища, брошенная на пол в этот момент, вызывает необычайную реакцию: животное с криком набрасывается на нее, быстро съедает ее, молоко жадно лакает, хотя бы перед этим была совершенно сыта. В настоящее время, спустя свыше года после операции, отчетливо выступает из всех вышеперечисленных расстройств только пониженная способность к правильной оценке места наносимых болевых раздражений и незначительное расстройство мышечного чувства. Других симптомов при обычном наблюдении не удается отметить.

Остальные пять кошек с перерезкой задних столбов в общем дают такую же картину расстройств, как и вышеописанная. Лишь у одной из них нам не удалось наблюдать понижения тактильной чувствительности; способность локализации раздражения у этой кошки была довольно точная. Легкое прикосновение к телу или укол булавкой вызывало тотчас реакцию в виде лизания этого места. На сильное давление хвоста животное с криком и шипением оборачивалось к хвосту и набрасывалось с выпущенными когтями на раздражающий предмет. У этой кошки за шесть недель до перерезки задних столбов была произведена операция перерезки обоих зрительных нервов. Будучи совершенно слепой, она чрезвычайно тонко ориентировалась в окружающей обстановке, бегала из комнаты в комнату, никогда не задевая дверей, стен, прыгала на табуретку, со стола на пол, тактильные ощущения у нее были выражены необычайно остро.

У других кошек при полном отсутствии способности локализовать болевые раздражения, тактильная чувствительность сохранялась пониженной, они повертывали голову к месту раздражения волосков или на давление кожи, но при этом точности реакции в смысле определения места никогда не наблюдалось.

У всех кошек наблюдалось также особенно сильное и длительное проявление чесательных рефлексов с соответствующих мест кожи.

Таким образом, после перерезки задних столбов спинного мозга у кошек выступает ряд явлений, связанных с двигательными, чувствительными и вегетативными функциями организма. Выключение чувствительной системы задних столбов, как видно из опытов, ведет не просто к выпадению их функций, но здесь наблюдается более сложная картина. В первые дни обнаруживается очень сильное угнетение болевой и полное отсутствие тактильной чувствительности, а также и мышечно-суставного чувства. Хотя проводники болевой чувствительности при этих операциях и не задеваются, однако в первое время и они очень сильно страдают. Наряду с явлениями выпадения имеется картина сильного угнетения и тех систем, которые непосредственно не вовлечены в перерезку. Объяснение этому факту может быть лишь то, что раневая поверхность задних столбов действует как чрезвычайно сильный раздражитель, постепенно затихающий вместе с процессом заживления раны. Весь этот период характеризуется длительным и постоянным раздражением одной только системы чувствительных волокон, именно волокон задних столбов спинного мозга и именно их центрального конца. Усиленные импульсы отсюда, может быть, даже качественно измененные, идут в центры головного мозга, и здесь происходит резкое угнетение центров дру-

гих чувствительных систем, что клинически выражается в сильном понижении различных видов чувствительности. В данном случае имеется картина, которая позволяет нам в течение долгого времени наблюдать влияние одной чувствительности на другую. Раневое место в этом отношении представляет собой удобный момент для изучения взаимоотношения различных афферентных систем.

Следовательно, в картине расстройств чувствительности, наступающей в связи с перерезкой задних столбов спинного мозга в первое время имеются не только явления выпадения, но и возбуждение и раздражение выпавших систем, которые рефлекторно оказывают угнетающее воздействие на неповрежденные чувствительные системы, а также на двигательные и вегетативные функции и даже на условно-рефлекторную деятельность (отказ от пищи, убежание в темное место и пр.).

Позже, когда явления раздражения проходят, наступает так сказать в чистом виде картина выпадения, которая, однако, оказывается несколько видоизмененной. Недостаточность тактильных и мышечных импульсов сказывается не только в меньшей активности животного на эти раздражения, но и в преобладании над ними болевой чувствительности, оставшейся неповрежденной. Она высвобождается из-под влияния усиленных импульсов, идущих по задним столбам спинного мозга, и теперь сама оказывает тормозящее влияние на остатки этих систем.

Болевые реакции животного в этот момент носят явно повышенный характер (гиперпатия по Foerster'y).

В норме животное точно локализирует место раздражения и освобождается от него, при этом признаки боли выступают менее сильно. Отсюда вытекает ясный вывод, что в норме болевая чувствительность находится под контролем чувствительности, проходящей в задних столбах спинного мозга, этот контроль выражается в том, что болевые проявления этими видами чувствительности затормаживаются.

Прочие расстройства, выступающие при этом: двигательные, а также вегетативные, нами будут представлены в другой статье. Во всяком случае помимо перерыва спинномозговых путей и сдвига в различных афферентных системах, как следствие операции, есть основание допустить здесь активное участие также и симпатической нервной системы.

2. Повреждения зрительных чертогов

В следующих опытах нами была предпринята операция частичного повреждения таламуса. Как известно, последний является сборным пунктом проводников кожной чувствительности, а также и высших органов чувств (Foerster).

Методика операции заключалась в следующем: отступя 2-3 см от корня носа, производился продольный кожный разрез кзади, длиной в 3-4 см. Фасция и мышцы очищались от костей черепа и сдвигались к основанию. На теменных костях вблизи средней линии просверливались трепаном два симметрично расположенных, величиной с десятикопеечную монету, отверстия. Твердая мозговая оболочка надрезалась, затем через это отверстие, проходя кору больших полушарий, вводилась тонкая ложечка, которая по достижении глубины около трех с половиной сантиметров приводилась в вращение вокруг своей оси, после чего осторожно вынималась. При этом кора повреждалась чрезвычайно незначительно, кровоотечение также было ничтожно. Рана наглухо зашивалась. Подобных операций было произведено две.

Результаты

В поведении животных сразу после операции выступает многообразный и сложный комплекс явлений, которого мы здесь коснемся лишь частично, постольку, поскольку это будет связано с нарушением чувствительности.

В первый же день у животных обнаруживается расстройство сензорно-моторной сферы: общая заторможенность, каталепсия с расстройством мышечного чувства и всех видов кожной чувствительности. При исследовании болевой и тактильной чувствительности вначале отмечается наличие лишь первой, притом в пониженной степени по сравнению с нормальным животным, вторая же оказывается совершенно отсутствующей; во всяком случае, все тактильные раздражения в первые дни после операции остаются без ответа. Лишь спустя некоторое время можно заметить, как постепенно восстанавливаются реакции и на эти раздражители (дотрагивание до волосков кожи, чесание и т. д.). Затем чувствительность мало-по-малу восстанавливается, и даже наступает некоторая гиперэстезия, например болевая. Исследование кошек в этот период на способность локализации дает различный эффект. Одна кошка („Таля“) совершенно не локализирует раздражения, вторая же („Муса“) дает правильную реакцию. Точность локализации у второй кошки, наряду с другими явлениями резко отличает ее от первой кошки. В первые же дни после операции эта кошка точно также не локализовала, как и первая. В это время у нее можно было наблюдать такое явление: если умеренно давить на хвост, то можно заметить реакцию расширения зрачков, открытие глазной щели, экзофтальм и сокращение третьего века, все дело этим и ограничивалось. Никаких общих и местных двигательных реакций кроме указанных не выступало. Если с такой же силой давить на кончик уха, то реакция выражается лишь в выпячивании верхней губы и топорщении усов, они сразу направляются вперед и принимают угрожающий вид. Следовательно, умеренное давление с различных участков тела вызывает лишь специальные рефлексы без наличия обобщенной реакции всей центральной нервной системы. Однако, при более сильных давлениях как хвоста, так и ушей обнаруживается общая болевая реакция с криками и движениями животного. Как указано было выше, локализация у этой кошки в данное время отсутствовала, спустя же некоторое время она стала довольно точной.

Поскольку у второй кошки общая картина наблюдаемых расстройств была несколько иная и расчленения болевой и тактильной чувствительности дальше острого периода не наблюдалось, мы приведем здесь наблюдения только над первой кошкой. Спустя много месяцев после операции и до настоящего времени это животное обнаруживает одни и те же явления: общая повышенная возбудимость, частичное расстройство зрения и расстройство кожной и болевой чувствительности. Последнее особенно демонстративно выступает. Так если кошке ущемить зажимом хвост и пустить ее на пол, то она с чрезвычайно бурными криками, резкими движениями, иногда даже мочеиспусканием, начинает бегать по комнате, но от зажима не пытается освободиться. Если хвост ударяет по полу и зажим стучит, то кошка моментально повертывается на стук, делает круговые движения, стремясь приблизиться к месту слухового раздражения, но ни разу нам не удавалось видеть, чтобы кошка схватила зубами зажим. Ее реакция есть реакция на звук, она не воспринимает

места боли, что видно по тому, что животное не повертывается к хвосту, когда зажим не стучит по полу. Это подтверждается еще тем, что если в этот момент бросить мясо на пол, то кошка с яростью набрасывается на него, начинает с урчанием его есть. Освобождение от зажима в этот момент не прекращает ее занятия, и она не обращает никакого внимания на хвост. После освобождения от зажима кошка перестает есть, но если ее вновь схватить за хвост и сильно давить, то животное вновь возбуждается и с яростью набрасывается на пищу. Это явление совершенно закономерно наступает у этой кошки всякий раз при опыте. Отсутствие способности правильно локализовать болевые раздражения выражено отчетливо. Кошка как бы ищет виновника своих страданий во внешней среде — в слуховых, зрительных и вкусовых раздражениях. Наряду с недостаточностью тактильной чувствительности отчетливо выступает повышенная реакция на болевые раздражения (ярость, мочеиспускание).

Таким образом и при повреждении каких-то отделов таламуса выступает та же самая картина расстройств тактильной и болевой чувствительности, как и при поражении задних столбов спинного мозга.

Более точного анатомического описания места повреждения мы не имеем возможности представить до гистологического исследования этих случаев.

В анализе обоих этих опытов необходимо их выделить как совершенно различные по своему анатомическому поражению случаи. В то время как второе животное („Муса“) дает общую картину бедности движений и заторможенности с преобладанием расстройств мышечного чувства, при полной сохранности прочих видов чувствительности, за исключением короткого периода сразу после операции, когда наблюдалось понижение всей кожной чувствительности, первое животное („Таля“) представляет совершенно иную картину: общее возбужденное поведение, резкая болевая гиперэстезия, наряду с понижением тактильной чувствительности. Это дает основание думать, что места произведенных повреждений в обоих случаях были совершенно различны. Лишь в первом случае надо допустить повреждение путей проводящих тактильные импульсы; их перерыв при сохранении болевых путей и дает ту картину, которая описана выше.

3. Удаление коры больших полушарий

Следующие опыты относятся к коре больших полушарий головного мозга. Под нашим наблюдением были две кошки без больших полушарий, прожившие после операции — одна полтора месяца, вторая — около семи месяцев. В этот период уже острые явления обычно исчезают, и у них постоянно и в течение долгого времени можно наблюдать одни и те же явления без каких-либо изменений.

Состояние болевой и тактильной чувствительности в обоих случаях было одинаково, поэтому здесь будет приведен материал лишь одного кота, жившего более длительный срок; подробное описание картины явлений, наблюдавшихся у этого кота, было доложено на заседании о-ва физиологов год назад и будет напечатано в одном из ближайших номеров Физиологического журнала.

Серый кот „Могуч“ до операции был очень агрессивен, силен. После операции, спустя несколько дней, можно было давить на хвост, кот шипел, урчал, иногда двигался, но никогда не оборачивался к месту давления. Это обстоятельство было учтено при дальнейших

работах с ним по условным рефлексам. В качестве безусловного рефлекса было взято болевое раздражение (давление пальцами на хвост), в качестве условного — звук метронома. С такой методикой было приступлено на 20-й день после операции к выработке условных рефлексов. При этом можно было совершенно спокойно и свободно давить на хвост в течение многих секунд и много раз в продолжение опыта без опасения быть поцарапанным. Кот шипел, урчал, фыркал, иногда двигался вперед после раздражений, облизывался, но нападения на экспериментатора не было. Подобные опыты были проделаны за все время около 1000 раз без какого-либо намека на правильную локализацию болевого раздражения. Никакого условного рефлекса на место раздражения таким образом не было образовано, что с несомненностью говорит о значительном нарушении тактильной чувствительности. Однако, последняя у кота не отсутствует, что доказывается следующим. Спустя несколько дней после начала работы с условными рефлексам наступила стадия иррадиации возбуждения, во время которой достаточно было легкого прикосновения к волосам хвоста или какой-либо другой части тела, чтобы кот дал такую же картину, как и при давлении на хвост. Этот факт указывает на наличие у животного тактильной чувствительности: у кота выпала лишь способность определять или локализовать, хотя бы приблизительно, место раздражения, выпала реакция повертывания головы к хвосту. В дальнейшем был выработан условный рефлекс на звук метронома, а также и относительная дифференцировка, но картина расстройства чувствительности продолжала оставаться без изменения.

Следовательно, удаление больших полушарий головного мозга вызывает такое изменение чувствительности на поверхности тела, когда теряется способность правильно локализовать место раздражения, нарушается тактильная чувствительность, болевая же сохраняется в неизмененном виде.

4. Обсуждение результатов

Основываясь на вышеприведенных фактах, мы можем, во-первых, подтвердить точку зрения Head'a, высказанную им по поводу регенерации чувствительных нервов руки и, во-вторых, расширить ее, включив сюда результаты повреждения спинного мозга, таламуса и больших полушарий головного мозга. Результаты подобных наблюдений дают возможность более полно и целостно рассматривать вопрос о взаимоотношениях различных афферентных систем, они также убеждают в правильности Head'овской трактовки и по отношению всей центральной нервной системы.

Возвращаясь к нашим опытам, следует дать некоторую оценку прежде всего влиянию перерезки задних столбов спинного мозга. Перерезка их влечет за собой полное выпадение мышечного чувства и частично тактильного. Перерыв этих путей и ведет к выпадению способности локализации. Несмотря на то, что мышечное чувство в дальнейшем сильно восстанавливается, частично также и тактильное, способность локализации остается выпавшей. Это обстоятельство противоречит многочисленным ранее произведенным экспериментам других авторов (Боровиков, Ротман и др.).

Ротман утверждает, что выпадение одной системы волокон спинного мозга замещается всецело другой, по крайней мере, качественно. Однако, факты дают некоторое основание думать, что дело обстоит не совсем так и оно значительно сложнее, чем это можно

было думать. Наша несовершенная методика, особенно в таких вопросах, как вопросы физиологии органов чувств, да еще у животных, недостаточна для полного освещения картины расстройств чувствительности. Но и клинические наблюдения при табесе и синингомиелии обнаруживают факт диссоциации тактильной и болевой чувствительности. В военное время Foerster также наблюдал при поражениях задних столбов спинного мозга у солдат выпадение чувства места.

Нам впервые удалось отметить это явление у животных. Наряду с этим существует до известной степени повышенная реакция на болевые раздражения, так наз. гиперпатия по терминологии Foerster'a. Оба указанных явления, именно тактильная гипестезия и болевая гиперпатия, хорошо объясняются с точки зрения Head'a, как нарушение баланса двух систем, влияющих друг на друга.

Особенно хорошо это выступает в опытах с повреждением таламуса. Здесь мы точно также должны допустить, повидимому, частичный перерыв афферентных путей, проводящих тактильные импульсы. Вследствие этого наступает растормаживание болевой чувствительности, и центры последней оказываются в большей степени возбуждены, чем это существует в норме. Реакция эта настолько сильная, что задевает даже такие функции, как мочеиспускание.

Аналогичная картина наступает точно также и при удалении больших полушарий головного мозга. Как при перерезке задних столбов спинного мозга, так и при удалении больших полушарий, в конечном итоге получается один и тот же результат в отношении расстройств чувствительности, что свидетельствует о том, что в данном случае речь должна идти об аналогичных расчленениях афферентных систем. В этих опытах с еще большей отчетливостью может быть вскрыта сущность процесса взаимоотношения афферентных систем.

При нормальной чувствительности животное дает реакции, которые ведут к наименьшей затрате движений и более быстрому достижению цели.

В тех же случаях, когда одна система выпадает, например тактильная, организм дает явно несоразмерные реакции, они носят слишком обширный характер, диффузные, многочисленны и не точно направлены, хотя и ведут к одной и той же цели, именно — освобождению от раздражения. Эти реакции являются по своему характеру более примитивными, расторможенными, благодаря отсутствию контролирующего и тормозящего влияния другой системы.

Большие полушария в данном случае и являются тем последним звеном в этой цепи аппаратов, которые и берут на себя функцию контролирования, торможения и направления простых, мало дифференцированных реакций на болевые раздражения. Повидимому, существование более тесной связи коры с тактильной чувствительностью, чем с болевой, и обуславливает эту картину.

Выводы

1. Перерезка задних столбов спинного мозга у кошек вызывает потерю способности правильно локализовать болевые раздражения и усиливает реакции на последние.
2. Известное частичное повреждение таламуса вызывает точно такое же расстройство чувствительности.
3. Удаление больших полушарий головного мозга не уничтожает болевой чувствительности, но ведет к понижению тактильной с выпадением способности правильной локализации.

4. Тактильная чувствительность в норме тормозит болевую чувствительность.

5. Приведенный материал говорит в пользу учения Head'a о протопатической и эпикритической чувствительности.

В заключение считаю своим долгом выразить глубокую благодарность проф. Л. А. Орбели за руководство в настоящей работе.

Поступило в редакцию
5 августа 1934 г.

ЛИТЕРАТУРА

1) Head, H., Rivers and Sherren, I. The consequences of injury to the peripheral nerves in man. Brain, v. 28, 1905. — 2) Goldscheider. Beiträge zur Lehre von der Hautsensibilität. Zeitschr. f. klin. Medizin, Bd. 74, 1912. — 3) Frey. Beobachtungen an Hautflächen mit geschädigter Innervation. Ztschr. f. Biologie, 1914, Bd. 63. — 4) Foerster. Die Leitungsbahnen des Schmerzgefühls. 1927. — 5) Волохов. О функциональной реституции регенерирующих нервов на фоне односторонней симпатэктомии. Арх. биол. наук т. XXX, вып. III. — 6) Боровиков. Значение задних столбов спинного мозга в проведении мышечного чувства. Дисс. 1900. — 7) Rothmann. Ueber die Leitung der Sensibilität im Rückenmark. Berliner Klin. Wochenschr. 1906, Bd. 43. — 8) Foerster. Kriegsverletzungen des Rückenmarks und der peripheren Nerven. Handbuch der ärztlichen Erfahr. im Weltkrieg 1914/1918, Bd. IV.

UEBER DIE WECHSELBEZIEHUNGEN ZWISCHEN DEM SCHMERZ- UND TAKTILEN GEFÜHL

von M. A. Pankratow

Aus der Physiologischen Abteilung des P. F. Leshaff-Instituts für Wissenschaften in Leningrad (Vorstand — Prof. L. A. Orbeli)

Es wurde das Verhalten der Tiere nach verschiedenen Schädigungen des Zentralnervensystems untersucht: Durchtrennung der hinteren Stränge des Rückenmarks (6 Fälle), partielle Zerstörung des Thalamus (2 Fälle) und Entfernung der Hemisphären des Grosshirns (2 Fälle).

Im Resultat zahlreicher Beobachtungen ist der Verfasser zu folgenden Schlussfolgerungen gekommen:

1. Die Durchtrennung der hinteren Stränge des Rückenmarks ruft bei Katzen den Verlust der Fähigkeit hervor, die Schmerzreize richtig zu lokalisieren, wobei sie die Reaktion auf diese letzteren verstärkt.

2. Eine bestimmte partielle Schädigung des Thalamus zieht eine ebensolche Störung der Sensibilität nach sich.

3. Die Entfernung der Hemisphären des Grosshirns beseitigt nicht das Schmerzgefühl, setzt aber das taktile Gefühl herab, wobei die Fähigkeit zur richtigen Lokalisation ausfällt.

4. Das taktile Gefühl hemmt in der Norm das Schmerzgefühl.

5. Der vorgelegte Material zeugt zugunsten der Lehre von Head über die protopathische und epikritische Sensibilität.

СПОСОБНОСТЬ РАЗЛИЧЕНИЯ ТОНОВ ВЫСОКОЙ ЧАСТОТЫ У СОБАК¹

Л. А. Андреев

Physiological Department McGill University, Montreal, Canada

Вопрос о предельной анализаторной работе слухового аппарата представляет большой теоретический и практический интерес.

С точки зрения современных теорий слуха различение тонов в высокой части тон-скалы (свыше 15 000 к. в 1") представляется или совершенно невозможным (Lape) или крайне затруднительным.

В связи с конструкцией Кортиева органа чувствительность уха для тонов выше 15 000 к. в 1" значительно падает. По мере повышения тона колебания резонирующих волокон делаются все слабее и слабее, но, увеличивая силу звука, амплитуду колебания все-таки можно довести до порога ощущения звука. Таким образом, при воздействии частот выше 15 000 к. в 1" различение звука будет зависеть не столько от разницы в высоте, сколько от интенсивности.

Как будет показано ниже, это современное представление о различении тонов высокой частоты не согласуется с нашими экспериментальными данными, полученными на собаках по методу условных рефлексов.

Вопрос о предельной работе звукового анализатора собаки подробно был обследован в лаборатории И. П. Павлова по методу условных рефлексов.

Зеленый впервые показал, что собаки различают тон духового камертона в 435 к. в 1" от тона 449 к. в 1" (разница в $\frac{1}{4}$ тона), а также аккорд из трех тонов фисгармонии f + a + a' от такого же аккорда, при том же количестве тонов и той же величине интервалов, только октавой выше. Те же данные получил Эльясон, передвигая составные части аккорда вверх или вниз на один тон. Усиевич и Фурсиков получили ясное различение между метрономом в 100 ударов в 1 мин. (положительный раздражитель) и метрономом 104 (отрицательный раздражитель). Бабкин пользовался в качестве условного раздражителя музыкальной фразой из 4 тонов духового камертона (290, 325, 370 и 413 к. в 1"). Музыкальная фраза в порядке нарастающих высот тонов была положительным раздражителем, та же фраза, но в обратном порядке — отрицательным. Различение было полное, причем из 24 возможных перестановок собака различала 23. Иванов-Смоленский нашел, что полное различение сложных звуковых раздражителей: шум + низкий тон + высокий тон + звонок — от другого, где средние компоненты следовали в обратном порядке: шум + высокий тон + низкий тон + звонок, является для собаки предельной задачей, стоящей на грани осуществимого для больших полушарий. Сирятский из двух чередующихся тонов фисгармонии (do — положительный и fa — отрицательный) образовал целый ряд положительных и отрицательных условных рефлексов, создав в коре больших полушарий „функциональную мо-

¹ Настоящая работа выполнена на средства Otosclerosis Committee of the American Otological Society, которому автор и приносит благодарность. Автор также признателен Prof. B. P. Babkin и J. Tait за их помощь в организации этой работы.



И. П. Павлов
во время XIII Международного физиологич. конгресса (Бостон, 1929 г.).

зауку". Анреп с целью проверить данные Johnson (последний отрицал возможность получения дифференцировок у собак на чистые тоны) получил ясное различение тонов 850, 722 и 680 к. в 1" от положительного тона в 637,5 к. в 1". Нашей задачей было выработать дифференцировку на близкие тоны в высокой части тон-скалы.

Для этой цели мы поставили себе задачей выработать у двух собак дифференцировки на тоны 19 000 и 19 500 к. в 1" к положительному тону 20 000 к. в 1", а у третьей собаки дифференцировки на тоны 29 000 и 29 500 к. в 1" к положительному тону 30 000 к. в 1".

В качестве источника звука служил осциллятор (low frequency oscillator, Type 374-B), сконструированный General Radio Co. Cambridge, Mass. U. S. Для передачи звука служила специальная мембрана, приспособленная для тонов высокой частоты. Сила звуков во время опыта оставалась постоянной, но при желании ее можно было изменять с помощью особого приспособления, имеющегося при аппарате от 1 до 20.

Вся работа проведена в звуконепроницаемой камере. Экспериментатор был изолирован от животного, слюноотделение отмечалось как на обычной шкале, так и с помощью автоматической записи. В остальном были соблюдены все условия, которые требуются для работы с условными рефлексам. Собаки были взяты нетренированные, т. е. до наших опытов с ними никакой лабораторной работы не производилось. У всех трех собак вначале были образованы условные слюнные рефлексы на пищевом безусловном на следующие положительные условные раздражители: электрический звонок, треск, метроном 120 ударов в 1", вспыхивание электрической лампочки, прикосновение к коже (касалка) и различные тоны в пределах от 100 к. в 1" до верхней границы слуха. В виду того, что предположено было выработать дифференцировки на тоны высокой части тон-скалы, нами была специально обследована верхняя граница слуха. У всех трех собак верхняя граница слуха была около 37—38 000 к. в 1". Интересно отметить, что в своей работе, специально посвященной исследованию высокой границы слуха собаки, пользуясь другой аппаратурой и работая в других условиях, мной были получены те же данные (Андреев, 1928 г.)

До начала выработки дифференцировок на тоны высокой частоты были прочно выработаны следующие дифференцировки: метроном 60 ударов в 1" к положительному метрому 120, тон 300 к. в 1" к тону 100 к. в 1", а также к положительному тону 1000 к. в 1".

На первой собаке „Prim“ выработка дифференцировки на тоны высокой частоты была начата с тона в 10 000 к. в 1" к положительному тону 20 000 к. в 1". Дифференцировка выработалась довольно скоро, и уже на восьмой пробе был получен первый нуль, т. е. 100% торможения. После 18 проб дифференцировка укрепилась и сделалась абсолютной. После выработки дифференцировки на тон 10 000 к. в 1" был испробован тон 14 000 к. в 1". При первой пробе на тон 14 000 слюноотделения не было. Очевидно, тон 14 000, близкий к тону 10 000, находился в тормозной зоне, вследствие иррадиированного торможения от этого последнего пункта. Через 4 пробы на тон 14 000 также получилась прочная дифференцировка, после чего был испробован тон 16 000 к. в 1", на которой также при первом применении не было условной секреторной реакции, т. е. дифференцировка имела уже с места без предварительной выработки, в силу нахождения этого пункта в тормозном поле от выработанных ранее дифференцировок на тоны 10 000 и 14 000 к. в 1". На тон 18 000 в 1" первый нуль был получен только после 6 проб. Укрепление этой дифференцировки по-

требовало около 13 проб, после чего она сделалась почти абсолютной. После этого был испробован в первый раз тон 19 000 к. в 1".

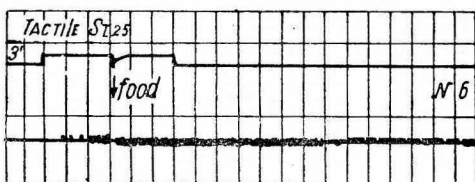
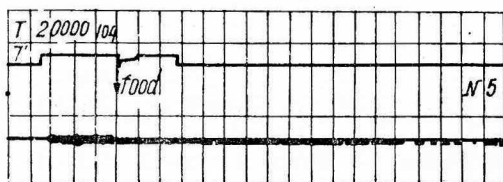
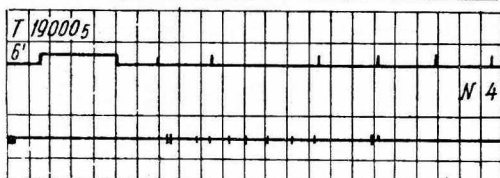
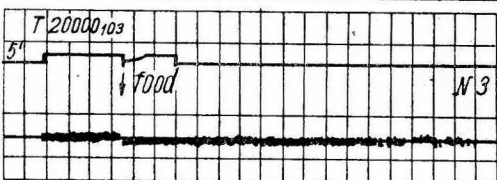
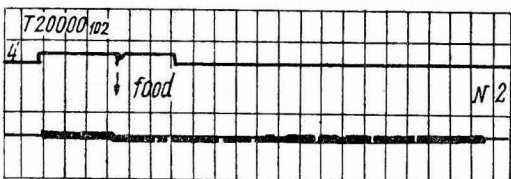
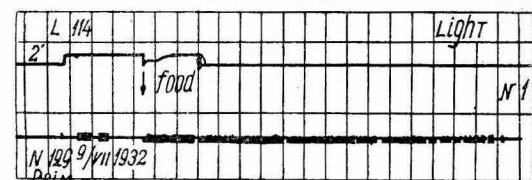


Рис. 1. Опыт № 129, 9 июля 1932 г. Собака „Prim“. Образование дифференцировки на тон 19 000 к. в 1". Верхняя линия показывает момент действия условного раздражителя. L₁₁₄ — электр. свет, 114-е сочетание. T 20 000₁₀₂ — тон 20 000 колеб. в 1", 102-е сочетание. T 19 000₅ — тон 19 000 к. в 1", пятая проба без подкрепления. Tactil.st.₂₅ — касалка на коже бедра, 25-е сочетание. Первая часть нижней линии до момента появления пищи представляет условную секреторную реакцию. Каждая черточка соответствует капле. Вторая часть нижней линии дает величину безусловного слюноотделения во время еды.

При первой пробе этого раздражителя условная секреторная реакция отсутствовала, однако, она появилась на второй пробе. Понадобилось 30 раз повторить этот тон, чтобы дифференцировка укрепились. Больше затруднений встретилось при образовании дифференцировки на тон 19 500 к. в 1". При первой пробе этого тона слюноотделительный эффект был заторможен на 87%, по сравнению с величиной условного рефлекса на положительный тон 20 000 к. в 1". На пятой пробе на тон 19 500 был получен нуль слюноотделения, но при дальнейших пробах дифференцировка часто растормаживалась. Процент торможения колебался от 58 до 100, т. е. дифференцировка на тон 19 500 не была такой прочной, как на тон 19 000, но она была столь отчетливо выражена, что с полным правом можно говорить об ясном различии. Что касается различия тона 19 750 к. в 1" от тона в 20 000, то оно также имелось — величина условного рефлекса на тон 19 750 была меньше, чем на положительный тон 20 000. Однако полного различия ни разу не наблюдалось, хотя эта дифференцировка была испытана 37 раз. Таким образом, у собаки „Prim“ была получена абсолютная дифференцировка на тон 19 000 к. в 1". Торможение на тон 19 500 колебалось в пределах от 58 до 100% — различие было ясное, но не абсолютное. На тон 19 750 торможение колебалось от 30 до 70%. Эта последняя дифференцировка была непрочной и легко растормаживалась.

На рисунке 1 представлено состояние условных рефлексов у этой собаки на следующие

раздражители: электрический свет (L_{114}), тон 20 000 к. в 1" ($T 20\,000_{102}$), тон 19 000 к. в 1" ($T 19\,000_8$) и касалку (Tactile st.). На тон 19 000 к. в 1" имеется полное различие. Количество слюны отсчитывалось за 20 секунд изолированного действия условного раздражителя.

У второй собаки „Юж“ предварительная стадия образования положительных и отрицательных условных рефлексов была такой же, как и у первой собаки. Положительные условные рефлексы были образованы также на различные тоны от 100 к. в 1" до 38 000 к. в 1". Образование дифференцировок на высокие тоны было начато с тона в 10 000 к. в 1". Уже на девятой пробе было получено 100% торможения. При последующих пробах дифференцировка быстро укрепились и сделалась абсолютной. При первой пробе тона 14 000 к. в 1" условный рефлекс оказался заторможенным на 80%, а при второй пробе — полное торможение.

На тон 16 000 к. в 1" абсолютная дифференцировка была образована только после 13 проб. Полное различие тона 18 000 к. в 1" было после 8 проб. Первый нуль на тон 19 000 к. в 1" был получен на 4-й пробе. Дифференцировка на этот тон была абсолютной и почти никогда не растормаживалась. После 50 проб тона 19 000 к. в 1" был испытан тон 19 500 к. в 1". При первой же пробе было получено 100% торможения. При последующих пробах этого тона торможение колебалось от 68 до 100%. Таким образом, у второй собаки была получена абсолютная дифференцировка на тон 19 000 к. к. положительному тону 20 000. Полного различия на тон 19 500 не было. Что касается тона 19 750, то различие этого тона было слабым и непостоянным (рис. 2).

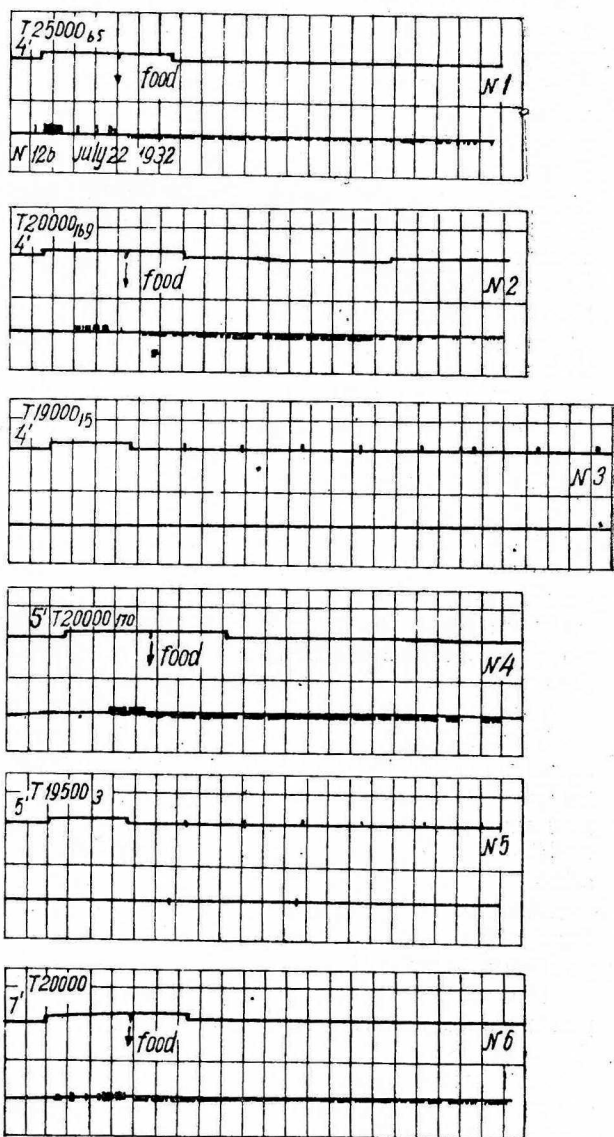


Рис. 2. Опыт № 126, 22 июля 1932 г. Собака „Юж“. Полное различие отрицательных тонов 19 000 и 19 500 к. в 1" от положительного тона 20 000 к. в 1". Обозначения те же, как и на рис. 1.

Предварительная тренировка третьей собаки „Log“ была таковой же, как у первых двух. Основной положительный условный раздражитель был тон 30 000 к. в 1". Образование дифференцировки к нему было начато с тона 20 000 к. в 1". Различение этого тона от положительного тона 30 000 к. в 1" было получено после длительной тренировки и было значительно более трудным, чем образование дифференцировки на тон 10 000 к. в 1" к положительному тону 20 000 у первых двух собак. 100% торможения на тон 20 000 было получено только после 30 проб, в то время как у первой собаки полное торможение на тон 10 000 было после 8 проб, а у второй — после 9. После образования абсолютного различения на тон 20 000 было приступлено к образованию дифференцировки на тон 25 000. Полная дифференцировка на этот тон была получена после 7 проб. Затем были испытаны тоны 26 000, 27 000 и 28 000 к. в 1". При первых же пробах торможение на эти тоны колебалось в пределах от 30 до 60%. Первое применение тона 29 000 дало 93% торможения, а при второй пробе было получено полное торможение. При последующих пробах этого тона дифференцировка на него часто растормаживалась, но после 22 проб наступило полное и прочное различение. Значительно труднее было получить различение тона 29 500 к. в 1". Торможение на этот тон в первых 20 опытах колебалось от нуля до 88%. На 21-й пробе был получен нуль. Однако дифференцировка не была прочной и иногда растормаживалась. Средняя величина торможения на тон 29 500 из 54 опытов была равна 60%. 100% торможения было получено только в пяти пробах из 54. С целью получить дифференцировку на тон 29 750, последний был испытан 26 раз. Полного торможения ни разу не было получено. Условная слюнная реакция была задержана, но торможение никогда не достигало 100%. Максимум торможения был равен 55%, средняя величина 35%.

Описанные выше отношения представлены в табл. 1 и 2.

Таким образом, у собаки „Log“ было возможно образовать абсолютную дифференцировку на тон 29 000 к. в 1". Различение тона 29 500 было получено с трудом и редко было абсолютным, но реакция на этот тон всегда была меньше, чем на положительный тон 30 000 к. в 1". Следовательно, различение тона 29 500 было, но не абсолютное. Дифференцировка на тон 28 750 была неотчетливой. Очевидно, эта дифференцировка на пределе возможного различения. Она держалась только короткое время, была непостоянной и легко растормаживалась.

Теперь предстояло разрешить вопрос — действительно ли было различение высоты тонов, а не их интенсивности.

С этой целью были поставлены опыты на собаке „Log“.

Как выше упомянуто, в экспериментах с высокими тонами интенсивность их была постоянной — она равна 15 согласно шкале интенсивности на осциллографе. В специальной серии экспериментов было решено получить дифференцировку на интенсивность тона 35 000.

Сильный тон 35 000 к. в 1" (интенсивность 15) взят как положительный раздражитель, а тот же тон, но слабый (интенсивность 5) — как отрицательный.

Несмотря на то, что тон 35 000 к. в 1" был близок к верхней границе слуха (у собаки „Log“ верхняя граница слуха была около 38 000 к. в 1"), условный рефлекс на этот тон образовался быстро и был очень прочный.

К моменту образования дифференцировки на интенсивность тона 35 000 к. в 1", этот тон, как положительный раздражитель, был ис-

пробован 20 раз, в то время как положительный тон 30 000 к. в 1" — 480 раз.

Первый опыт применения слабого тона 35 000 к. в 1" в качестве дифференцировочного раздражителя представлен в табл. 3 (опыт № 161, 23 декабря 1932 г.).

В табл. 3 ясно видно, что при первой пробе слабого тона величина условного рефлекса примерно была та же, что и на сильный тон 35 000 к. в 1".

Так как отрицательный раздражитель не был подкреплён, то условный рефлекс на положительный тон 35 000 к. в 1", испробованный после отрицательного, был уменьшен, и латентный период увеличен до 14 секунд, вместо 2. Это указывает на очень сильное последовательное торможение.

В опыте № 172 (табл. 3), дифференцировочный слабый тон 35 000 к. в 1" был испытан два раза. На 12-й и 13-й пробе результат был тот же, что и при первой пробе, т. е. никакого различия.

ТАБЛИЦА 1

Опыт № 131. Собака „Log“

10 ноября 1932 г.

Время	Условный раздражитель	Величина слюн. условн. рефлекса в делениях шкалы за 20 секунд	Латентный период (в сек.)	Примечания
10 ч. 51 м.	Касалка	22	4	Пищевая полож. реакция и ориент. реакция
55 "	Тон 30 000	40	2	То же
50 "	Тон 30 000	34	2	То же
11 " 04 "	Тон 29 750	20	8	Ориент. реакция. Не подкреплено пищей
08 "	Свет	0	—	Ориент. реакция и положит. пищевая
13 "	Тон 30 000	24	7	То же
17 "	Тон 30 000	23	6	То же
24 "	Тон 29 500	5	3	Ориент. реакц.; отрицательная двигательная реакция. Не подкреплено пищей
28 "	Свет	0	—	Ориент. реакц. и полож. пищевая
33 "	Тон 30 000	24	6	То же
38 "	Тон 29 000	0	—	Ориент. реакц. Не подкреплено пищей
42 "	Свет	3	17	Ориент. реакц. и положит. пищевая
50 "	Тон 30 000	11	7	То же

Величина условного рефлекса представлена в делениях шкалы; два деления равны одной капле слюны. Отрицательные раздражители изображены курсивом. В следующих таблицах те же обозначения.

ТАБЛИЦА 2

Опыт № 132. Собака „Log“

11 ноября 1932 г.

Время	Условный раздражитель	Величина слюн. условн. реф-лекса в делениях шкалы за 20 сек.	Латентный период (в сек.)	Примечания
9 ч. 36 м.	Свет	35	2	Ориент. и пищевая положит. реакция
41 "	Тон 30 000	32	2	То же
47 "	Тон 30 000	23	5	То же
52 "	Тон 29 000	0	—	Ориент. и отрицат. двиг. реакц. Не подкреплено пищей
59 "	Тон 30 000	19	6	Ориент. и пищ. полож. реакц. То же
10 " 05 "	Тон 30 000	24	4	Отриц. двиг. реакц. Не подкреплено пищей
10 "	Тон 29 500	13	10	Ориент. и полож. пищ. реакц. То же
14 "	Тон 30 000	3	17	То же
20 "	Касалка	20	4	То же
25 "	Тон 30 000	26	3	То же
30 "	Тон 29 750	17	8	Ориент. реакц. Пищ. двиг. отсутствует. Не подкреплено пищей
37 "	Тон 30 000	Следы	18	Ориент. и полож. пищ. реакц. То же
42 "	Тон 30 000	13	11	

ТАБЛИЦА 3

Время	Условный раздражитель	Величина слюн. условн. реф-лекса в делениях шкалы за 20 сек.	Латент. период (в сек.)	Примечания
Опыт № 161. Собака „Log“ 29 декабря 1932 г.				
10 ч. 21 м.	Тон 30 000	33	2	Полож. пищ. реакц. То же
26 "	Тон 35 000 сильный	36	2	Первая проба. Ориент. и полож. пищ. реакция. Не подкреплено пищей
31 "	Тон 35 000 слабый	30	2	Полож. пищ. реакция То же
48 "	Тон 35 000 сильный	8	14	
55 "	Тон 35 000 сильный	25	4	

Опыт № 172. Собака „Log“

11 января 1933 г.

9 ч. 52 м.	Тон 35 000 сильный	27	2	Полож. пищ. реакц.
57 "	Тон 35 000 слабый	25	4	12-я проба, пищ. двиг. реакция
10 " 01 "	Тон 35 000 сильный	16	6	Полож. пищ. реакция То же
08 "	Тон 35 000 сильный	29	3	13-я проба, пищ. двиг. реакция
13 "	Тон 35 000 слабый	26	3	Полож. пищ. двиг. реакция
17 "	Тон 35 000 сильный	18	4	

ТАБЛИЦА 4
Опыт № 183. Собака „Log“
24 января, 1933 г.

Время	Условный раздражитель	Величина слюн. условн. реф. лекса в делениях шкалы за 20 сек.	Латент. период (в сек.)	Примечания
10 ч. 14 м.	Тон 35 000 сильный	27	4	Полож. пищ. реакция
20 "	Тон 35 000 слабый	28	2	32-я проба. Полож. пищ. реакция
25 "	Тон 35 000 сильный	3	17	Полож. пищ. реакция
30 "	Тон 30 000	25	2	То же
36 "	Тон 29 500	0	—	60-я проба. Отрицат. двиг. реакция
40 "	Тон 35 000 сильный	13	9	Полож. пищ. реакция
47 "	Тон 35 000 сильный	25	3	То же
52 "	Тон 35 000 слабый	18	7	33-я проба. То же
				Не подкреплено пищей
58 "	Тон 35 000 сильный	8	6	Полож. пищ. реакция

ТАБЛИЦА 5

Время	Условный раздражитель	Величина слюн. условн. реф. лекса в делениях шкалы за 20 сек.	Латентный период (в сек.)	Примечания
Опыт № 193. Собака „Log“ 3 февраля 1933 г.				
9 ч. 53 м.	Тон 35 000 сильный	43	2	Полож. пищ. двиг. реакция
10 „ 00 "	Тон 25 000 сильный	30	3	То же
05 "	Тон 35 000 слабый	20	3	49-я проба. Полож. пищ. двиг. реакция
09 "	Тон 35 000 сильный	15	13	Пищ. двиг. реакция
16 "	Тон 30 000	14	8	Пищ. двиг. реакция
21 "	Тон 29 000	0	—	52-я проба. Отриц. двиг. реакция
27 "	Тон 30 000	7	16	Полож. пищ. реакция
36 "	Тон 30 000	17	7	То же
41 "	Тон 29 500	0	—	63-я проба. Отр. двиг. реакция
47 "	Тон 30 000	10	13	Полож. пищ. двиг. реакция

Опыт № 195. Собака „Log“
6 февраля 1933 г.

10 ч. 02 м.	Тон 35 000 сильный	29	4	Полож. двиг. пищ. реакция
07 "	Тон 35 000 слабый	23	3	52-я проба. Полож. двиг. реакция
13 "	Тон 35 000 сильный	22	4	Полож. пищ. двиг. реакция
18 "	Тон 35 000 сильный	15	7	То же
24 "	Тон 29 000	0	—	54-я проба. Отриц. двиг. реакция
30 "	Тон 30 000	8	4	Полож. пищ. двиг. реакция

Табл. 4 (опыт № 183) показывает результаты проб дифференцировок на слабый тон 35 000 к. в 1" и тон 29 500 к. в 1".

Первое полное различие тона 29 500 к. в 1" было получено после 20 проб; дифференцировка на интенсивность тона 35 000 к. в 1" отсутствовала после 32 проб.

Двигательная реакция на этот тон также сохраняла характер положительной пищевой.

Величина условного рефлекса на отрицательный слабый тон 35 000 к. в 1" в некоторых экспериментах (табл. 5, опыт № 193, 49-я проба) была меньше, чем на положительный сильный тон 35 000 к. в 1". Это, вероятно, зависело от слабости физической силы отрицательного тона, так как этот тон был на пороге слышимости, или близко к ней.

Опыт № 193 показывает состояние дифференцировок на тоны 29 000 и 29 500 к. в 1", а также на слабый тон 35 000 к. в 1", после 49 проб последнего.

В то время как дифференцировка на высоту тона была полной, различие на интенсивность отсутствовало.

В опыте № 195 (табл. 5) для сравнения были испробованы дифференцировка на интенсивность тона 35 000 к. в 1" (52-я проба) и дифференцировка на высоту тона 29 000 к. в 1" (54-я проба). Хотя число проб было, примерно, то же самое, результаты различные. Дифференцировка на интенсивность отсутствовала даже после 52 проб.

Приведенные выше контрольные опыты показывают, что различие высоких тонов зависело не от интенсивности их, а от разницы в высоте.

Заключение

Настоящее исследование показало, что у двух собак можно было образовать абсолютную дифференцировку на тон 19 000 к. в 1" (отрицательный раздражитель) к тону 20 000 к. в 1" (положительный раздражитель).

На тон 19 500 к. в 1" дифференцировка была отчетливой, но не абсолютной. Торможение на этот тон у первой собаки колебалось от 58 до 100%, а у второй от 68 до 100%.

На тон 19 750 к. в 1" также было различие, но процент торможения колебался от 30 до 70%.

У третьей собаки абсолютная дифференцировка была получена на тон 29 500 к. в 1" к положительному тону 30 000 к. в 1". На тон 29 500 к. в 1" торможение было в среднем 60%. Образование дифференцировки на тон 29 750 к. в 1", очевидно, было на пределе возможного различения. Процент торможения на этот тон колебался от 0 до 40%.

Образование дифференцировок на интенсивность высоких тонов или совершенно невозможно, или же различие наступает только после длительной тренировки.

Известно, что образование у собак дифференцировок на интенсивность звуков (шумов, стуков, низкие или средние тоны) особых затруднений не представляет.

Так, например, Тихомиров получил полное различие интенсивностей звуков у собак, причем это различие достигало высоких степеней точности. Однако в случае высоких тонов результаты совершенно другие.

Как упомянуто было выше, слабый тон 35 000 к. в 1" давал иногда условный рефлекс меньше, чем сильный тон. Действительная причина изменений величины условной реакции остается неясной. Нельзя исключить возможность слабого различения между этими двумя тонами.

Однако более вероятно, что разница в величине условного рефлекса на слабый и сильный тоны 35 000 к. в 1" зависела от физической силы этих раздражителей. Это объяснение находит себе подтверждение в работах лаборатории ак. Павлова, касающихся деятельности звукового анализатора собаки.

Зависимость между силой раздражителя и величиной условного рефлекса является одним из правил нормальной деятельности больших полушарий.

Это простое соотношение между силой раздражителя и величиной условного секреторного эффекта становится более сложным при некоторых условиях.

Однако эти данные были получены с тонами, принадлежащими к средней части тон-скалы (Андреев — тон 2600 к. в 1", Купалов, Луман и Луков — тон 1000 к. в 1"); в отношении к высоким тонам экспериментальных данных не существует.

На основании результатов наших опытов мы считаем, что различение высоких тонов зависело от их высоты, но не от интенсивности.

Выводы

1. Для образования дифференцировок на высокие тоны необходимо выработку их производить постепенно. Вначале — на тоны далеко отстоящие от положительного основного тона, и только после этого приступать к более тонким дифференцировкам.

2. При этих условиях у собак можно получить абсолютное различение тона 19 000 к. в 1" от тона 20 000 к. в 1", а также ясное различение тона 19 500 к. в 1" от тона 20 000 к. в 1". Тон 19 750 к. в 1", вероятно, находится на пределе возможной дифференцировки.

3. При соответствующей тренировке животного возможно получение дифференцировок и в более высокой части тон-скалы. Может быть получена абсолютная дифференцировка на тон 29 000 к. в 1" и на тон 29 500 к. в 1" (последняя хотя и не абсолютная) к положительному тону 30 000 к. в 1". Тон 29 750 к. в 1" также находится на пределе возможного различения.

4. В наших условиях опыта дифференцировка на интенсивность тона 35 000 к. в 1" не могла быть получена.

5. Различение высоких тонов основано на разнице в высоте их, а не интенсивности.

Поступило в редакцию
7 июля 1934 г.

ЛИТЕРАТУРА

- 1) Андреев Л. А. Рус. физ. журнал, 1928, XI, 3. — 2) Ангер G. V. Journ. Physiology. 1920. LIII, 367. — 3) Бабкин Б. П. Труды О-ва русск. врачей в СПб. 1911, LXXVIII. — 4) Эльясон М. И. Дисс. СПб. 1908. — 5) Фурсиков Д. С. Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, 1920, т. II. — 6) Купалов P. S., Луман R. S. and Луков B. N. Brain. 1931. LIV, 85. — 7) Lane G. Physical Review. 1922, XIX, 492. — 8) Усиевич М. А. Труды О-ва русск. врачей в СПб. 1911. Т. 78. — 9) Сирятский В. М. О мозаике возбудимых и тормозных пунктов в коре больших полушарий. Доклад на 48-й Петрогр. физиол. беседе, 1923. — 10) Тихомиров Н. П. Труды О-ва русск. врачей в СПб. 1910, т. 77. — 11) Зеленый Г. П. Дисс. СПб. 1907.

THE ABILITY OF DOG TO DISTINGUISH HIGH FREQUENCY TONES

By *L. A. Andreev*

Physiological Department McGill University, Montreal, Canada.

1. For achieving the capacity of high tone differentiation it is necessary to carry on the training gradually: beginning with tones distant from the positive basic tone and passing there from to finer differentiation.

2. Under these conditions, in dog it is possible to obtain absolute distinguishing between 19000 v. per 1" tone and 20000 v. per 1" tone, also a clear distinction between 19500 v. per 1" tone and 20000 v. per 1" tone. Tone 19750 v. per 1" is, probably, the limit of possible differentiation.

3. Under proper training of the animal there is a possibility of obtaining differentiation also in the higher part of the tone scale. An absolute differentiation between 29000 v. per 1" tone, 29500 v. per 1" tone (although the latter is not absolute) positive tone 30000 v. per 1". Tone 29750 v. per 1" is also at the limit of possible distinction.

4. Under our conditions of carrying on experiments differentiation of the intensity of 35000 v. per 1" tone could not be obtained.

5. The differentiation of high tones is based on the difference in their height and not in their intensity.

ОБ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ ВОЗБУДИМОСТИ ОРГАНА СЛУХА. О ВОЗДЕЙСТВИИ ПЕРЕМЕННЫХ ТОКОВ НА НЕПОРАЖЕННЫЙ СЛУХОВОЙ ПРИБОР

А. А. Волохов и Г. В. Гершуни

Из отдела специальной и эволюционной физиологии ВИЭМ, Ленинград
(зав.—проф. Л. А. Орбели)

При прохождении переменных токов через непораженный слуховой прибор у человека обнаружено возникновение слуховых ощущений, по своему характеру полностью соответствующих наблюдаемым при адекватном раздражении (Волохов, Гершуни и Лебединский). Эти ощущения, возникающие при электрическом раздражении, носят характер тонов определенной высоты, всегда соответствующих данной частоте электрических колебаний. Таким образом могут быть восприняты не только синусоидальные, но и более сложные формы колебаний, генерируемые ламповым радиоприемником.

Для объяснения наблюдаемых явлений могло быть высказано несколько предположений. Одно из них заключалось в допущении возникновения в каких-то участках цепи переменного тока механических колебаний, раздражающих обычным образом слуховой аппарат. Другое — в допущении непосредственного раздражения переменным током нервных элементов слухового прибора.

Экспериментальному разрешению высказанных предположений посвящено настоящее исследование.

Методика

Методика в основном состояла в подведении к цепи слухового прибора электрических колебаний разных частот и наблюдении возникающих при этом слуховых ощущений. Опыты ставились на лицах с нормальным слухом.

В наружный слуховой проход наливалась жидкость (обычно физиологический раствор). Активный электрод, состоящий из тонкой серебряной проволоки, находящейся в резиновой трубке, диаметром в 2 мм (рис. 1), помещался у барабанной перепонки (рис. 2). Выступающие края резиновой трубки препятствовали непосредственному соприкосновению электрода со стенками полостей. Инактивный электрод представлял собой серебряную пластинку площадью 15 см², покрытую марлей, смоченной физиологическим раствором; пластинка прикреплялась к тыльной поверхности предплечья.

Источником электрических колебаний от 750 до 14 000 герц служил ламповый генератор звуковых частот, работающий на самовозбуждении. Для исключения постоянной составляющей в анодную цепь усилительной лампы включался понижающий трансформатор. Выходное напряжение подавалось на цепь тела потенциометрически (рис. 3).

Измерение частот производилось при помощи определения пучностей стоячих волн по методу Кундта. Именно, на поперечник градуированной стеклянной трубки накладывался телефон и изменением уровня столба жидкости в трубке находились расстояния между узлами или пучностями стоячих волн. Отсюда, по длине волны, могла быть высчитана частота колебаний. Точность измерения была неодинакова для разных частот,

в среднем не менее 2—3%. Таким образом, однако, могли быть определены частоты не выше 6000 колебаний. Более высокие частоты экстраполировались по ходу кривой градуировки.

Сила проходящего через тело переменного тока измерялась при помощи вакуумной термопары по возникновению постоянной электродвижущей силы, измеряемой зеркаль-

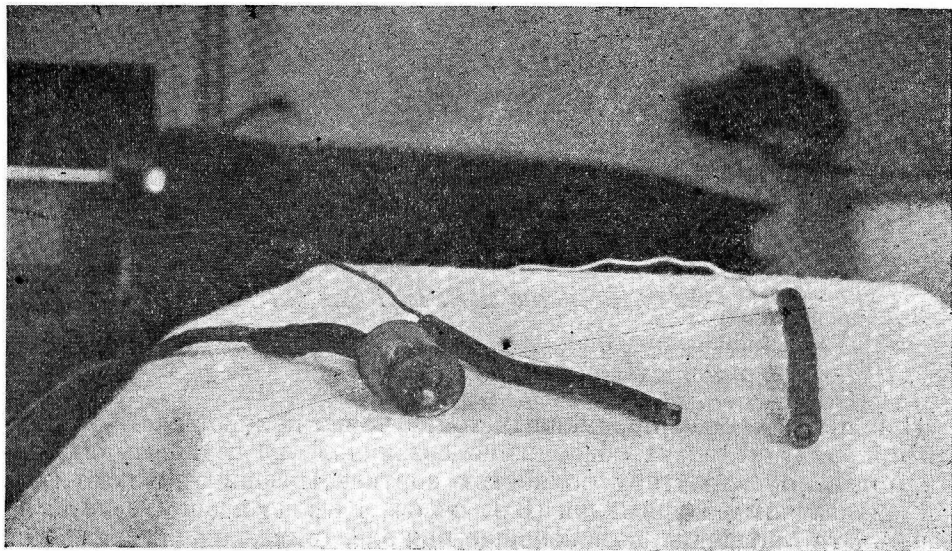


Рис. 1 (фотогр.). Различные формы диферентных электродов, вставляемых в наружный слуховой проход.

ным гальванометром (Hartmann и Braun, чувствительность 10^{-9}); градуировка термопары производилась по постоянному току, при измерении в двух направлениях для каждой точки. Таким образом, могли измеряться токи от 0,05 до 5 мА. Отсчет по шкале мог производиться с точностью до 0,5 мм; отброс от 1 до 200 мм; таким образом, точность отсчетов для токов меньших 0,1 мА была не более 50%. Громадное большинство измерений производилось при отбросах не меньших 15—20 мм, что давало, в среднем, точность отсчета не менее 3%. Для определения порогов возбудимости такая точность оказывалась более чем достаточной, ибо основной источник ошибок лежал в показаниях испытуемого.

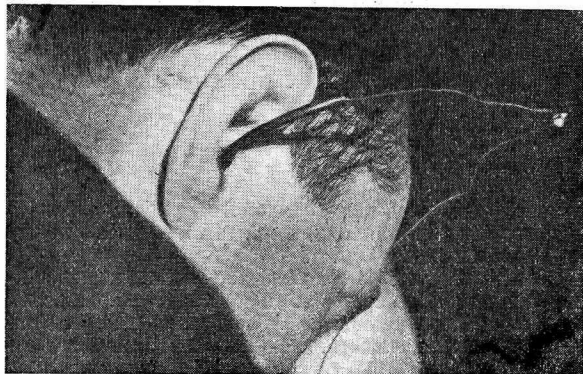


Рис. 2 (фотогр.). Положение диферентного электрода во время опыта.

могло быть высчитано поданное на тело напряжение вплоть до 15 вольт (максимальное выходное напряжение).

Измерение сопротивления цепи тела производилось для переменного тока (1400 герц) при помощи мостика, балансирующее плечо которого состояло из безиндукционного и беземкостного сопротивления и параллельно включенной переменной емкости (см. Лебединский).

Определение производилось по *minimum*-у звука в телефоне. Точность измерения

подаваемое на цепь тела переменное напряжение измерялось при помощи лампового вольтметра. Непосредственно могли быть измерены напряжения от 0,1 до 2,5 в. Однако, по потенциометрической схеме

в пределах 1%. Из схемы параллельно включенного омического сопротивления (r) и емкости (C) легко могло быть высчитано кажущееся сопротивление цепи (Z) по формуле $Z = \frac{r}{\sqrt{1 + c^2 \omega^2 r^2}}$. При данной частоте и очень близких величинах емкости

(порядка 0,008 μ F), что обычно имело место при одинаковых условиях опыта $c^2 \omega^2$, можно было считать практически постоянным. В тексте под сопротивлением цепи тела обозначается величина омического сопротивления (r) балансирующего плеча.

Для получения электрических колебаний частот ниже 750 герц мы пользовались гетеродинным генератором низкой звуковой частоты, любезно предоставленным проф. Н. Н. Андреевым¹ (Электрофизический институт).

Результаты опытов. Типичные данные, полученные на одном из испытуемых, приведены в табл. 1. Как видно из таблицы, слухо-

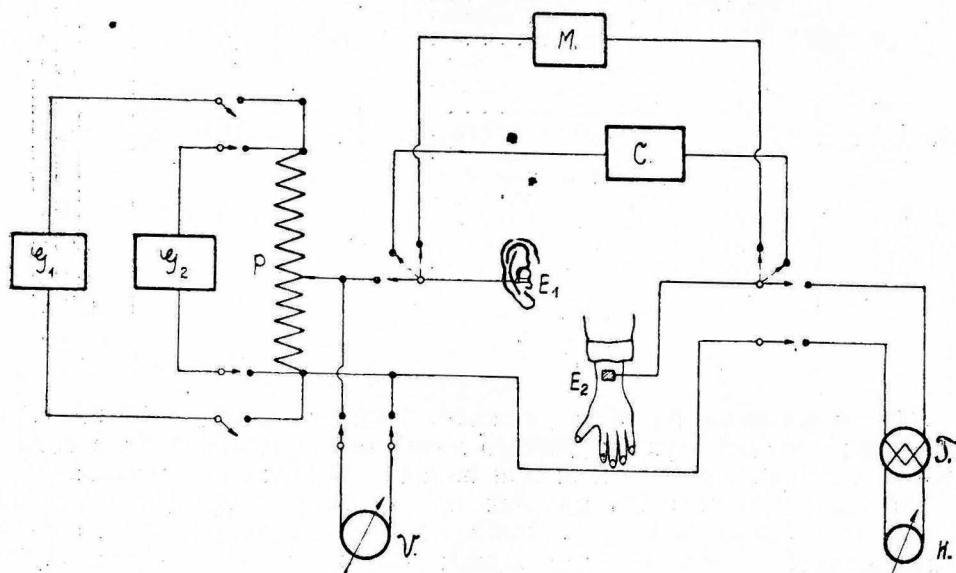


Рис. 3. Схема установки для исследования электрической возбудимости слухового прибора. E_1 — дифференциальный электрод, помещенный в наружный слуховой проход испытуемого; E_2 — индифферентный электрод, прикрепленный к коже руки; P — потенциометр; g_1 и g_2 — генераторы звуковых частот; v — электронный вольтметр; T — термопара, последовательно включенная в цепь тела; H — гальванометр в цепи термопары; M — мостик для измерения сопротивления. C — переменная емкость.

вые ощущения возникали при частотах от 17 до 14 000 герц. Характер ощущений при частотах от 96 герц и выше совершенно тот же, что и при адекватном раздражении. Это доказывалось многократными сравнениями высоты тонов, путем попеременного включения отводов от генератора то на цепь тела, то на телефон, который находился у другого уха испытуемого. Как при электрическом, так и при адекватном раздражении всегда возникали тоны одной и той же высоты. Совершенно ясный музыкальный характер ощущения появлялся при частотах порядка 100 герц. При более низких частотах (в пределах 60 герц) звук был чрезвычайно не чистый; это наблюдалось в равной мере при электрическом и адекватном раздражении.

¹ Пользуемся случаем выразить искреннюю благодарность проф. Н. Н. Андрееву как за предоставление прибора в наше распоряжение, так и за ряд ценных советов, которыми мы неоднократно пользовались.

ТАБЛИЦА 1

(Испыт. В — в. Слух в пределах нормы)

Частота колебаний в секунду	Пороговые значения силы тока в мА	Характер ощущений	Частота колебаний в секунду	Пороговые значения силы тока в мА	Характер ощущений
17	0,47	Отдельные короткие шумы в частом ритме	750	0,14	При сравнении со звуком в телефоне полное совпадение ощущений при электрическом и адекватном раздражении.
30	0,41	Глухой шум с частыми перерывами . .	850	0,15	
60	0,22	Сплошной жужжащий шум	869	0,16	
96	0,32	Сплошной жужжащий шум с музыкальным оттенком	1 064	0,13	
140	0,41	Очень низкий тон .	1 433	0,29	
203	0,30	Более высокий тон .	2 000	0,24	
		При сравнении со звуком в телефоне, начиная от частоты 96 и выше, полное совпадение ощущений при электрическом и адекватном раздражении.			
280	0,17		2 200	0,47	
390	0,21		4 000	0,45	
550	0,08		5 500	0,51	
670	0,09		14 000	0,79	

Таким образом на всем диапазоне частот от 96 до 14 000 герц (верхняя граница слуха у данного лица) имело место полное совпадение явлений, наблюдаемых при обоих способах раздражения.

Иначе разыгрывались явления при частотах, лежащих у нижней границы слуха (30—35 герц). При электрическом раздражении наблюдались частые прерывистые шумы; таким образом отсутствовало сливное ощущение, что всегда имеет место при адекватном раздражении. Особенно резко это отличие отмечалось при частотах порядка 15—20 герц. В этом случае при электрическом раздражении наблюдались отдельные шумы с заметными интервалами; при адекватном раздражении ощущения вообще отсутствовали.

Как объяснить факт возникновения слуховых ощущений при периодах переменного тока, лежащих ниже нижней границы слуха? Может быть высказано предположение, что ощущения возникают благодаря наличию высших гармоник. Однако подобное допущение не является вероятным, ибо ощущения носят характер отдельных коротких шумов, а не сплошного тона или шума, что несомненно должно было бы иметь место в этом случае. Факт возникновения ощущений при этих частотах трудно объяснить иначе, чем непосредственным раздражением переменным током воспринимающих (нервных) элементов слухового прибора. Это объяснение тем более вероятно, если принять во внимание, что точно такие же ощущения возникают у лиц, у которых совершенно поражен звуковоспринимающий прибор (улитка); в этих случаях при воздействии переменным током несомненно имеет место раздражение нервных путей [Андреев, Волохов и Гершуни, (б)]. Таким образом при очень низкой частоте электрического раздражения нормального слухового прибора приходится допустить непосредственное возбуждение нерв-

ных элементов, подобно тому как это имеет место при одиночных конденсаторных разрядах [(Андреев, Волохов и Гершуни, (а))].

При частотах больше 100 герц ощущения, как уже указывалось, имеют музыкальный характер и совершенно отличны от только-что описанных, совпадая с явлениями, наблюдаемыми при адекватном раздражении. Чрезвычайно близкий характер возникающих при этих частотах при адекватном и электрическом раздражении ощущений доказывается возможностью возникновения бинаурального слухового изображения (явление не наблюдалось при частотах ниже 100 герц). Опыты ставились следующим образом: к включенному в цепь левому уху подводилось переменное напряжение ($f=203$ герц); одновременно к правому уху приближался телефон, питаемый тем же источником электрических колебаний. При подобном одновременном раздражении обоих ушей возникало локализованное слуховое изображение. Изменяя расстояние телефона от уха, удавалось получить перемещение изображения вокруг головы. Выключение телефона вызывало моноауральное ощущение слева; выключение цепи тела — моноауральное ощущение справа.

Следует отметить, что описанные явления полного соответствия электрического и адекватного раздражения в такой же мере наблюдались на лицах, у которых были полностью выключены все элементы среднего уха [(Андреев, Волохов и Гершуни, (б))]. В этих случаях все возникающие слуховые ощущения носили музыкальный характер и вполне соответствовали ощущениям, наблюдаемым при адекватном раздражении.

Так как явления, разыгрывающиеся при прохождении переменных токов через неповрежденный аппарат внутреннего уха совершенно подобны явлениям, наблюдаемым при адекватном раздражении, то можно допустить, что рецепторные аппараты раздражаются в обоих случаях одним и тем же образом. Это возможно, если при прохождении переменных токов через слуховой аппарат возникают где-либо в цепи механические колебания, которые уже обычным путем раздражают Кортиев орган. Таким образом, можно представить слуховой прибор как известного рода электромеханическую систему, могущую трансформировать электрические колебания в механические. При подобном допущении легче всего можно было бы объяснить наблюдаемые явления.

О возникновении механических колебаний. Мы попытались привести некоторые экспериментальные доказательства в пользу взгляда о возникновении в системе механических колебаний. Для этого представлялось возможным воспользоваться следующим методом. Если при прохождении переменных токов действительно возникают в системе уха механические колебания, то при одновременном подведении к этому же уху извне звуковых колебаний, отличных по частоте или фазе, должны наблюдаться биения или полное затухание звука благодаря явлениям интерференции. Может быть указано, что доказательность подобного опыта не является полной, ибо и электрические и звуковые раздражения, вызывая возбуждение нервных элементов, могут вызывать явления биений в самой центральной нервной системе. Действительно, известны так наз. бинауральные биения, которые возникают в результате подведения раздельно к обоим ушам близких по частоте звуковых колебаний (Stewart). Эти бинауральные биения возникают в центральной нервной системе в результате сложения процессов, протекающих в обоих нервных путях. Однако эти биения резко отличны по характеру от

моноауральных, являясь, очевидно, одним из выражений бинауральной локализации (Hornbostel и Wertheimer). Существенно, что бинауральные биения могут быть обнаружены при частотах не выше 800 герц (Lane). Поэтому возникновение ясных моноауральных биений при частотах больших 800 герц свидетельствовало бы о интерференции на периферии, т. е. в рецепторе, а не в нервной системе.

Опыты были поставлены следующим образом: на цепь слухового прибора подавалось от генератора переменное напряжение (800—1400 герц). Одновременно к этому же уху (второе плотно закрывалось) подносился телефон, питаемый от другого генератора (см. схему на рис. 4). Интенсивность звука в телефоне подбиралась таким образом, чтобы громкость „электрического“ и „обыкновенного“ звука были близки друг к другу. Высота звука в телефоне плавно изменялась. При определенной частоте колебаний испытуемый отмечал появление биений. Биения удавалось подбирать таким образом, что они могли быть сосчитаны (до 2—3 раз в секунду). Экспериментатор воспринимал при этом только звук телефона. После нахождения точки, при которой появлялись биения, цепь тела отключалась и вместо нее вводился телефон; при этом все присутствующие могли слышать совершенно ясные биения. В ряде случаев телефон приключался параллельно телу, и счет биений производился испытуемым и экспериментатором. Ритм биений при обоих видах слушания совпадал. Подобные опыты

ставились многократно в присутствии разных лиц и всегда с одним и тем же результатом.

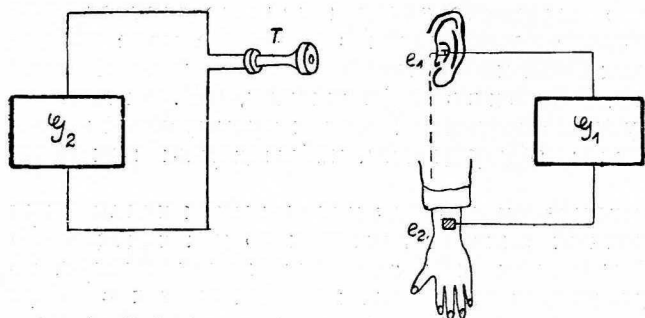


Рис. 4. g_1 — генератор № 1; e_1 — дифференциальный электрод в наружном слуховом проходе испытуемого; e_2 — индифференциальный электрод, приложенный к коже руки; g_2 — генератор № 2; T — телефон в цепи генератора № 2, помещаемый перед ухом испытуемого.

При подведении к уху электрических колебаний близких частот от двух генераторов, наблюдались биения совершенно такие же, как и описанные выше. Таким же образом удавалось, подводя электрические колебания разных частот, обнаружить консонантные и диссонантные интервалы.

Факт возникновения типичных „объективных“ биений при частотах порядка 800 и 1400 герц является, как нам кажется, очень веским доказательством в пользу возможности возникновения механических колебаний в системе уха при прохождении переменного тока.

Место возникновения механических колебаний. Если исходить из предположения о наличии в цепи слухового прибора электромеханической системы, то перед нами, естественно, встанет вопрос, в каких участках цепи возникают механические силы. Разрешение этого вопроса представлялось чрезвычайно существенным. Ибо, если представить себе, что сам электрод, находящийся в жидкости, является излучателем звука и в нем происходит развитие механических сил, то тогда явление не представляет какого-либо физиологического интереса. В этом случае подобный электрод можно было бы сравнить с особым рода телефоном, вставленным в наружный слуховой проход. Если же развитие механических сил при прохождении тока происходит в каких-либо элементах слухового аппарата, то подобная трансформация электрической энергии в механическую должна была представлять значительный интерес для анализа процессов, происходящих в слуховом приборе. Предполагая о возможности излучения звука электродом, мы в основном могли думать

о двух вариантах: во-первых, о колебании всего металлического стержня при прохождении переменного тока и, во-вторых, о возникновении колебаний на границе между электродом и жидкостью.

Говоря о колебаниях всего стержня, можно было думать о магнитострикции, т. е. об удлинении и укорочении стержня из ферромагнитного материала, при действии на него магнитного поля. Подобный стержень при действии на него переменного магнитного поля дает акустические колебания (см. Lübscke). Однако, наш серебряный электрод не являлся ферромагнитным телом, а потому эта возможность не представлялась вероятной.

Тот факт, что весь стержень действительно не дает акустических колебаний, был доказан следующим опытом. В слуховой проход одного из испытуемых вставлялась покрытая изолирующим лаком изогнутая в виде петли проволока

(из того же материала, что и электрод); в слуховой проход другого испытуемого вставлялся обычный электрод. Обе проволоки включались последовательно в цепь переменного тока. Таким образом, слуховой прибор первого испытуемого не был связан электрически с цепью; слуховой прибор второго являлся частью цепи (см. схему на рис. 5). Если бы электрод приходил в акустические колебания, звук должен был бы быть слышен обоими испытуемыми, если же колебания возникали в результате протекания тока через цепь уха,

звук мог быть услышан только вторым испытуемым. Опыты показали, что слуховые ощущения возникали только у второго испытуемого. При этом сила тока в цепи во много раз превышала обычные пороговые значения. После соскабливания лака с проволоки в цепь включался параллельно первый испытуемый. После этого звук был слышен обоими подопытными лицами. Эти опыты совершенно ясно свидетельствуют, что нет никаких оснований говорить о колебаниях самого электрода.

Обращаясь ко второму варианту возможного возникновения колебания у электрода, можно было думать о развитии переменных механических сил на границе раздела между металлом и жидкостью, в основе которых лежат электрокапиллярные явления, наблюдаемые на границе раздела фаз (см. Freundlich). Представляя двойной электрический слой на границе раздела как конденсатор, обладающий известным постоянным потенциалом (Helmholtz), можно было думать о развитии механических сил между его обкладками при приложении

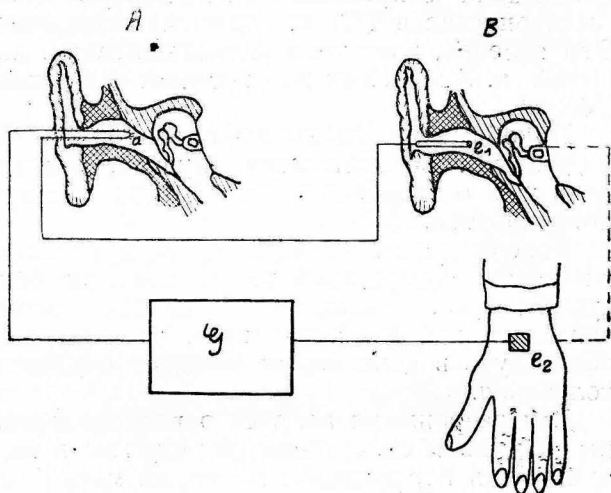


Рис. 5. А — ухо испытуемого № 1; а — изогнутая проволока, покрытая изолирующим лаком, введена в наружный слуховой проход испытуемого № 1; проволока включена последовательно в цепь генератора; В — ухо и рука испытуемого № 2; e_1 — диферентный электрод в наружном слуховом проходе испытуемого № 2; e_2 — индиферентный электрод, приложенный к коже руки; г — генератор.

переменного напряжения. Однако, в литературе нам не удалось найти указаний о подобной электромеханической системе—металл-жидкость, если не говорить, конечно, об явлениях, разыгрывающихся на границе ртуть-жидкость, изученных Липманом (Lipman), представляющих прекрасный пример подобной системы. Явления эти, однако, вряд ли могли наблюдаться на границе твердого тела, каким является электрод. Можно было думать еще об одном ряде явлений, которые заключаются в следующем: при прохождении переменного тока через цепь, образующуюся из металлического проводника и человеческого тела, в месте соприкосновения металла с телом (кожей) возникают акустические колебания, которые могут быть восприняты посторонним наблюдателем. Этот феномен наблюдается только при достаточно большом сопротивлении участка металл-кожа и исчезает при смазывании соприкасающихся поверхностей. Явление это впервые было описано в 1876 г. одним из изобретателей телефона Е. Gray. Это явление, известное радиолюбителям, недавно было описано Iel-linek и Scheiber под громким названием „Eine neue Methode des Hörens“.

Подобные же факты наблюдали и мы (Волохов, Гершуни и Лебединский). Во всех этих случаях, как это следовало из опытов, речь шла о колебаниях, возникающих на границах соприкасающихся поверхностей.

Конечно, физические явления, происходящие на границе металл-жидкость, совершенно иные, чем при соприкосновении металла с сухой кожей, однако, последний ряд фактов должен быть принят во внимание, ибо он показывает, что при некоторых условиях могут возникнуть в цепи независимые от слухового прибора акустические колебания.

Для разрешения вопроса о возникновении колебаний у электрода мы поставили следующий ряд опытов: в наружный слуховой проход наливалось парафиновое масло, на масло наливался слой физиологического раствора толщиной $1-1\frac{1}{2}$ см, в который вставлялся электрод; таким образом, если бы акустические колебания возникали у электрода, они должны были проводиться через масло, и испытуемый должен был бы слышать звук; если же колебания возникают в каких-нибудь других участках цепи слухового прибора, никаких слуховых ощущений наблюдаться не должно. При постановке подобных опытов выяснилось, что никаких слуховых ощущений обнаружить не удастся. Однако, следует отметить, что при этом сопротивление цепи настолько возрастало (более 100 000 ом), что даже предельное увеличение напряжения на выходе не давало каких-либо измеримых токов. Поэтому отсутствие эффекта не являлось убедительным, ибо могло зависеть от недостаточной силы тока. При соприкосновении электрода с кожей слухового прохода сопротивление цепи резко падало, сила тока достигала при этом до 0,6 мА. Эта величина значительно больше пороговой силы тока в обычных условиях (см. табл. 2).

В этот момент всегда наблюдались резкие болевые ощущения, слуховых же не обнаруживалось. Этот последний факт также свидетельствовал против возникновения колебаний у электрода, но конечно не в достаточной мере, ибо точная оценка слуховых ощущений в короткий момент появления резкой боли была чрезвычайно затруднена.

Данные опытов с парафиновым маслом, а также некоторых других добавочных экспериментов приведены на табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

№	Ж и д к о с т ь	Положение электрода	Сопротив-ление в омах	Проте-кающий ток в мА	Напря-жение в V	Ощущение
1	Парафин. масло + 1 см ³ физиол. раствора	В физиоло-гическ. растворе	> 100 000	Неизмер.	15	Никаких ощущений
2	" "	Соприкосн. с кожей слухового прохода	2 000	0,6	1,1	Болевые ощущения; звука нет
3	95% раствор глицерина на физиол. растворе	В жидкости слухового прохода	5 200	0,2		Музыкальн. звук
4	Физиолог. раствор	" "	1 200	0,4		" "

Более ясные доказательства были получены в другом ряде опытов. В этих опытах мы исходили из следующих соображений: если электрод является звукоизлучателем, вставленным в слуховой проход, то несомненно должны наблюдаться резкие различия в пороговых силах тока для разных лиц, с различными поражениями слуха, подобно тому как это может быть обнаружено при измерении силы тока на любом телефоне.

На табл. 3 приведены данные пороговых значений силы тока при частоте 1000 колебаний в сек. для лиц, у которых имеются разные степени понижения чувствительности к тону этой частоты ¹

ТАБЛИЦА 3

Испытуемый	Потеря слуха к тону в 1000 кол. в (дети-белл.)	Порог. электр. слуха в мА	Порог электр. слуха в V	Сопротив-ление в омах	I ² · r (ватт)
В-в.	0	0,25	0,52	2 000	1,25 × 10 ⁻⁴
У-а.	60,0	0,10	0,21	2 000	2,0 × 10 ⁻⁶
Б-в.	60,0	0,40	0,57	1 900	2,24 × 10 ⁻⁴
Н-в.	50,0	0,49	0,82	1 260	3,02 × 10 ⁻⁴
Г-и.	0	0,70	1,16	1 670	7,89 × 10 ⁻⁴
Л-о.	40,0	2,20	5,72	2 860	1,14 × 10 ⁻²
З-а.	70,0	0,96	1,50	1 584	1,42 × 10 ⁻³

Как видно из таблицы, пороговые значения силы тока не находятся в какой-либо связи со степенью поражения слуха. Так, у испытуемой У-а, у которой чувствительность понижена в миллион раз, пороговая сила тока в два с половиной раза меньше, чем у нормального субъекта. Эти явления совершенно определенно свидетельствуют, что трансформация электрических колебаний в механические не может происходить у электрода или вообще в какой-либо элементарной

¹ Часть фактического материала, лежащего в основе приведенных в таблице расчетов, взята из работы Андреева, Волохова и Гершуни (б).

звукоизлучательной системе, независимой от самих структур слухового прибора. Поэтому, речь не может идти также о колебаниях объема жидкости вследствие выделения Джоулева тепла, так как и в этом случае требовалась бы определенная зависимость между тепловой мощностью ($I^2 R$) и чувствительностью уха к данной частоте колебаний. Это само по себе невероятное для подобной системы предположение не находит никакого подтверждения, как ясно видно из таблицы 3. Таким образом, колебания возникают не у электрода, и не вследствие колебания самого столба жидкости (независимо от причин, могущих его вызвать); остается предположить, что колебания возникают благодаря участию каких-то элементов слухового прибора. Так как явления наблюдаются при полном вылучении всего содержимого среднего уха, следует думать, что эти элементы находятся во внутреннем ухе (улитке?).

Обсуждение. Описанные нами явления, в основном, приводят к заключению, что при целостности механизмов внутреннего уха переменные токи подобно адекватному раздражению вызывают в каких-то системах слухового прибора ряд процессов, которые ведут к возникновению слуховых ощущений. Для объяснения явлений возможно, таким образом, допустить наличие какой-то системы, трансформирующей электрические колебания в механические. Где находится эта „электромеханическая“ система? Несомненно, не у электрода, не в элементах среднего уха и не в нервных путях слухового прибора. О последнем с достаточной ясностью свидетельствуют опыты с раздражением переменным током нервных путей слухового прибора на лицах с резкими поражениями внутреннего уха [Андреев, Волохов и Гершуни (6)]. Следовательно, она должна находиться во внутреннем ухе и вероятнее всего в улитке.

Как представить себе подобную систему? Тут могут быть высказаны два основных предположения: 1) Эта трансформация энергии представляет собой явление, возникающее как результат тех физических процессов, которые разыгрываются в каких-то частях улитки, возможно на границах фаз (твердое тело — жидкость), не требующих для своего проявления никакой жизнедеятельности клеточных образований улитки. Если это так, то можно проводить полную аналогию между этой системой и известными в физике электромеханическими системами (пьезоэлектрической, электрокапиллярной и т. д.) и пытаться найти подходящую для данного случая схему. 2) Или же эта трансформация энергии обязательно требует жизнедеятельности клеточных элементов улитки, и речь идет о гораздо более сложном биологическом процессе. В этом последнем случае сам термин „электромеханическая система“ должен пониматься очень условно, ибо воздействие тока может заключаться не только в деформациях клеточных образований, или поляризованных мембран; отнюдь не исключена возможность непосредственного влияния тока на те биологические процессы в клетках, которые при адекватном раздражении происходят под влиянием переменных механических сил. Если это так, то тогда энергетически может и не иметь место трансформация электрических сил в механические. Наличие подобных явлений отнюдь не является невозможным, если судить, например, по данным изучения собственных тонов слухового прибора. Как показал Wegel, с ощущениями тонов, возникающими в результате патологических процессов во внутреннем ухе, могут быть образованы биения при подведении извне звуковых колебаний. Этот факт легче всего может быть объяснен при предположении, что местный патологический процесс

вызывает в клетках возбуждение такого же порядка, что и адекватный раздражитель (Wever).

Мы в настоящее время не имеем каких-либо экспериментальных данных в пользу тех или других предположений. Однако, независимо от толкований природы явления, возникает вопрос об обратимости процессов в этой системе, т. е. происходит ли при акустических колебаниях улитки возникновение в ней переменных электрических сил. Достаточно обратиться к литературным данным об электрических явлениях, возникающих в слуховом приборе, в частности к опытам Wever и Bray, для того, чтобы убедиться, что явления обратимы. Действительно, при воздействии звука в слуховом приборе могут быть обнаружены переменные потенциалы, которые по своей частоте и форме совершенно воспроизводят воздействующий на ухо звук. Вьюер и Брей полагали, что эти электрические явления возникают в волокнах слухового нерва, но недавние исследования Davis, Derbyshire, Lurie и Saul совершенно ясно показали, что в слуховом приборе следует отличать два рода электрических потенциалов; одни возникают в улитке и полностью соответствуют воздействующим на ухо звуковым колебаниям; другие возникают в волокнах слухового нерва и отнюдь не воспроизводят форму и частоту звуковых колебаний, подчиняясь общим закономерностям, известным для токов действия нервных путей.

Таким образом, мы видим, что при звуковых колебаниях, подводимых извне, в улитке возникают переменные электрические потенциалы (Wever и Bray и др.), а при приложении внешнего переменного напряжения в улитке, как следует из наших данных, возникают акустические колебания. Нам кажется вполне допустимым полагать, что оба рода явлений возникают в одной и той же обратимой „электро-механической“ системе улитки.

Выше мы говорили о двух возможных механизмах этой системы. Davis etc. приводят ряд данных, свидетельствующих о необходимости наличия слуховых клеток для возникновения потенциалов улитки. В пользу взгляда о биологическом характере системы говорят также, в известной мере, опыты Adrian, Bronk и Phillips, наблюдавших резкое уменьшение потенциалов при охлаждении и кокаинизации улитки. Если это так, то тогда отсутствие реакции на переменный ток, которое наблюдается в некоторых случаях при неполной потере слуха [Андреев и Волохов, Гершуни (б)], говорило бы о нарушении функции именно этих клеточных элементов. Hallpike и Rawdon-Smith указывают на значение Рейснеровской и текториальной мембран.

Однако, все эти данные нуждаются в дальнейшей экспериментальной разработке: весьма возможно, что „электро-механическая“ система улитки включает в себя ряд клеточных и неклеточных элементов.

Имеют ли какое-нибудь физиологическое значение эти происходящие в улитке процессы? Davis etc. высказывают мысль о сенсibiliзирующем нервных окончания влиянии потенциалов улитки. Отнюдь не отрицая возможность подобного действия, мы позволяем себе высказать несколько иное предположение, исходя из следующих соображений. При непосредственном раздражении нервных путей слухового прибора возникают ощущения гораздо менее дифференцированные, чем при раздражении неповрежденной улитки. Различие в характере ощущений настолько велико, что его трудно объяснить, как указывается в работе Андреева, Волохова и Гершуни (б), неодинаковым числом раздражаемых нервных волокон в том и

другом случае. Вся гамма музыкальных ощущений возникает только тогда, когда раздражается периферический воспринимающий аппарат. Это, естественно, приводит к мысли, что сами процессы, протекающие в улитке, в частности переменные потенциалы улитки, могут влиять на характер ощущения, каким-то образом изменяя состояние нервных волокон или нервных центров. Несомненно, помимо возникновения потенциалов, в улитке происходит еще ряд других местных процессов (химических, электрохимических и т. д.), вероятно также влияющих на характер протекающего в нервной системе возбуждения.

Как проводятся эти влияния — не представляется ясным. Проводятся ли чисто физически по нервным стволам потенциалы улитки до ц. н. с., влияя, таким образом, на характер возникающего ощущения? Или же сами импульсы, возникающие в нервных волокнах при возбуждении слуховых клеток, качественно отличны от импульсов, возникающих при прямом раздражении этих же волокон? Или же процессы, происходящие в улитке, не изменяя течения нервных импульсов, влияют на состояние самого нервного волокна? На все эти вопросы мы не имеем ответа.

Экспериментальное исследование поставленных вопросов является задачей будущего.

В ы в о д ы

1. Возникающие при прохождении переменных токов через неповрежденный слуховой прибор слуховые ощущения, начиная от 100 герц, вполне соответствуют ощущениям, наблюдаемым при адекватном раздражении. Таким образом совершенно отчетливо воспринимаются все частоты, вплоть до частот, лежащих у верхней границы слуха (14 000 герц).

2. При прохождении переменных токов очень низких частот (до 30—40 герц) возникают слуховые ощущения, носящие характер редких шумов. Указывается, что возникновение ощущений при частотах, лежащих ниже нижней границы слуха (30 герц), может быть объяснено непосредственным раздражением нервных элементов слухового прибора.

3. Высказывается предположение, что ощущения, наблюдаемые при прохождении переменных токов через непораженный слуховой прибор, являются следствием возникновения в цепи тока механических колебаний, которые обычным способом раздражают улитку.

4. Доказывается, что механические колебания возникают не у самого электрода, вставленного в жидкость, наполняющую слуховой проход, и не в полости среднего уха. Приводятся соображения в пользу взгляда о возможности возникновения механических колебаний в улитке.

5. Указывается, что элементы улитки могут рассматриваться, как известного рода „электромеханическая“ система, трансформирующая электрические колебания в механические. Обсуждается вопрос о физических и биологических механизмах, могущих лежать в основе этой системы. Указывается, что в случае участия клеточных элементов улитки в описанных явлениях, возможно непосредственное влияние тока на биологические процессы в слуховых клетках, без трансформации электрической энергии в механическую. Поэтому термин „электромеханическая“ система должен приниматься условно.

ЛИТЕРАТУРА

- 1) Adrian E. D., Bronk D. W. a. Phillips G. Journ. of Physiol. 73 p., 2 1931. — 2) Волохов А. А., Гершуни Г. В. и Лебединский А. В. Физиол. журнал СССР, XVII, стр. 169, 1934. — 3) Андреев А. М., Волохов А. А. и Гершуни Г. В. а) Физиолог. журн. СССР, т. XVII, 1934. — б) Физиологич. журн. СССР, т. XVIII, вып. 1 1935 (печатается). — 4) Davis H., Derbyshire A., Lurie M., a. Saul L. Americ. Journ. of Physiol., 107, стр. 311, 1934. — 5) Freundlich H. Kapillarchemie. Bd. I, стр. 335, 1930. — 6) Hallpike C. S. u. Rawdon-Smith A. F. Journ. of Physiology 81, стр. 395, 1934 г. — 7) Heilmoltz H. Wiedemann's Annal. 7, стр. 337, 1879. — 8) Hornbostel E. M. u. Wertheimer M. Sitzungsberichte Preuss. Akad. d. Wissensch. Berlin, 1920, стр. 388. — 9) Gray E. Annales telegraphiques 1877, стр. 97, рефер. — 10) Jellinek St. u. Scheiber Th. Wien Klin. Wochenschr. 43, стр. 417, 1930. — 11) Lane C. Physic. Review, 26, стр. 401, 1925. — 12) Лебединский А. В. Физиол. журн. СССР т. XVI, стр. 111, 1933 г. 13) Lipmann. Wiedem. Annalen II, стр. 316, 1880. — 14) Lübcke E. Handbuch. d. experim. Physik. B. 17, Teil 2. Technische Akustik, стр. 216, 1934. — 15) Stewart G. W. Psycholog. Monographs. стр. 31, 1918. — 16) Wegel R. L. Arch. of otololaryngol. 14, стр. 158, 1931, цит. по Wever. — 17) Wever E. G. Physiolog. Reviews 13, стр. 400, 1933. — 18) Wever E. G. a. Bray Ch. W. Journ. of experim. Psychol. XIII, стр. 373, 1930.

ON THE EFFECT OF ALTERNATE CURRENTS ON THE UNINJURED AUDITORY ORGAN

By G. V. Gersuni and A. A. Volokhov

From the Department of Special and Evolutional Physiology of the All Union Institute for Experimental Medicine. (Chief—Prof. L. A. Orbeli)

The authors have studied the phenomena taking place when alternate currents flow through the normal human ear. An electrode was introduced for this purpose into the auditory meatus filled with saline solution and alternate currents with a frequency from 5 to 14 000 d. v. were applied.

The authors came to the following conclusions.

1. The auditory sensations produced by alternate currents, beginning from 100 d. v., are entirely similar to auditory sensations observed under adequate stimulation. Thus all frequencies up to frequencies at the upper limit of hearing (14 000 d. v.) are quite distinctly perceived.

2. Alternate currents of very low frequencies (up to 30—40 d. v.) produce auditory sensations bearing the character of rare noises. It is pointed out that the arising of auditory sensations produced by frequencies below the lower limit of hearing (30 d. v.) can be explained by the direct stimulation of the nervous elements of the auditory organ.

3. It is suggested that the sensations observed when alternate currents pass the auditory organ are the result of mechanical vibrations arising in the current circuit, such vibrations stimulating the cochlea in the ordinary way.

4. It is proved that mechanical vibrations arise not at the very electrode introduced into the fluid filling the auditory meatus, and not in the cavity of the middle ear. Considerations are brought forward in favour of the viewpoint that the mechanical vibrations arise in the cochlea.

5. It is suggested that the elements of the cochlea may be considered as a kind of electromechanical system transforming the electrical vibrations into mechanical ones. The question of physical and biological mechanisms on which possibly this system is based, is being discussed. It is pointed out that, in case the cochlea cell elements take part in the above phenomena, the direct influence of the current on biological processes in the auditory cells, without transformation of electrical into mechanical energy, is possible. Therefore, the term „electromechanical“ system should be accepted conditionally.

ВЛИЯНИЕ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ НА ЦЕНТР ВЕСТИБУЛЯРНОГО НЕРВА

И. П. Байченко, А. Н. Крестовников и Н. Н. Лозанов

Физиологическая лабор. Научно-исследовательского института физической культуры
(зав. — проф. А. Н. Крестовников)

Среди исследований, посвященных выяснению функций вестибулярного аппарата и сопутствующих функциональному состоянию лабиринта изменений в сосудистой системе, имеются исследования на кроликах Démetriades и Spiegel (1922), Перекалина (1928), Хилова (1933) и на людях Wotzilka (1925), Тальписа и Волкович (1928), причем в качестве показателя состояния сосудистой системы взято только кровяное давление, но совершенно нет данных о влиянии вегетативной нервной системы на функцию вестибулярного аппарата в целом, в частности на центр вестибулярного нерва.

К постановке вопроса нас привели исследования, произведенные в нашей лаборатории Лозановым и Байченко — „Об адаптации статокINETического анализатора при спортивной тренировке“, где выявился факт различного характера лабиринтных рефлексов как в зависимости от вида спорта, так и тренированности.

Так как под влиянием спортивной тренировки происходит изменение в вегетативной нервной системе в сторону преобладания тонуса парасимпатической нервной системы и понижения тонуса симпатической, то нами была высказана мысль, что в основе изменения лабиринтных рефлексов при тренировке лежит, повидимому, различная степень возбудимости мозгового ствола и обусловленная этим различная степень иррадиации возбуждения с центра вестибулярного нерва на вегетативные центры продолговатого мозга, что выражается в том, что под влиянием вращения у нетренированных реакция сердечнососудистой системы более резко выражена, чем у тренированных.

К постановке вопроса о влиянии вегетативной нервной системы на центр вестибулярного нерва привели исследования Крестовникова, произведенные в 1925/26 г. в лаборатории проф. Л. А. Орбели о влиянии шейного симпатического нерва на дыхательный центр и на вазомоторные центры (последняя работа была выполнена совместно с В. В. Савичем). Эти работы установили, что под влиянием раздражения шейного симпатического нерва изменяются функциональные свойства (возбудимость) продолговатого мозга.

Методика

Опыты были поставлены на 9 кроликах из 18 и 4 кошках. Часть кроликов поступила после тренировки на вращение вправо в кресле Вагану (от 2 до 16 недель).

Изложение влияния тренировки на соматические рефлексы животного составляет предмет специальной работы (Лозанов и Байченко). Основные выводы этой

работы говорят о том, что путем трехкратного ежедневного вращения в одну сторону, например вправо по 5 или 10 оборотов, можно достигнуть исчезновения нистагма глаз и головы. При пробном вращении в другую сторону (влево) у таких тренированных кроликов получалась различная картина: то повышение, то ослабление нистагма, вплоть до его полного исчезновения. При однократном вращении по 30 оборотов исчезновения нистагма глаз не происходило: наблюдалось только его снижение; головной нистагм

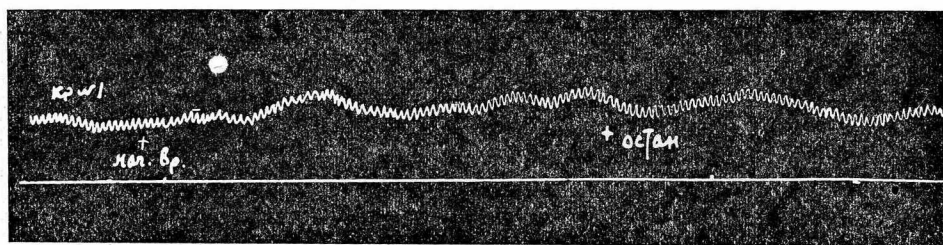


Рис. 1. 10. IV. 34. Кролик № 2. Вращение вправо (5 об.).

также снижался. По истечении некоторого времени (перерыва в тренировке на вращение), исчезнувший нистагм появлялся снова. Повторная тренировка в течение более короткого периода устраняла нистагм. В некоторых случаях после 2-кратного такого исчезновения нистагма последующая длительная тренировка не давала прежнего эффекта. Эти случаи рассматривались как результат перетренировки.

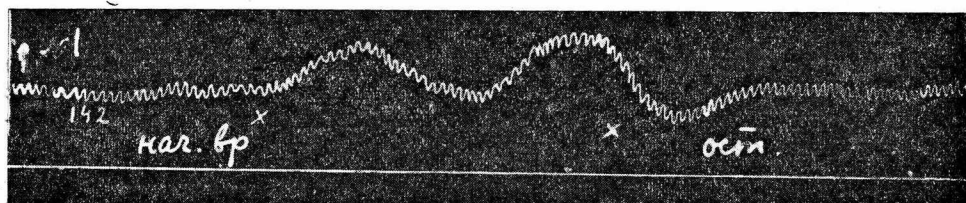


Рис. 2. 10. IV. 34. Кролик № 2. Вращение влево (5 об.).

Из числа кроликов, использованных для настоящей работы, — часть тренировалась на 5-кратное вращение 3 раза под ряд с перерывом по 3 мин. (№ 1, 2, 6). Часть кроликов получала по 10 оборотов, причем у одного из них (№ 13) нистагм исчез совершенно, у другого (№ 12) исчез при вращении в одну сторону, а у третьего (№ 4) на 3—4 мес. наблюдалась перетренировка. 1 кролик (№ 15) получал ежедневно в течение

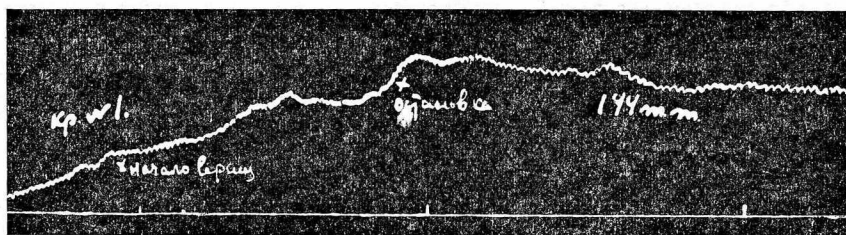


Рис. 3. 9. IV. 34. Кролик № 1. Вращение после раздраж. п. сумп.
(РК=8 см. 15")

2 мес. по 30 оборотов под ряд, нистагм не исчез, но значительно снизился. Два кролика были контрольные, т. е. не подвергались тренировке, причем один из них (№ 18) при предварительном исследовании не обнаружил видимой реакции на вращение, т. е. не давал нистагма глаз и головы. На кроликах острые опыты ставились без наркоза, с местной анестезией кожных покровов новокаином; кошкам давался эфир-хлороформенный наркоз, после чего производилась денервация.

Кошки (4) тренировке не подвергались. Кровяное давление нами измерялось с помощью ртутного манометра, путем соединения его с сонной артерией. Животное фиксировалось на столике Чермака на спине. Вся записывающая установка вместе с животным помещалась на вращающемся столе по возможности ближе к центру вращения. Вращение производилось со скоростью 1 оборота в 2 секунды по 5, 10 и 30 оборотов с промежутками в 3 минуты. В некоторых случаях регистрировалось дыхание при помощи введения в трахею иглы от шприца, соединенной с капсулой Маррея.

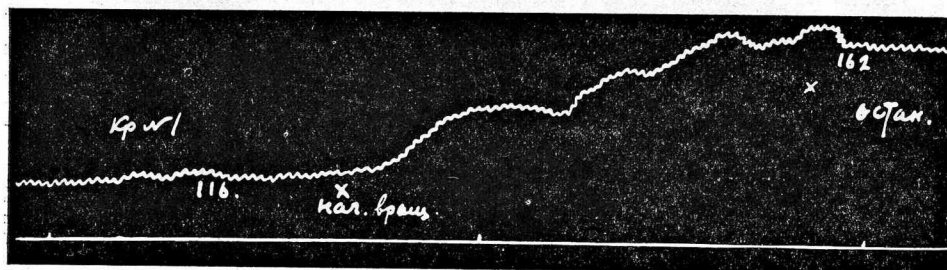


Рис. 4. 9. IV. 34. Кролик № 1. Вращение после раздраж. п. vagi (РК = 12 см. 15").

Для выявления влияния блуждающего и симпатического нерва последние раздражались индукционным аппаратом Дю-Буа Реймона, соединенным с аккумулятором в 2 В. Нервы брались на лигатуру и перерезались; раздражались только их головные концы.

Экспериментальная часть

Не приводя самих протоколов опытов, мы предлагаем вниманию читателя сводную таблицу полученных данных, диаграмму одного из опытов (рис. 8) и ряд кимограмм (рис. 1—7), наглядно иллюстрирующие данные, приведенные в таблице.

Как видно из представленных материалов, реакция на вращение у кроликов выражалась в подъеме кровяного давления от 2 до 26 мм Hg, у кошек (децеребрированных) от 2 до 20 мм; падение кровяного давления во время вращения наблюдалось весьма редко и оно было весьма незначительно, что расходится с данными Хилова, D  m  triades и Spiegel, которые наблюдали при вращении главным образом падение кровяного давления.

Возможно, что расхождение наших данных с данными D  m  triades и Spiegel явилось в результате того, что эти авторы применяли уретаново-эфирный наркоз, мы же на кроликах делали опыты без всякого наркоза (разрез покровов производился под местной анестезией — новокаином). Что касается наших расхождений с данными Хилова, то они объясняются, вероятно, тем, что он применял большую скорость (20 вращений в 30", т. е. один оборот в 1½ сек.), а мы меньшую — один оборот в 2 сек.; кроме того, у нас животное всегда помещалось на уровне нуля ртутного манометра, тогда как у Хилова, судя по рисунку, над барабаном и значительно выше манометра. Наконец, Х и л о в применял децеребрацию кроликов (чего мы не делали), что также могло повлиять на результат опыта в отношении изменения кровяного давления.

Реакция во время вращения со стороны пульса выражалась как учащением (на 2—8 ударов в 10"), так и замедлением (на 1—10 ударов в 10"); реакция со стороны дыхания выразилась в незначительном учащении и углублении дыхания (рис. 5).

После вращения наблюдалось дальнейшее, но незначительное повышение кровяного давления. Повышение кровяного давления как во время вращения, так и после него согласуется с данными нашей лаборатории, полученными при массовом исследовании ¹ лабиринтных

¹ Н. Н. Лозанов и И. П. Байченко. „О вегетативных рефlekсах при вращательном раздражении лабиринта“. Готовится к печати.

рефлексов у студентов Государственного института физической культуры, у которых после вращения почти всегда наблюдалось повышение кровяного давления, и только как исключение (10 случаев из 700 обслед.) наблюдалось падение кровяного давления при явлениях резкой общей слабости (побледнение, тошнота и т. д.).

При предварительном раздражении головного конца шейного симпатического нерва, после того как эффект от раздражения (падение кровяного давления и замедление пульса) сглаживался, кровяное дав-

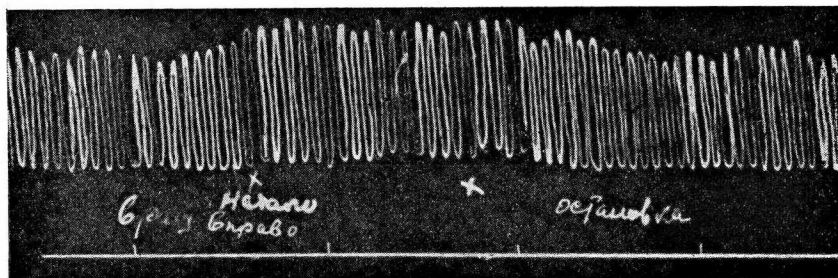


Рис. 5. 14. IV. 34. Кролик № 6. Пнеймограмма. Вращение вправо (5 об.).

ление и пульс возвращались приблизительно к норме, производилось вращение для того, чтобы наблюдать лабиринтную реакцию на фоне предшествовавшего раздражения. Мы наблюдали усиление лабиринтных рефлексов, выражавшееся в более резком повышении кровяного давления, в учащении пульса (рис. 3 и 8), а также в замедлении и углублении дыхания (рис. 6). Аналогично этому и при предварительном раздражении центрального конца блуждающего нерва получалось большее повышение кровяного давления (рис. 4 и 8), или сни-

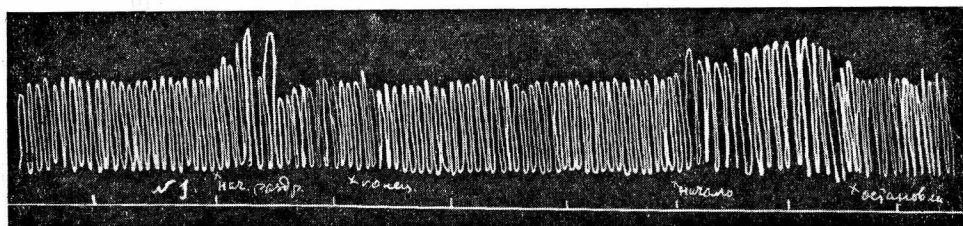


Рис. 6. 14. IV. 34. Кролик № 6. Пнеймограмма. Вращение вправо (5 об.) после раздраж. п. symp. (РК=5 см. 15").

жение его (кролики № 2, 13, 15), учащение пульса или его замедление, а также больший сдвиг дыхательного ритма (рис. 7).

Опыты на децеребрированных кошках дают в смысле изменения лабиринтных вегетативных реакций менее выраженную картину, чем на кроликах, но все же удается подметить влияние вегетативной нервной системы на центр вестибулярного нерва. Это различие между кроликами и кошками мы относим, с одной стороны, к произведенной децеребрации у последних, а с другой—к более разносторонним комплексам движений, свойственных кошкам по сравнению с кроликами, что не могло не отразиться на характере вегетативных рефлексов во время вращения и после вращения у них.

№№ животного		Пост. вращат. глазной нистагм до острого опыта		Вращение		Эф
		после вращения				
		вправо	влево	вправо	влево	кровяное давление
Кр. 17	Контр.	Обыч.	Обыч.	10 —	— 10	+ 14 + 8
Кр. 18	Контр.	Нет	Нет	10 —	— 10	+ 2 + 2
Кр. 1	Трен.	Нет	Нет	5	—	+ 6
		"	"	10	5	+ 8
		"	"	—	10	+ 6
		"	"	—	10	+ 6
Кр. 2	Трен.	Нет	Понижен.	5	—	+ 10
		"	"	10	5	+ 17
		"	"	—	—	+ 14
		"	"	—	10	+ 20
		"	"	—	10	+ 26
Кр. 12	Трен.	Резко пон.	Незн. пониж.	10	—	+ 7
		"	"	10	10	+ 7
		"	"	—	10	+ 4
		"	"	—	10	+ 8
Кр. 13	Трен.	Нет	Нет	10 —	— 10	+ 3 + 2
Кр. 15	Трен.	Пониж.	—	10	—	+ 20
		"	"	—	—	+ 16
		"	"	—	10	+ 26
		"	"	—	—	—
Кошка 1	—	—	—	10	—	— 14
		—	"	10	—	+ 8
		—	"	—	10	+ 12
" 2	—	—	—	10	—	+ 4
		—	—	10	—	0
		—	—	—	10	+ 4
" 3	—	—	—	10	—	+ 4
		—	—	—	10	+ 2
" 4	—	—	—	10	—	+ 8
		—	—	—	10	+ 4
		—	—	—	10	+ 20

И Ц А 1

Эффект	Эффект от вращения после раздражения					
	N. symp.			N. vagi		
пульс	число вращений	кровеное давление	пульс	число вращений	кровеное давление	пульс
— —	—	—	—	—	—	—
0 0	10 вправо 10 влево	+10 + 4	— 2 —	— —	— —	— —
— — без измен. — 3	5 вправо — 10 вправо —	+ 26 — + 50 —	+ 40 — + 18 —	— 5 влево — 5 влево	— + 24 — + 40	— — 0 + 22
— 4 + 5 — — 1 + 6	5 вправо — — 10 вправо —	+ 38 — + 10 + 28 —	0 — — — 1 —	— 5 вправо — — 10 вправо	— — 14 — — 8 + 20	— — 1 — — 2 —
+ 8 — 5 + 3	— — 10 вправо	— — + 18	— — — 8	— — —	— — —	— — —
— —	— —	— —	— —	10 влево 7 вправо	— 4 — 4	— 2
— — 2 + 3 —	10 вправо 10 влево 10 вправо 10 влево	+ 10 + 8 + 20 + 8	0 + 3 — —	— — — 10 вправо	— — — + 14	— — — 6
— 2 + 5 + 4 — 10	10 вправо — — —	+ 16 — — —	0 — — —	— — — —	— — — —	— — — —
— — —	10 вправо 10 вправо —	+ 14 — 8 —	0 + 2 —	10 вправо — —	+ 4 — —	— 2 — —
0 — 1	— 10 вправо	— + 6	— — 3	— 10 вправо	— + 6	— —
— — —	— 10 вправо 10 вправо	— + 6 — 6	— — —	— 10 вправо —	— + 4 —	— — —

Полученные данные находятся в полном согласии с положением, установленным Орбели и его учениками, что вегетативная нервная система оказывает влияние на функциональные свойства анимальной нервной системы, изменяя их то в сторону повышения, то в сторону понижения.

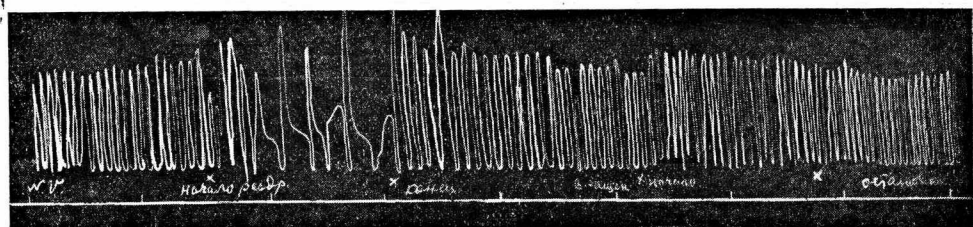


Рис. 7. 14.IV.34. Кролик № 6. Пнеймограмма. Вращ. вправо (5 об.) после раздраж. п. vagi (PK=12 см. 15").

Утверждение Перекалина, „что шейный симпатический и блуждающий нервы, повидимому, не играют роли в передаче рефлекса, так как перерезка их не отражается заметно на ходе реакции,“ справедливо в том отношении, что перерезка не изменяет характера существующей в данный момент реакции, но не предусматривает того,

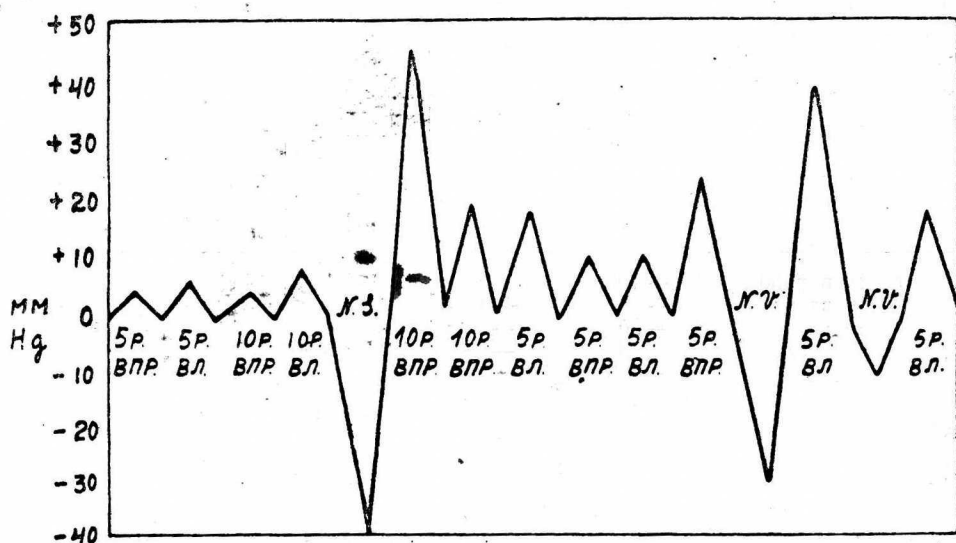


Рис. 8. Соотношение реакций кровяного давления до и после раздражения вегетативной нервной системы. По ординате — изменения КД. О — исходное КД. N.S. — раздражение головного конца п. sympatici. N.V. — раздражение п. vagi.

чрезвычайно важного положения, что при раздражении импульсы, идущие по этим нервам к центральной нервной системе через таламус, меняют тонус центральной нервной системы, что ведет к иной реакции. Надо думать, что разнообразие реакций, полученных авторами (Перекалин, Démétriades и Spiegel, Хиллов и др.), может быть объяснено различным состоянием тонуса центральной нервной системы, связанным с различным тонусом вегетативной нервной системы, что, повидимому, ускользало во время опыта от экспериментаторов.

Между тренированными и контрольными, а также перетренированными кроликами, мы наблюдали значительную разницу в вестибулярной реакции. Все тренированные животные при вращении в привычную для них сторону обнаруживали весьма незначительные сдвиги кровяного давления и небольшое замедление пульса (рис. 1); при вращении же в обратную сторону сдвиги кровяного давления были значительно больше и пульс учащался (рис. 2).

В конце каждого острого опыта мы наблюдали постепенное ослабление реакции сердечно-сосудистой системы на вращение до полного исчезновения всякой реакции. Однако, возбудимость сердечно-сосудистой системы в этот момент значительно не снижалась, как это было видно по эффекту от раздражения шейных стволов симпатического и блуждающего нервов, который был всегда налично.

Выводы.

1. Вращение животного вызывает сдвиг в деятельности сердечно-сосудистой системы, выражающийся в большинстве случаев в повышении кровяного давления (лишь в весьма небольшом числе случаев имеется незначительное падение его вначале), в изменении ритма сердца (учащении или замедлении) и изменении дыхания (углубление, учащение или замедление).

2. Предварительная тренировка во вращении ведет к снижению перечисленных выше вегетативных рефлексов.

3. Предшествующее вращению раздражение симпатического или блуждающего нерва резко изменяет эффект вегетативных рефлексов (изменение кровяного давления, пульса и дыхания), что может говорить об изменении возбудимости центра вестибулярного нерва.

4. Вегетативные реакции (изменение кровяного давления, пульса, дыхания) при повторных вращениях постепенно угасают.

Поступило в редакцию
2 июля 1934 г.

ЛИТЕРАТУРА

- 1) Воячек. Реф. докл. 2 Съезду ото-ларинг. Ж. бол. уха, горла и носа. 1927 г. № 3—4 — 2) Wotzilka. Zeitschr. f. Ohrenheilk. 1925, Bd XII. — 3) Dēmetriades u. Spiegel. Zentrbl. f. H. Nas. u. Ohr. I, 1922. — 4) Крестовников и Савич. Медико-биологич. журнал 1928 г., вып. I. — 5) Крестовников. Медико-биологический журнал 1928 г., вып. I. — 6) Лозанов и Байченко. Сдано в печать в „Труды Научно-исследов. ин-та физич. культуры“, т. 2. — 7) Орбели. Лекции по физиологии нервной системы. Ленинград, 1934. — 8) Перекалин. Журнал ушных, носовых и горловых болезней, т. 5, 1928. — 9) Тальпис и Волкович. Ж. ушн., горл. и нос. бол. 1928 г. № 1—2. — 10) Хилов. Сборник трудов секции авиа-медицины Н.-И. Авио-ин-та, № 1. 1933.

WIRKUNG DES VEGETATIVEN NERVENSYSTEMS AUF DAS ZENTRUM DES VESTIBULARNERVS

Von I. P. Baitschenko, A. N. Krestownikow und N. N. Losanow

Aus der Physiologischen Abteilung des Wiss. Forsch. Instituts für Leibesübungen. Leningrad. (Vorstand der Abteilung — Prof. A. N. Krestownikow)

Um die Rolle des vegetativen Nervensystems in den Reaktionen des Organismus auf die Reizung des Labyrinths aufzuklären, haben die Verfasser folgende Experimente an 9 Kaninchen und an 4 Katzen unternommen: unter Lokalanästhesie wurden beim Kaninchen die Halsstämme des

Vagus und Sympathicus freigelegt; die Atmung und der Blutdruck wurden auf einem zusammen mit dem Tier sich drehenden Tisch registriert. Die Verfasser beobachteten die Veränderungen des Blutdrucks, des Herzrhythmus und der Atmung in Abhängigkeit von der Drehung. Ferner wurde die Reizung des Kopfendes des Halsstammes des Sympathicus oder Vagus ausgeführt und nach der Rückkehr aller untersuchten Funktionen zur Norm wurde wieder die Reaktion derselben Systeme auf die Drehung beobachtet.

Bei dezerebrierten Katzen beobachteten die Verfasser desgleichen die Reaktion von seiten des Blutdrucks, des Herz- und Atmungsrhythmus in Abhängigkeit von der Drehung vor und nach der Reizung des Vagus und des Sympathicus.

Auf Grund von 150 Versuchen mit der Drehung vor und nach der Reizung der Halsstämme des Vagus und Sympathicus kommen die Verfasser zu folgenden Schlussfolgerungen: die Drehung des Tieres ruft eine Verschiebung in Herzgefäßsystem hervor, welche in der Mehrzahl Fälle in der Erhöhung des Blutdrucks (nur in einer sehr geringen Zahl von Fälle sinkt der Druck anfänglich in unbedeutendem Masse ab), in der Veränderung der Atmung (Vertiefung, Beschleunigung oder Verlangsamung) Ausdruck findet. Die der Drehung vorangehende Reizung des Sympathicus oder Vagus verändert den Effekt der vegetativen Reflexe stark zur Seite der Vertärkung (Veränderung des Blutdrucks, des Pulses und der Atmung), was von der Veränderung der Erregbarkeit des Zentrums des Vestibularnervs zeugen kann.



Иван Петрович Павлов
(1903 г.).

О ЗНАЧЕНИИ ПИЛОРИЧЕСКОЙ ЧАСТИ ЖЕЛУДКА ДЛЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ФУНДАЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ

А. М. Воробьев и Г. В. Фольборт

Из Пищеварительного отдела Всеукраинского института эндокринологии и органотерапии, Харьков.

Исследования акад. И. П. Павлова (1) разделили весь пищеварительный период по способу действия возбудителей, вызывающих работу желудочных желез, на две фазы: рефлекторную и гуморальную, или нервную и химическую.

Рефлекторная фаза по своим раздражителям была тогда же исчерпывающе разобрана работами самого Павлова и его сотрудников [Павлов и Шумова-Симановская (2), Кетчер (3), Саноцкий (4), Ушаков (5), Лобасов (6)]. Нельзя сказать того же самого о нашем понимании второй, химической фазы работы желудочных желез.

Вначале предполагалось непосредственное химическое действие составных частей пищи или продуктов ее переваривания на рецепторные окончания рефлекторного аппарата слизистой желудка. Однако, открытие Bayliss and Starling (7) дуоденального секретина показало, что в деле гуморального возбуждения пищеварительных желез мы имеем дело с весьма сложным воздействием всасывающихся веществ.

Данные секретинного влияния на поджелудочную железу, установленные Bayliss and Starling, нашли свое отражение для желудочных желез в работе Eddins (8), которая была опубликована еще в 1906 г. В этой работе были представлены факты, которые показывают, что действие химических веществ на желудочные железы происходит через посредство гуморального воздействия, берущего свое начало из пилорической части желудка. В своих опытах Eddins показал, что в слизистой оболочке пилоруса образуется вещество, возбуждающее железы фундальной части желудка. Это вещество получило название желудочного (пилорического) секретина или гастриина.

Однако, если при возбуждении поджелудочной железы дело сводится исключительно к образованию под влиянием кислот (главным образом соляной) дуоденального секретина, который и обуславливает гуморальную фазу деятельности поджелудочной железы, то выяснение механизма возбуждения желудочных желез в химическую фазу является делом значительно более трудным, так как безусловно доказано, что целый ряд различных веществ при поступлении в кровь является сам по себе химическим возбудителем работы желудочных желез. Часть этих веществ, как известно, находится в пище уже в готовом виде, или же образуется из нее в самом пищеварительном канале, в процессе пищеварения. Всасываясь из кишечника в кровь, эти вещества возбуждают отсюда желудочные железы; поэтому, если в этом случае и имеет место действие через кровь, то называть его гормональным в смысле наличия действующего специфического гормона — нельзя.

Такое воззрение на химическую фазу деятельности желудочных желез в лаборатории акад. И. П. Павлова было подтверждено работой И. П. Разенкова (9), который на основании своих опытов пришел к выводу, что механизм второй фазы желудочной секреции является чисто химическим, так как работа желудочных желез вызывается проникновением в кровь химических веществ, содержащихся в пище или возникающих в пищевых массах при процессах пищеварения.

Однако, такое категорическое утверждение трудно согласуется со старыми фактами о тесной связи второй химической фазы желудочной секреции с деятельностью привратника, установленными в свое время также в лабораториях акад. И. П. Павлова [Соколов (10), Гросс (11), Кржышковский (12), Зеленый и Савич (13)]. Кроме того, имеются более поздние данные, которые также указывают на определенную роль пилорической части желудка при возбуждении фундальных желез. В опытах Са-

вича (14) (1922), Chang a. Lim (15) (1931) было показано, что не только химические, но и механические раздражения слизистой оболочки пилоруса точно также вызывают деятельность фундальных желез.

Последней работой, касающейся вопроса о внутрисекреторной роли пилоруса, является работа Е. Н. Сперанской-Степановой (16), вышедшая в 1933 г. из лаборатории проф. В. В. Савича. В опытах этого автора, проведенных на собаке с изолированным привратником, было показано, что омывание слизистой оболочки пилорической части желудка 3% раствором хлористого натрия вызывает резкую секрецию фундальных желез, тогда как при введении хлористого натрия непосредственно в кровь, без участия пилоруса, такого действия не наблюдалось.

Таким образом, приведенные данные еще раз подтверждают ту точку зрения многих авторов, что при пищеварении под влиянием раздражений химическими веществами в слизистой оболочке пилоруса образуется особое вещество (гормон), которое, поступая в кровь, возбуждает секрецию фундальных желез.

Естественным дополнением к приведенным выше фактам явились бы опыты с наблюдением за тем, как скажется полное удаление пилорической части желудка на заранее установленной секреции фундальных желез.

Мы не можем разбирать здесь богатый клинический материал, который в общих чертах указывает на понижение секреторной деятельности желудка после операции полного удаления пилоруса у человека, а остановимся лишь на экспериментальных работах, касающихся этого вопроса.

Это прежде всего обстоятельная работа Н. Smidt (17), который при полной резекции пилорической части желудка у собак наблюдал выпадение второй, химической фазы секреции изолированного малого желудочка, при сохраненной первой, рефлекторной. Однако, Smidt в своих опытах, исходя из клинической постановки вопроса, стремился к установлению рациональной диеты, с целью компенсации недостаточности секреторной деятельности желудка во вторую фазу, которая наступает после полной экстирпации пилоруса, в ранний послеоперационный период. Поэтому в его работе мы не находим достаточной продолжительности наблюдений и удовлетворительного физиологического анализа наблюдавшихся явлений.

Janson (18), в своих опытах, после полного удаления пилорической части желудка, видел стойкое понижение секреции фундальных желез и уменьшение количества соляной кислоты, главным образом, на мясо и хлеб; при еде овощей указанные изменения в секреции желудочных желез проявлялись значительно слабее.

В полном противоречии с этими данными стоит опубликованная в последнее время работа О. Ф. Шароватовой (19) из лаборатории проф. И. П. Разенкова. На основании своих опытов указанный автор утверждает, что удаление пилорической части желудка не производит резких изменений в секреторной деятельности желудочных желез и что удаление пилоруса больше сказывается на качественной стороне желудочной секреции, в смысле повышения переваривающей силы желудочного сока и увеличения в нем слизи.

Нами, начиная с 1930 г., ведутся систематические исследования по вопросу о значении пилорической части желудка для желудочной секреции. В настоящем сообщении мы представляем материал только первой части всего исследования, касающейся влияния экстирпации пилоруса на работу фундальных желез.

В этой части работы мы поставили следующие опыты.

На собаках с малым желудочком (из фундальной части), оперированных по способу Павлова, в течение 2—2½ месяцев устанавливалась норма секреции из малого желудочка на пищевые вещества (200 г перемолотого говяжьего мяса, 200 г белого хлеба, 600 см³ коровьего молока, 300 см³ мясного бульона и 100 см³ 20% алкоголя, вводимого per rectum). В часовых порциях желудочного сока определялись кислотность и переваривающая сила по способу Метта. Опыты всегда ставились натошак, спустя 18—20 часов после последнего кормления животного.

После установления характера секреции на все указанные вещества, у собак производилась операция полного удаления пилорической части желудка.

Здесь перед нами прежде всего встал вопрос о том, каким способом восстанавливать после экстирпации пилоруса непрерывность желудочно-кишечного канала, чтобы оставались, по возможности, близкие к норме условия эвакуации желудка, так как известно, что

длительность пребывания пищи в желудке имеет большое влияние на количество сецернируемого желудочного сока.

Из хирургической практики известно, что гастроэнтеростомозы сами по себе могут привести к резкой гиперсекреции желудочных желез. Из экспериментальных работ, посвященных этому вопросу, наиболее точное обследование мы находим в работе М. П. Бресткина (20). Этот автор, работая на собаках с изолированным Павловским желудочком, обнаружил резкую гиперсекрецию малого желудка после наложения в нижней части *fundus* гастроэнтеростомоза с нисходящим коленом *duodeni*. Уничтожение гастроэнтеростомоза и восстановление естественного пути возвращало работу желудочных желез к нормальной, дооперационной деятельности.

В указанной выше работе Smidt мы также находим указание на то, что при наложении гастроэнтеростомоза с одновременной операцией отделения пилоруса по Eiselberg, при которой одна (большая) часть пилоруса остается в соединении с *duodenum*, а другая (меньшая) при фундальной части желудка, наблюдалось увеличение второй, химической фазы желудочной секреции и удлинение времени секреторного периода.

Поэтому при резекции пилоруса у наших собак, мы старались сохранить условия более нормального перехода пищи из желудка тем, что делали энтеростомоз по Billroth I, осуществляя анастомоз не у нижней курваты, как это обычно делают при операции по Billroth I, а у верхней, предполагая, что таким образом сохраняются более нормальные условия для эвакуаторной деятельности желудка.

Материал, послуживший основанием для настоящего сообщения, получен нами на 4 собаках, у которых послеоперационное течение прошло гладко и скоро восстановился дооперационный вес.

У всех наших опытных животных мы наблюдали с первых же опытов после операции полного удаления пилоруса (начиная с 9—10-го дня после операции) резкое уменьшение секреции на все пищевые вещества, причем это уменьшение секреции произошло за счет полного выпадения второй (химической) фазы.

Для иллюстрации изменений в секреции малого желудка, которые наступали у наших опытных животных в ранний послеоперационный период, ниже приводим сводные таблицы соответствующих опытов (табл. 1, 2 и 3).

ТАБЛИЦА 1
Секреция на хлеб в см³

Часы		I	II	III	IV	V	VI	VII
Собака № 1	Средние цифры по часам до операции	17,1	8,4	5,8	4,4	4,5	3,5	2,6
	На 12-й день после резекции пилоруса	9,5	1,3	—	—	—	—	—
Собака № 2	Средние цифры по часам до операции	15,0	5,0	7,0	5,1	5,5	4,0	3,0
	На 15-й день после резекции пилоруса	7,3	2,0	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Часы		I	II	III	IV	V	VI	VII
Собака № 3	Средние цифры по часам до операции	14,5	5,0	4,4	6,0	5,3	4,2	3,3
	На 12-й день после резекции пилоруса	8,0	1,4	0,3	—	—	—	—
Собака № 4	Средние цифры по часам до операции	14,7	8,3	5,0	4,1	3,8	3,0	2,3
	На 10-й день после резекции пилоруса	6,7	1,8	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 2
Секреция на мясо в см³

Часы		I	II	III	IV	V	VI
Собака № 1.	Средние цифры по часам до операции .	19,4	18,6	9,0	5,5	3,5	1,5
	На 10-й день после резекции пилоруса .	7,0	3,0	—	—	—	—
Собака № 2	Средние цифры по часам до операции .	26,0	29,3	10,0	9,0	5,0	3,0
	На 16-й день после резекции пилоруса .	6,7	3,0	1,5	—	—	—
Собака № 3	Средние цифры по часам до операции .	18,1	16,3	5,3	4,2	2,8	1,6
	На 11-й день после резекции пилоруса .	8,2	2,6	—	—	—	—
Собака № 4	Средние цифры по часам до операции .	17,4	18,3	10,0	6,0	3,6	2,5
	На 12-й день после резекции пилоруса .	7,5	3,4	1,5	—	—	—

ТАБЛИЦА 3
Секреция на молоко в см³

Часы		I	II	III	IV	V
Собака № 1	Средние цифры по часам до операции	6,0	12,5	10,2	7,1	4,3
	На 11-й день после резекции пилоруса	4,1	2,5	1,8	—	—

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

Ч а с ы		I	II	III	IV	V
Собака № 2	Средние цифры по часам до операции	7,4	23,0	19,0	8,5	2,6
	На 12-й день после резекции пилоруса	4,6	3,3	2,5	—	—
Собака № 3	Средние цифры по часам до операции	8,7	15,3	16,5	5,0	2,8
	На 14-й день после резекции пилоруса	5,0	3,8	2,2	—	—
Собака № 4	Средние цифры по часам до операции	9,3	16,2	12,1	6,0	3,3
	На 15-й день после резекции пилоруса	3,3	5,0	2,9	—	—

Аналогичные изменения в секреторной деятельности малого желудка в связи с резекцией пилоруса желудка, мы наблюдали у всех наших животных и на бульон (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4
Секреция на бульон в см³

Ч а с ы		I	II	III
Собака № 1	Средние цифры по часам до операции	19,5	4,0	2,5
	На 14-й день после резекции пилоруса	4,0	1,5	0,5
Собака № 2	Средние цифры по часам до операции	21,0	5,5	1,5
	На 9-й день после резекции пилоруса	3,5	2,2	0,9
Собака № 3	Средние цифры по часам до операции	16,7	4,8	1,7
	На 10-й день после резекции пилоруса	5,4	1,9	0,5
Собака № 4	Средние цифры по часам до операции	20,7	3,4	0,7
	На 11-й день после резекции пилоруса	4,8	2,7	0,3

Что же касается опытов с алкоголем, то здесь, как правило, после удаления пилоруса на всех наших собаках мы никаких изменений в секреции не наблюдали (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Секреция на алкоголь в см³

Часы		I	II	III
Собака № 1	Средние цифры по часам до операции	9,6	4,5	2,1
	На 15-й день после резекции пилоруса	10,0	5,1	1,7
Собака № 2	Средние цифры по часам до операции	17,8	7,5	1,3
	На 14-й день после резекции пилоруса	19,2	6,5	2,0
Собака № 3	Средние цифры по часам до операции	14,3	5,2	1,5
	На 9-й день после резекции пилоруса	13,8	6,3	1,7
Собака № 4	Средние цифры по часам до операции	12,7	6,8	1,0
	На 14-й день после резекции пилоруса	12,5	6,0	1,5

Резкое уменьшение секреции, которое мы наблюдали у всех опытных собак после резекции пилоруса на все вещества (кроме алкоголя) в ранний послеоперационный период, сменялось постепенным восстановлением секреторной деятельности малого желудочка, причем такое восстановление стало проявляться начиная с 3—4-й недели после операции.

Наиболее полного восстановления секреция достигала на 3—4-м месяце после резекции пилоруса только на молоко (90—100%). Следующей по высоте восстановления являлась секреция на бульон (65—75%); восстановление же к этому времени секреторной деятельности малого желудочка на хлеб и мясо не превышало 50%.

Ход постепенного восстановления секреции на указанные вещества у всех опытных собак представлен на приводимых ниже рис. 1, 2, 3 и 4.

Изменения кислотности желудочного сока в различные периоды после операции полного удаления пилорической части желудка не представляли определенных колебаний.

Переваривающая же сила увеличивалась у всех наших опытных собак на все применявшиеся вещества, во все моменты послеоперационного периода, причем наименьшие изменения переваривающей силы мы наблюдали в желудочном соке, отделявшемся на алкоголь.

Изменения переваривающей силы желудочного сока после резекции пилоруса показаны (в средних цифрах за опыт) для каждой собаки, на табл. 6.

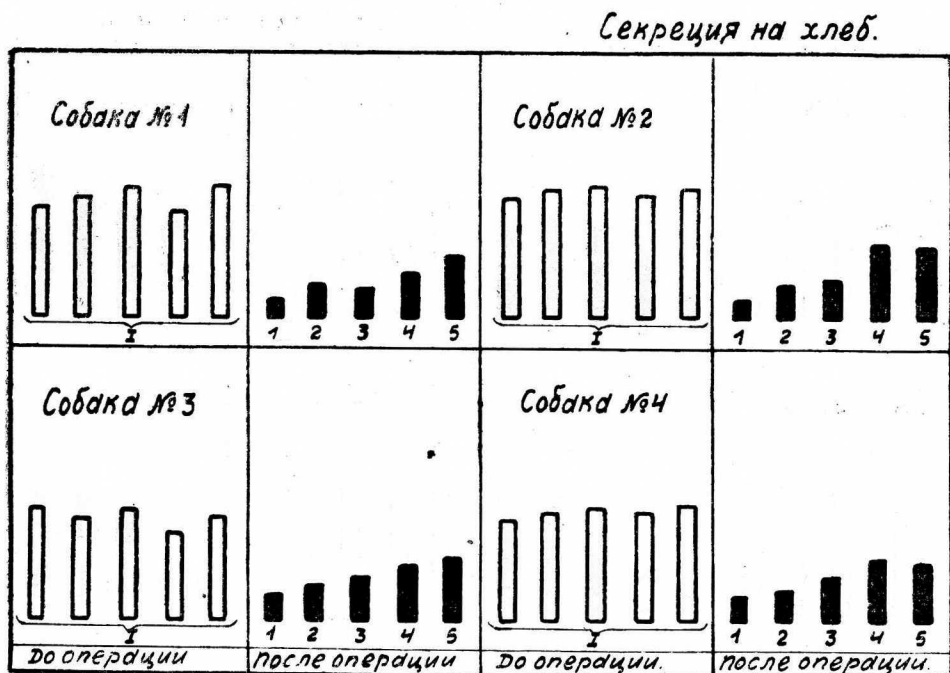


Рис. 1. Общее количество желудочного сока за весь опыт на хлеб: I — до операции; 1 — через 2 недели после экстирпации пилоруса; 2 — через 1 месяц; 3 — через 1½ месяца; 4 — через 2 месяца; 5 — через 3 месяца.

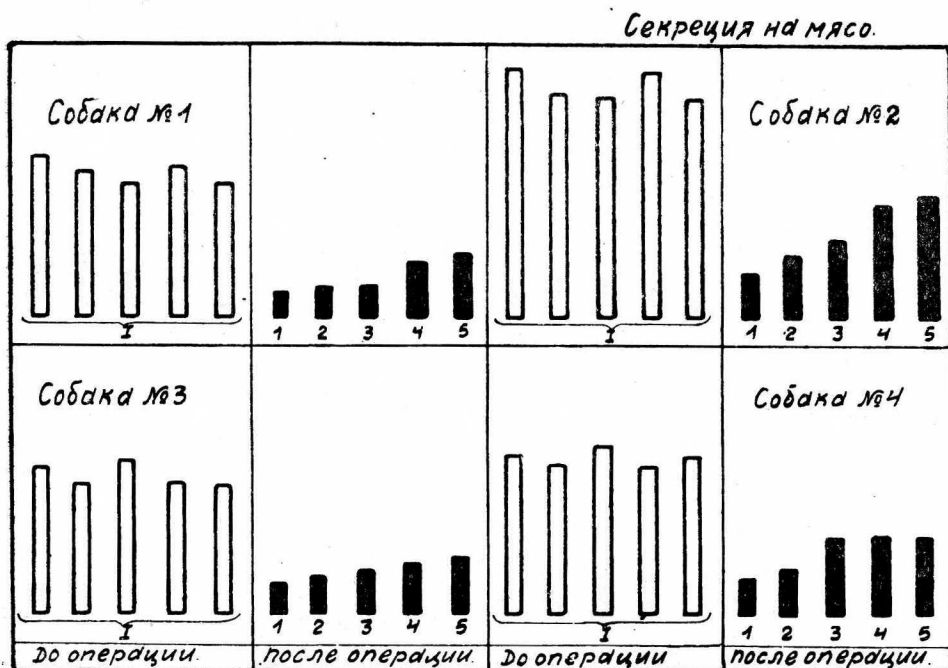


Рис. 2. Общее количество желудочного сока за весь опыт на мясо: I — до операции; 1 — через 2 недели после экстирпации пилоруса; 2 — через 3 недели; 3 — через 1 месяц; 4 — через 2 месяца; 5 — через 3 месяца.

Секреция на молоко.

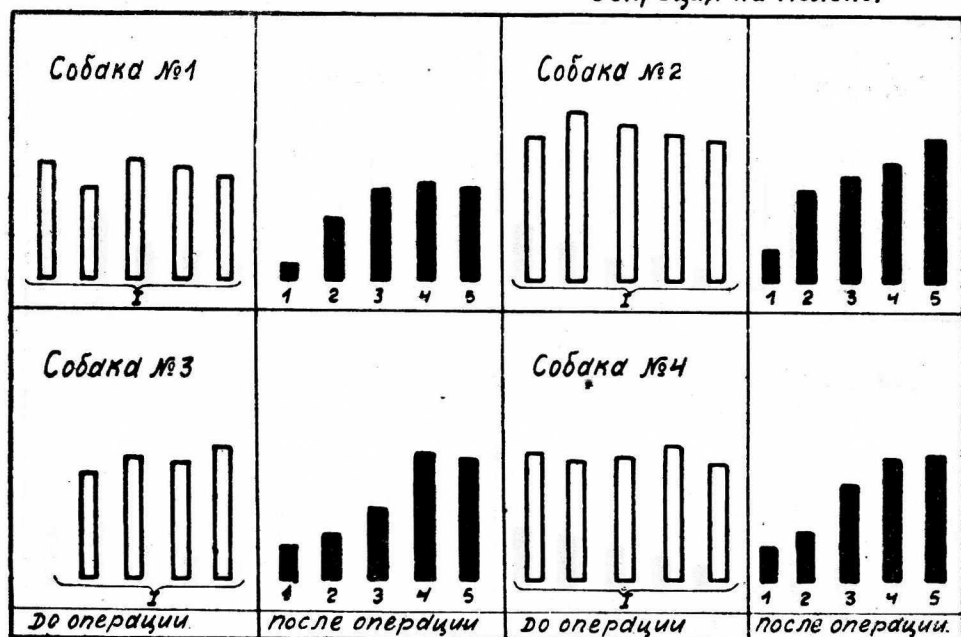


Рис. 3. Общее количество желудочного сока за весь опыт на молоко: I — до операции; 1 — через 2 недели после экстирпации пилоруса; 2 — через 3 недели; 3 — через 1 месяц; 4 — через 2 месяца; 5 — через 3 месяца.

Секреция на бульон

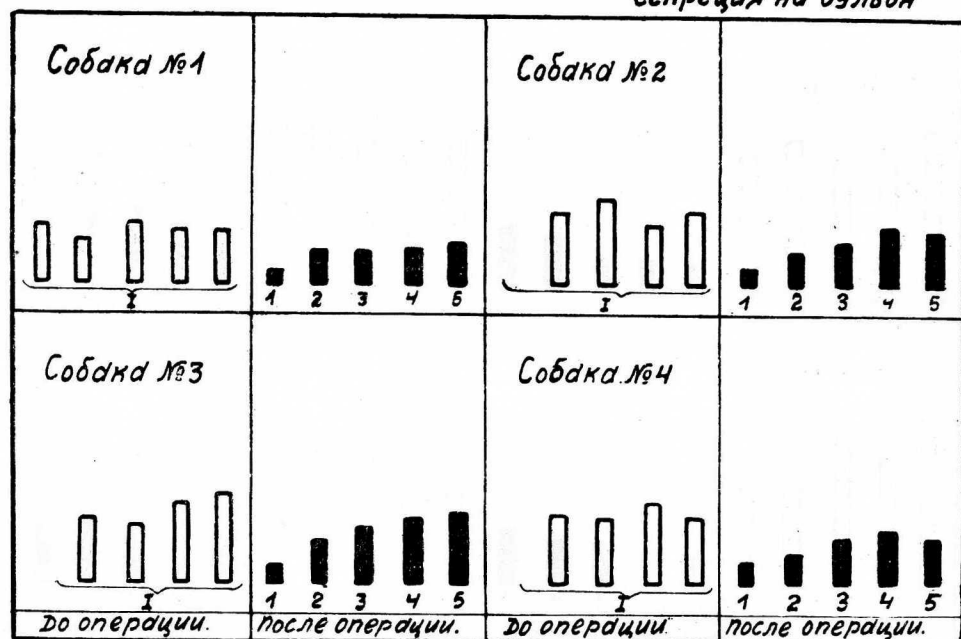


Рис. 4. Общее количество желудочного сока за весь опыт на бульон: I — до операции; 1 — через 2 недели после экстирпации пилоруса; 2 — через 3 недели; 3 — через 1 месяц; 4 — через 2 месяца; 5 — через 2½ месяца.

ТАБЛИЦА 6

Переваривающая сила желудочного сока в мм (по Метту)

Вещества		Хлеб	Мясо	Молоко	Бульон	Алкоголь
Собака № 1	До операции	7,2	5,3	4,8	3,4	2,6
	После операции	8,8	7,1	5,7	4,2	2,8
Собака № 2	До операции	7,0	4,6	4,1	3,2	2,4
	После операции	7,9	6,1	5,3	3,9	2,9
Собака № 3	До операции	8,1	6,4	5,6	3,8	3,4
	После операции	8,9	7,9	6,4	4,6	3,9
Собака № 4	До операции	7,5	6,7	6,1	3,3	2,7
	После операции	8,8	7,9	7,2	4,5	3,1

Таким образом, из приведенного опытного материала видно, что отсутствие пилоруса вызывает у собак резкое уменьшение секреции фундальных желез только в ранний послеоперационный период (в течение 2 $\frac{1}{2}$ -3 недель), а затем вступают какие-то моменты, которые вызывают постепенное восстановление работы фундальных желез. Наиболее полное восстановление секреции наблюдается (через 3-4 месяца) только на молоко, что может стоять в связи с особыми свойствами молока возбуждать желудочную секрецию за счет содержащегося в нем особого сокогонного вещества. По данным Покровского (21), вещество это при свертывании молока остается в его сыворотке, является стойким при высокой температуре и легко увлекается водой и 96° спиртом.

Резюмируя все вышеизложенное мы приходим к следующему заключению.

Прежде всего нельзя отрицать, как это делают некоторые авторы, значения pylorus для нормальной секреции желудочных желез. В наших опытах явно выступает выпадение второй фазы секреторной деятельности желудочных желез. Мы имеем два специальных указания на то, что в данном случае мы должны предполагать выпадение именно гуморального влияния: 1) то обстоятельство, что чисто химический раздражитель — алкоголь несколько не изменил своего действия после экстирпации пилоруса и 2) что именно на молоко, содержащее специальное эксцитосекреторное вещество, мы имеем наиболее полное восстановление секреции фундальных желез в поздний послеоперационный период.

Кроме того, нашими опытами впервые устанавливается, что дефект в секреции фундальных желез, наступающий после полного удаления

пилорической части желудка, не является стойким, а со временем в значительной мере компенсируется. Анализ этого компенсаторного механизма и является ближайшей задачей нашего исследования.

Поступило в редакцию
9 августа 1934 г.

ЛИТЕРАТУРА

- 1) И. П. Павлов. Лекции о работе главных пищеварительных желез. СПб. 1897. — 2) Павлов и Шумова-Симановская. Иннервация желудочных желез. Врач. № 41. 1890. — 3) Н. Я. Кетчер. Рефлекс с полости рта на желудочное отделение. Дисс. СПб. 1890. — 4) А. С. Саноцкий. Возбудители отделения желудочного сока. Дисс. СПб. 1892. — 5) В. Г. Ушаков. К вопросу о влиянии блуждающего нерва на отделение желудочного сока у собаки. Дисс. СПб. 1896. — 6) И. О. Лобасов. Отдельная работа желудка собаки. Дисс. СПб. 1896. — 7) W. M. Bayliss a. E. H. Starling. The mechanism of pancreatic secretion. — Journ. of Physiol. 1902. v. 28. — 8) Eddins. Journ. of Physiol., v. 34. 1906. — 9) И. П. Разенков. О механизме второй фазы желудочной секреции. Архив биол. наук. 1925. — 10) А. П. Соколов. К анализу отдельной работы желудка собаки. Дисс. СПб. 1904. — 11) Gross. Труды О-ва русск. врачей в СПб. 1905-1906. — 12) К. Н. Кржишковский. Новые материалы по физиологии желудочных желез собак. Дисс. СПб. 1906. — 13) Г. П. Зеленый и В. В. Савич. О механизме желудочной секреции. Труды О-ва русск. врачей в СПб. 1911-1912. — 14) В. В. Савич. Роль привратника в секреции пепсина фундальными железами. Русский физиол. журнал. 1922. — 15) Chang a. Lim. Chin. Journ. of Physiol., v. 5. 1931. — 16) Е. Н. Сперанская-Степанова. Архив биол. наук, т. 33. 1933. — 17) H. Smidt. Arch. f. Klin. Chir. 125. 1923. — 18) Janson. Klin. Wschr., № 43, S. 1991. 1931. — 19) О. Ф. Шароватова. Архив биол. наук, т. 34, вып. 1-3. 1934. — 20) М. П. Бресткин. Архив биол. наук, т. 27, вып. 4-5. 1927. — 21) Г. Н. Покровский. Русск. физиол. журнал, т. 12, вып. 4. 1929.

UEBER DIE BEDEUTUNG DES PYLORUS FÜR DIE TÄTIGKEIT DER FUNDALDRÜSEN

von A. M. Worobjew und G. B. Volborth

Aus der Verdauungsabteilung des Allukrainischen Instituts für Endokrinologie und Organotherapie in Charkow

Es ist aus dem geschilderten Material ersichtlich, dass das Fehlen des Pfortners beim Hunde eine scharfe Verminderung der Sekretion nur während der frühen Periode (2 $\frac{1}{2}$ -3 Wochen) nach der Operation hervorruft ferner beginnen Faktoren einzuwirken, welche die allmähliche Wiederherstellung der Arbeit der Fundaldrüsen bedingen. Eine besonders vollständige Wiederherstellung der Sekretion wird (nach 3-4 Stunden) nur als Reaktion auf Milch beobachtet, was mit den besonderen Eigenschaften der Milch, die Magensekretion auf Kosten der in der Milch enthaltenden safttreibenden Substanz zu erregen, im Zusammenhang steht. Nach den Angaben von Pokrowsky bleibt dieser Stoff beim Gerinnen der Milch im Milchserum zurück; er ist widerstandsfähig gegen hohe Temperatur und wird mit Wasser und 96° Alkohol leicht entfernen.

In Zusammenfassung alles oben Gesagten kommen wir zu folgenden Schlussfolgerungen: Es kann vor allem nicht in Abrede gestellt werden, wie es einige Verfasser tun, dass der Pylorus für die normale Sekretion der Magendrüsen von Bedeutung ist. In unseren Versuchen tritt der Wegfall der zweiten Phase der sekretorischen Tätigkeit der Magendrüsen deutlich hervor. Wir verfügen über zwei spezielle Hinweise darauf, dass im gegebenen Falle der Wegfall gerade der humoralen Wirkung vermutet werden kann; das ist 1) der Umstand, dass das rein chemische Reizmit-

tel — das Alkohol — seine Wirkung nach der Extirpation des Pylorus gar nicht verändert, und 2) dass wir gerade in bezug auf die Milch, welche einen speziellen excitosekretorischen Stoff enthält, die vollständige Wiederherstellung der Sekretion der Fundaldrüsen in der späten postoperativen Periode beobachten. Andererseits stellen unsere Versuche zum erstenmal fest, dass der Defekt in der Sekretion der Fundaldrüsen, welcher nach der vollständigen Entfernung des Pylorus eintritt, nicht stabil ist, sondern mit der Zeit in bedeutendem Masse kompensiert wird. Die Untersuchung dieses kompensatorischen Mechanismus ist die nächste Aufgabe unserer Untersuchung.

СУХИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ СОКИ В „ЖИВОМ“ ВИДЕ, ИХ СВОЙСТВА, СПОСОБЫ ДОБЫВАНИЯ И ЗАГОТОВЛЕНИЯ ВПРОК

В. Н. Болдырев

Pavlov Physiological Institute of the Battle Creek Sanitarium, Battle Creek, Mich., U.S.A.

Преимущество сухих соков

Недавно я сделал попытку получения всех пищеварительных соков „живыми“ в сухом виде, применяя прекрасный способ L. F. Shaskell (1). Результаты получились поразительные, как и следовало ожидать от этого способа (2).

Сущность способа состоит в высушивании замороженных соков помощью сильного воздушного насоса. Если любой сок заморозить сразу по его получении, а затем хранить стерильным на холоду, защитив от действия света и воздуха, то первоначальные свойства всякого пищеварительного сока, как показали наши опыты, должны сохраняться неопределенно долго.

Опыт хранения сухих противозаразных сывороток показал также, что они не теряют своих лечебных свойств при многолетнем умелом хранении.

Преимущества хранения соков в сухом виде очевидны и многообразны.

1) Всякий работавший с поджелудочным соком знает, как быстро сок портится в тепле от самопереваривания и микробов. При этом не только утрачиваются его ферменты, но в нем, как показали наши опыты, при распаде белка возникают новые вещества, весьма ядовитые. Часто поэтому поджелудочный сок при недосуге выбрасывался без должного исследования. Теперь это может быть устранено, так как сухой сок можно исследовать позже, когда угодно, с таким же успехом, как и свежий.

2) Даже сравнительно стойкий желудочный сок, при этом совершенно стерильный, если его хранить не замороженным (последнее почти невыполнимо для срока более года), постепенно слабеет; количество фермента (переваривающего — свертывающего белки) уменьшается от самопереваривания (акад. И. П. Павлов). Другие же пищеварительные соки портятся при таких условиях очень скоро. Все эти недостатки устраняются при хранении соков в сухом виде.

3) Такие соки, как желудочный и слюна, содержат в себе часто свыше 99-99,5% воды. Из-за этого они занимают слишком много места, требуют много посуды для хранения и легко портятся в тепле. Правда, желудочный сок, благодаря своей кислоте, противостоит вредному действию микробов, но зато он легко загрязняется, и его фермент разрушается различными плесеньями, не боящимися кислот. Если взять для примера желудочный сок, то 1,0 г его фермента в натуральном соке занимает объем (и имеет вес), равный объему 200 г воды. И это в сильно переваривающем, богатом ферментом соке.

В случае пересылки натурального сока требуется много хрупкой посуды, особой упаковки и вообще не мало непроизводительной работы. Пересылка же соков в сухом виде легка, проста и дешева.

Благодаря этому станет возможным более широкое применение пищеварительных соков в медицинской практике и, быть может, в промышленности.

Легкий и дешевый способ перевода соков в сухое состояние поведет к тому, что соки не будут выбрасываться, а смогут быть сохранены впрок и транспортироваться по мере надобности.

4) Станут возможны и просты такие исследования, которые раньше были вовсе не выполнимы или трудно осуществимы из-за трудности и даже невозможности иметь в течение долгого времени натуральный сок с совершенно неизменной ферментной силой и в стерильном состоянии.

Моя работа с поджелудочным соком, применяемым с лечебной целью, стала возможна только благодаря высушиванию поджелудочного сока нижеуказанным образом (3).

Свойства сухих соков

Все высушенные соки — слюна, желудочный, поджелудочный, желчь и щелочная дуоденальная жидкость, взятые у людей и собак натошак, очень быстро, почти мгновенно, растворяются в воде (желудочный сок в 0,5% водном растворе соляной кислоты). Растворение происходит нацело, без всякого остатка. Мною были исследованы: человеческая смешанная слюна, человеческий дуоденальный сок и собачьи желудочный и поджелудочный соки.

Испытывались обычными лабораторными способами все ферменты этих соков в свежем виде и после полного их высушивания. Оказалось, что последнее нисколько не ослабляет ни одного из ферментов. Я не имел теперь в своем распоряжении кишечного сока, но прежде сравнивал количество киназы в свежем и высушенном кишечном соке, — разницы не оказалось. Точно также я исследовал активирующее действие свежей и сухой желчи на поджелудочный сок; никакой разницы не получилось.

Приведу данные, относящиеся к пепсинному и сычужному действию желудочного сока собаки, полученного под влиянием подкожного впрыскивания инсулина.

Меттовская проба на пепсин дала в обоих случаях, т. е. до и после высушивания сока — 4,0 см.

Свертывание молока (1,0 см³ сока и 5 см³ молока при температуре тела) в обоих случаях произошло в 30 секунд. Такие сравнительные опыты производились много раз с желудочным соком двух собак и нескольких людей и результаты были всегда одинаковы.

То же получилось при исследовании всех вышеназванных свежих и сухих соков со всеми ферментами; не привожу этих цифр здесь, ибо они все были всегда совершенно одинаковы.

Два слова о цвете сухих соков:

Сухие слюна, желудочный и поджелудочный соки почти белого цвета с соломенно-желтоватым оттенком; сухая желудочная слизь только чуть желтее; сухая пузырная желчь имеет бурый цвет, а содержимое duodeni (натошак при щелочной реакции), полученное из клиники от человека и, видимо, не сразу там замороженное, было желтого цвета с зеленоватым отливом.

Все сухие соки в высокой степени гигроскопичны, как и вообще белковые вещества. При стоянии в открытом виде в амбулатории они быстро притягивают влагу из воздуха и оттого сильно прибывают в весе, что нужно твердо помнить во избежание порчи соков и разных ошибок.

Плохо высушенные или позже отсыревшие соки легко портятся, и количество ферментов в них быстро и резко падает.

Способы добывания соков

а) С л ю н а

Если желательно иметь смешанную человеческую слюну, то всего лучше просто плевать (после тщательной очистки рта) в воронку с плоским фильтром. Жевание резины, так сильно распространенное в Америке и применяющееся кое-кем для соби-

рания слюны, не вполне пригодно, так как частицы резины загрязняют получаемую жидкость.

Фильтруется слюна в стеклянный приемник (в прозрачном сосуде удобнее наблюдать соки во время сушки их в эксикаторе, что очень важно), охлаждаемый так наз. „сухим льдом“ (dry ice), т. е. замороженной углекислотой. Т° испарения твердой углекислоты равна около -80°C , поэтому слюна сразу замерзает и охлаждается в зависимости от условий опыта на несколько десятков градусов C° ниже 0. Собирать слюну нужно в стерильный сосуд, в котором она будет высушиваться.

Если возможно, ее следует до замораживания профильтровать через стерильный глиняный фильтр (Шамберлен-Пастера или Беркефельда), чтобы очистить от множества микробов. В крайнем случае, при невозможности такой фильтрации можно избавиться от избытка микробов и других посторонних частиц путем стерильного центрифугирования слюны.

Для получения слюны из отдельных желез следует применять у животных слюнные фистулы Павлова-Глинского, а у людей (для *gl. parotis*) прибор K. S. Lashley (4).

При стерильном собирании слюны из фистул она почти не содержит микробов и не нуждается в очищении через глиняный фильтр.

б) Желудочный сок

Академик И. П. Павлов предложил отличный способ получения желудочного сока в больших количествах, чистом виде и с богатым содержанием ферментов.

Как известно, этот способ требует сочетания двух операций: желудочной фистулы и эзофаготомии. Добывается сок при „мнимом кормлении“ оперированного таким образом животного. Но такая собака требует особого надзора и ухода, что возможно далеко не во всех лабораториях.

Fremon't предложил метод с выделением всего желудка для добывания желудочного сока. Сок, получаемый по Fremon't, хуже Павловского в том отношении, что содержит меньше ферментов, и лучше тем, что вполне безопасен от загрязнения яйцами глист из кишки; последнее возможно при добывании сока из целого желудка по Павлову. И хотя Павловский „натуральный желудочный сок“ фильтруется через глиняный фильтр, что освобождает его от яиц глист, но такая фильтрация уменьшает количество фермента в соке, ослабляет его.

Еще в 1920 г. в Японии я описал новый и простой способ операции изолированного желудочка (5), дающий большие количества сока в совершенно чистом виде.

На русском языке этот способ прекрасно изложен профессором А. Ф. Пономаревым (6). Операция очень проста и легка даже для молодого, неопытного хирурга, приближаясь по своей технике и легкости к операции гастро-энтеростомоза.

Указанные выше недостатки: ограничение получения больших количеств сока немногими лабораториями и опасность загрязнения сока, требующего поэтому фильтрации, в свою очередь уменьшающей ферментную его силу, — легко устраняются высушиванием сока, допускающим предварительную фильтрацию без ущерба для ферментной его силы: стоит только к сухому соку при его употреблении прибавить настолько меньше кислоты, насколько он был ослаблен фильтрованием. Благодаря такому приему мы можем при желании иметь соки даже во много раз более богатые ферментом и более сильные, чем был натуральный сок до фильтрации.

Центрифугирование желудочного сока, пропущенного через бумажный фильтр и охлажденного так, чтобы фермент его сполна выпал в осадок, очень полезно: можно брать для сушки лишь малый объем жидкости с осадком, что сильно ускоряет дело.

в) Поджелудочный сок

Для наших целей следует брать главным образом зимогенный поджелудочный сок. Только тогда можно ручаться, что он ничем не будет отличаться от свежего: в нем не убавится количества ферментов, и он не подвергнется загрязнению вследствие развивающихся в нем при самопереваривании и действии микробов различных ядовитых продуктов распада белка.

Для добывания сока рекомендую недавно с успехом примененный мной, упрощенный способ операции постоянной поджелудочной фистулы.

Делается она в сущности по старому классическому методу Claude Bernard с малым, но важным добавлением: при ввязывании канюли применяется принцип Rous

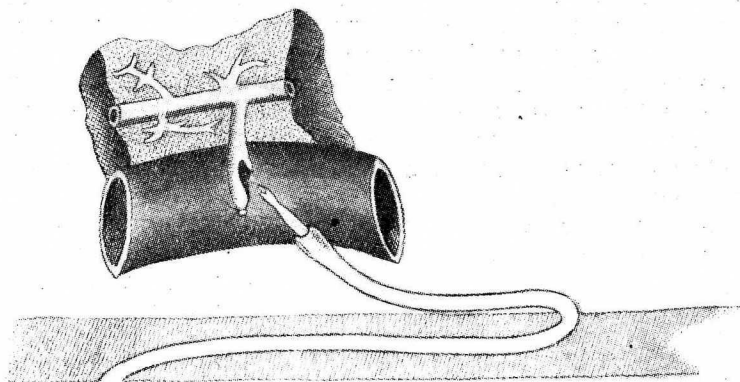


Рис. 1. Ход резиновой трубки внутри брюха и в толще брюшной стенки. Вид сбоку. Собака стоит. О — конец резиновой трубки над кожей; а — поджелудочный проток, косо подрезанный для введения канюли. У кишки проток перевязан.

and Mc Master (7). Эти авторы ввели его при операции на d. choledochus для добывания стерильной желчи. Они ввязывали канюлю в желчный проток и на конец ее надевали длинную, около 28 см мягкую резиновую трубку, целиком помещающуюся в брюшной полости. Ее конец они соединяли посредством стеклянной трубки с трубкой из более твердой резины. Последняя прободала брюшную стенку и находилась значительной своей частью под кожей. Ее конец выходил наружу и был закрыт антисептической повязкой, за целостью которой тщательно следили все время. Так как микробы не проникали под повязку и потому не имели доступа к месту, где была ввязана в проток канюля, то она и не вываливалась из него; лигатура удерживала канюлю на месте неопределенно долгое время.

Авторы показали мне трех таких собак, оперированных ими четыре месяца назад. Животные находились в прекрасном состоянии.

Мы оперировали недавно трех собак по этому методу.

Операция производится так: в главный поджелудочный проток ввязывается стеклянная канюля; далее идет применение приема Rous а. Mc Master. На конец канюли надета мягкая резиновая трубка, длиной около 45 см, одна половина которой помещается внутри брюха собаки, а вторая наружная — под кожей (рис. 1 и 2). Конец резиновой трубки приходится почти на уровне кожи и выводится через особое малое отверстие. Для этого следует применять особый инструмент (вроде шила), сделанный из толстой проволоки, заостренной на конце; около острия находится нарезка. Толщина инструмента равна толщине резиновой трубки. Следует обходиться возможно меньшим числом проколов кожи, чтобы легче избежать на-

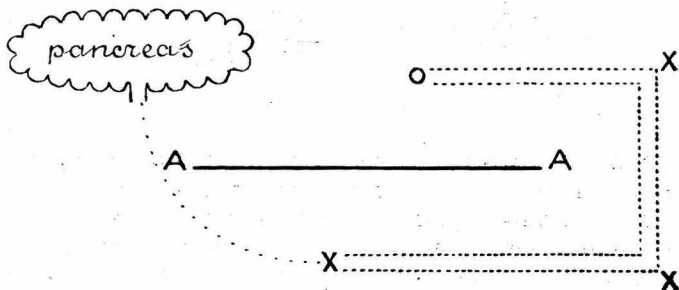


Рис. 2. Ход фистульной резиновой трубки.

Вид сверху. Собака лежит на спине. От поджелудочного протока (а) одиночным пунктиром указано положение трубки внутри брюха собаки, а двойным — под кожей. Три Х означают места проколов кожи. О — конец резиновой трубки над кожей. А — А операционная рана.

тноения. Проколов кожу, конец инструмента надевают на нарезку, привязывают к ней резиновую трубку, продергивают ее сквозь сделанный под кожей ход и снимают с инструмента.

Вне опыта наружное отверстие резиновой трубки затыкается наглухо, и сок вовсе не течет из фистулы. Когда нужно, отверстие фистулы открывается, и сок обильно льется наружу.

Я считаю таким образом, что найден простой и безопасный для животных способ приготовления постоянной поджелудочной фистулы и горячо рекомендую его молодым физиологам.

Без всякой возни, сразу после операции получается чистый зимогенный поджелудочный сок; нет ни малейшего разъедания операционной раны соком, и такая собака может служить долгие годы. Для защиты фистулы первое время после операции нужно надевать на собаку жилет (рис. 3).

Известно, что собаки с постоянными поджелудочными фистулами по Heidenhain — Павлову относительно довольно скоро погибают

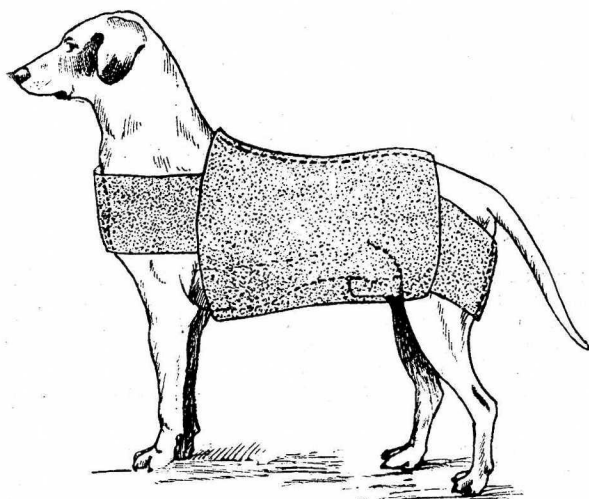


Рис. 3. Собака в жилете.

вследствие хронической потери поджелудочного сока. Не вдаваясь в рассмотрение причин болезни и гибели подобных собак (акад. И. П. Павлов объяснял это потерей щелочей, я же — потерей ферментов), скажу лишь здесь, что за всю мою лабораторную деятельность мне удалось видеть только несколько животных, каждое из которых жило более трех лет без видимых отклонений от нормы, сохраняя совершенно здоровый вид. У них всех случайно вышло так, что сок не тек наружу сам

собой, а только по введении трубочки в кожное отверстие фистулы. Вне опыта сок, благодаря анастомозу главного поджелудочного протока с малым, уходил в кишку через этот последний и не терялся собакой. Далее мы знаем, что многие собаки погибают очень скоро (через несколько недель и раньше) после операции постоянной поджелудочной фистулы, если у них развивается гиперсекреция поджелудочного сока.

Оперируя по описанному здесь упрощенному способу, мы всегда можем легко закупорить резиновый конец поджелудочной фистулы и тем сберечь животное от истощения и смерти.

г) Желчь

В отличие от других пищеварительных соков желчь лучше брать не от фистульных животных, а прямо из желчного пузыря на бойне, при вивисекциях или операциях. У живого животного под местной анестезией можно брать желчь прямо из пузыря, вкалывая в него длинную иглу шприца, но для этого нужны особые навыки и ловкость. В таком случае мы имеем три больших преимущества: 1) фистульная желчь всегда содержит много микробов, а в нормальном пузыре она стерильна; 2) желчь из здорового пузыря во много раз богаче плотными веществами, чем фистульная; недавно мы

получили от собаки из пузыря желчь, содержащую более 20% плотного остатка; 3) пузырная желчь от здоровых животных совершенно нормальна, чего нельзя сказать про фистульную.

д) Кишечный сок

Добывание кишечного сока, богатого ферментами и в больших количествах, теперь не представляет затруднений (8), стоит лишь наложить собаке фистулу по Тири-Велля в двенадцатиперстной кишке и собирать вне пищеварения сок, вытекающий из обоих отверстий фистулы; этим способом мы получаем все кишечные ферменты в большом количестве, и за несколько часов можем собрать от крупной молодой собаки десятки кубических сантиметров сока. Но имеется один недостаток — сильное загрязнение сока разными микробами.

Прежде примесь микробов считалась неустранимой, с ней мирились и старались обезвредить их путем прибавки к кишечному соку разных ядов (сулемы, тимола, хлороформа, толуола и пр.). Конечно, все такие вещества тормозят работу не только микробов, но и ферментов. Если же кишечный сок кипятить для уничтожения микробов, ферменты его тоже разрушаются; если его фильтровать через фарфор (Chamberlain) — сок получится стерильный, но слабый, так как много ферментов абсорбируется внутри стенок пористого фильтра и останется там.

Ныне, с употреблением сухих соков, ослабление сока при фильтровании отпадает. Стоит только для растворения сухого сока взять соответственно меньше воды. Нужно его количество легко определить, исследуя, например, удельный вес сока до и после его фильтрации через фарфор.

Кишечный сок отличается от других пищеварительных соков тем, что его фермент киназа не разрушается (нет самопереваривания) при нагревании до 50° С (Н. П. Шеповальников, 9). Поэтому, уже давно, заготовляя такой сок для активирования зимогенного поджелудочного сока, я высушивал его в аппарате С. К. Дзержговского при Т° около 40° С. Такой кишечный сок, не теряя своей силы, служил мне в Казани ровно 6 лет, и его количества, заключавшегося в обычной пробирке, хватало не только на нужды моей лаборатории (фармакологической), но также физиологической и биохимической.

Дуоденальный сок, взятый натошак

(Смесь поджелудочного и кишечного соков с желчью)

Дуоденальный сок, содержащий в себе до 90% поджелудочного, нужно замораживать особенно быстро (не теряя даже лишних секунд), так как его ферменты активированы в высшей степени, и поэтому очень скоро происходит самопереваривание сока и его загрязнение образующимися при этом ядовитыми веществами.

Многие считают, что чистый дуоденальный сок, взятый натошак, почти не содержит в себе микробов. Однако они очень быстро развиваются в нем и портят сок, а потому его всегда необходимо фильтровать через стерильный, охлажденный почти до 0° С, глиняный фильтр. Фильтрат следует немедленно замораживать.

Для получения дуоденального сока от животных пользуются обычными кишечными фистулами в области duodeni. У людей же этот сок берут помощью дуоденального зонда.

В обоих случаях следует собирать „периодический“ сок, как наиболее богатый ферментами. У людей ради сокращения времени добывания сока можно применять и способ Meltzer (введение в желудок 50 см³ насыщенного водного раствора MgSO₄). Нужно помнить, что повторные извлечения поджелудочного сока, особенно в больших количествах или часто применяемые, очень вредны, как показали наши опыты на собаках. При этом развивается стойкий лейкоцитоз, падает свертываемость крови и резко повышается процент сахара в крови.

Желудочно-кишечная слизь

В Америке сейчас настойчиво пробуют лечить круглые язвы пищеварительных путей желудочной слизью, чтобы защитить их от действия ферментов. Одна известная лекарственная фабрика дала нам

образец своей „чистой“ желудочной слизи. В ней я открыл почти все пищеварительные ферменты в избытке; так, молоко свертывалось ею почти мгновенно, даже при нейтральной реакции. Поэтому привожу здесь кратко описание приемов получения настоящей слизи.

Желудочную слизь всего лучше получить у собак путем подкожного введения инсулина одновременно с добыванием желудочного сока. Собаке весом в 16—24 кг достаточно ввести 2—4 единицы инсулина (Ефрем Болдырев, 10).

Иногда инсулин вызывает такую гиперемию слизистых оболочек желудка и кишки, что к сокам примешивается кровь. Желудочный сок начинает течь минут через 50 после впрыскивания инсулина, а минут за 10 до того отделяется в избытке чистейшая желудочная слизь белого цвета. Не раз удавалось собрать от одной собаки до 20 см³ и больше.

С началом желудочной секреции отделение слизи резко падает. Для получения кишечной слизи нужно собирать кишечный сок из Тири-Веллевской фистулы натошак без всякого раздражения слизистой оболочки кишки. Особенно обильно она выделяется в нижнем отделе тонкой кишки. Она выходит наружу вместе с соком и отделяется от него помощью центрифугирования. Цвет ее желтоватый. И желудочная, и кишечная слизь замораживается и высушивается так же, как и пищеварительные соки. По виду сухая желудочная слизь мало отличается от соков. Инсулин вызывает, как показали наши опыты, длительные и бурные сокращения желудка и кишек. Он вызывает кроме желудочного отделения и всех других пищеварительных соков. По окончании их собирания нужно скорее накормить собаку крахмалистой пищей или лучше влить ей в желудок 200 см³ 10% раствора виноградного сахара для предотвращения судорог и даже возможной смерти ее от чрезмерного понижения сахара в крови. Опыты с инсулином можно делать повторно, но лучше с промежутком в 2-3 дня.

Способы получения „сухого“ сока

Любой пищеварительный сок собирается в сосуд, охлаждаемый твердой углекислотой („сухой лед“), где сразу и замерзает. Куска „сухого льда“ весом в 400 г хватает на несколько часов. Нужно, чтобы такой лед плотно прилегал к охлаждаемому сосуду на большой поверхности; для этого он размельчается (он очень тверд); будучи размельчен, он испаряется гораздо быстрее. Не следует прикасаться к нему голыми руками во избежание вредных последствий. Если его поместить в запертый сосуд, может произойти опасный взрыв. Заключенный в неплотно закрытый термос, чтобы дать выход непрерывно улетающему углекислому газу, „сухой лед“ сохраняется много дольше. Там, где „сухого льда“ нет, можно употреблять другие охладители, например, смесь обыкновенного льда или снега с поваренной или иной подходящей солью.

Для сушки, любое количество сильно замороженного сока (я брал не больше 100 см³ в один сосуд) помещается в стерильных стаканах или фарфоровой чашке в стерильный эксикатор. Диаметр последнего не должен превышать 15 см. Если пользоваться большим эксикатором, крышка его может быть раздавлена атмосферой при давлении внутри прибора, близком к нулю (Shackell, 1).

Из эксикатора помощью сильной тяги (всего лучше ртутный воздушный насос) выкачивается воздух и водяные пары. Давление в нем не должно превышать 3 мм ртутн., а t° должна быть не выше 0°С. Если нужно, эксикатор снаружи охлаждается. Если нет сильного насоса, можно употребить несколько насосов, соединив их в цепь (последовательно, а не параллельно).

Если соки охлаждены много ниже 0°С (t° испарения твердой углекислоты — 80°С), то при давлении внутри эксикатора, близком к 0, нагревания замороженного сока почти не происходит и он не тает даже без охлаждения эксикатора снаружи.

Высушивание сока следует вести без его оттаивания. Высушивание идет снаружи, и на месте улетучившегося льда образуется тон-

кая, сначала почти невидимая, пленка сухого сока (при работе с желудочным соком и слюной).

После полного высушивания 100 см³ желудочного сока или слюны, в стакане на дне его мы находим слой сухого порошка всего в $1\frac{1}{2}$ —1 мм толщиной. При сушке более богатых плотным веществом кишечного и поджелудочного соков, а также желчи, слой сухого остатка будет толще, но процесс сушки останется без перемены, так как все сухие соки очень пористы. В зависимости от количества сока и условий опыта сушка отнимает от 5—10 до 50 часов. Можно высушивать соки сразу в нескольких сосудах в одном эксикаторе.

Высушенные соки всего лучше немедленно переводить в стерильные пробирки и запаивать или плотно закрывать. Хранить их следует в сухом, прохладном месте, где нет пыли.

Высушивание идет много быстрее, если в эксикаторе помещены H_2SO_4 , P_2O_5 или другой хороший поглотитель водяных паров. Но можно вести дело и без них. Предостерегаю от пользования $CaCl_2$ или $BaCl_2$ и другими, содержащими хлор, высушивателями, так как освобождающийся хлор поглощается сухим соком и разрушает его ферменты. Твердые частицы упомянутых и других высушивателей (едкого калия, едкого натрия и пр.) также легко отделяются при быстром выкачивании воздуха из эксикатора, могут попадать на высушиваемое вещество в виде пыли (если оно незащищено сверху) и портить его. Крышка эксикатора должна быть хорошо притерта, и нужно тщательно смазывать все притертые поверхности на ней и кране. Shackell (1) рекомендует такую мазь: „5 частей по весу продажного вазелина и три части обыкновенного парафина; все это должно быть расплавлено и тщательно смешано на пламени“.

Резиновые соединения должны быть возможно короче во избежание присасывания в прибор наружного воздуха, ибо при давлении в эксикаторе, близком к 0°, окружающий воздух может проникать в него сквозь стенку резиновой трубки. В местах, где эта трубка надета на конец прибора, она должна быть туго привязана проволокой. Лучше употреблять специальную газонепроницаемую „вакуумную“ резиновую трубку, имеющую тонкий просвет и толстую стенку.

Если такой трубки нет под руками, простую толстостенную резиновую трубку следует сделать непроницаемой для воздуха путем кипячения ее в течение часа в растительном масле (например конопляном), как это делал И. М. Сеченов при своих работах с газами.

Там, где нельзя достать „сухого льда“, можно собирать соки в охлажденные винный спирт или чистый глицерин.

Соки должны составлять не более 20—30% (по объему) спирта или глицерина. После тщательного смешивания в спирте ферменты выпадают в осадок, отделяются центрифугированием и высушиваются, как выше указано. В глицерине же они растворяются, и вода из него удаляется выкачиванием ее паров в вакуум на холоду (около 0°С). После того в этот глицерин можно опять собирать тот же самый сок несколько раз, насколько позволит его все увеличивающаяся с каждым разом вязкость. Собираение сока в глицерин впервые я видел у Е. А. Ганике. В случае загрязнения сухих соков микробами может произойти их порча: несколько образцов желудочного сока от собак и людей при сушке вместо белого цвета стали черными и превратились в мазь.

Дальнейшие наблюдения показали, что указанная порча сухих соков вызывается какими-то микробами. Ближайшая их природа нами пока не определена.

З а к л ю ч е н и е

Все пищеварительные соки, надлежащим образом и умело высушенные и совершенно обезвреженные, сохраняют свои ферменты неослабевающими неопределенно долгое время. Если же они не досушены или отсырели потом, то их ферменты могут быстро разрушиться. В „сухом“ соке, повидимому, сохраняются без всякого изменения не только ферменты, но и вообще все составные части соков.

Однако все это имеет место только при правильном хранении. Способ сушки соков и условия их надежного хранения изложены в тексте. Сухие соки могут быть чрезвычайно полезны в деле изучения пищеварения, обмена веществ и т. д.; они могут быть использованы и как лекарственные вещества. Отсюда совершенно понятна необходимость умелого получения и* стойкого консервирования пищеварительных соков.

Поступило в редакцию
8 июня 1934 г.

ЛИТЕРАТУРА

1) L. E. Shackell. Am. J. of Physiology, vol. 24, 325, 1909. — 2) W. N. Boldyreff. Proceedings of the Am. Physiol. Soc. 46 Annual Meeting. New Jorc, N. Y. March 29, 1914. — 3) W. N. Boldyreff. Proceedings of 37 Ann. Meeting of Am. Gastro-Enterological Association at Atlantic citi, N. J. April 30, 1934. — 4) K. S. Lashley. J. of Exper. Psychol. 1, 461, 1919. — 5) W. N. Boldyreff. A simplified isolated stomach. Bull. of Battle Creek San. and Hospital clin. Vol. XX, p. 77, May, 1925, and Ergebnisse d. Physiologie. Asher. Jub. Vol. 1925. — 6) А. Ф. Пономарев. Упрощенный способ образования изолированного желудка по Болдыреву. Архив Омского медицинского института. Книга 1, стр. 3—8, 1931 г. Омск. — 7) P. Rous and Ph. D. Mc Master. J. of Exper. Med. 37, № 1, 11—19, Jan. 1, 1923. — 8) W. N. Boldyreff. Die Methode zur Darstellung eines reinen natürlichen fermentreichen Darmsaftes. Fermentforschung, B. IX. 1927. То же кратко в Русск. врач. № 6, 1910, и Zentralblatt d. Physiologie, B. 24. — 9) Н. П. Шеповальников. Физиология кишечного сока. Дисс. СПб., 1899. — 10) E. Boldyreff a. F. Stewart. A. Study of Gastric Secretion Cauced by insulin. Journ. of Pharm. and Exper. Ther., 46, 419, 1932.

THE DRY DIGESTIVE JUICES IN THEIR „VITAL“ STATE, THEIR NATURE, MEANS OF THEIR PRODUCTION AND PRESERVATION

By V. N. Boldyreff

Pavlov Physiological Institute of the Battle Creek Sanitarium, Battle Creek, Mich., USA

All digestive juices properly and correctly dried, completely dehydrated keep their ferments intact for an indefinite period. Should they not have been properly dried or should they grow damp at a later stage the ferments cannot desintegrate quickly. Apparently, not only the ferments, but the components and the properties of the juices in general, remain unchanged.

All the above, however, takes place only on condition of proper storage. The method of drying the juices and the conditions of their proper storage are described in the present paper.

Dry juices can be very useful when studying digestion, metabolism, humoral physiology etc.; they can also be ut.lised as drugs.

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ЧАСТОТОЙ РАЗДРАЖЕНИЯ И ВЕЛИЧИНОЙ СЕКРЕЦИИ ПОДЧЕЛЮСТНОЙ СЛЮННОЙ ЖЕЛЕЗЫ

П. С. Купалов и Г. В. Скипин

Из физиологической лаборатории 1-го Ленинградского медицинского института
(зав. — проф. П. С. Купалов)

Несмотря на то, что изучению деятельности подчелюстной слюнной железы посвящено большое число работ, вопрос о соотношении между ритмом раздражений и величиной секреции остался неразработанным. Нам известна лишь работа Н. Е. Введенского, который, изучая явления *optimum* и *pessimum*, нашел, что оптимальной частотой раздражения для *p. chordae tympani* является около 40 раздражений в секунду. Между тем установление зависимости между величиной секреции и частотой ритма представляет большой интерес. Аналогичные работы в области физиологии мышцы привели к пониманию генезиса тетануса и позволили уяснить некоторые основные свойства живых тканей. Не подлежит сомнению, что и понимание механизма секреторного процесса будет пополнено, если будут установлены закономерности, существующие между частотой применяемых раздражений и секреторной реакцией железы.

При исследовании секреторных органов встречается затруднение со стороны методики. Секреторный процесс, как мы его обычно наблюдаем, представляет собой явление непрерывное. Поэтому здесь необходима очень тонкая регистрация изменений скорости секреции. Методы же, которые применялись для записи хода секреции, являются грубыми. В последнее время Holzlöhner видоизменил немного методику, предложенную Anrep, Cruickshank, Downing и Subba-Rao, и применил для записи слюноотделения струнный гальванометр, что является большим шагом вперед.

Методика и результаты опытов

В своей предыдущей работе мы с успехом использовали обычный метод регистрации слюноотделения, следуя за движением столбика жидкости в стеклянной трубке, соединенной с протоком железы. В дополнение к этому мы имели кимограф с укрепленными к нему часами Жаке и электромагнитным отметчиком. При помощи ключа, введенного в цепь отметчика, мы могли, замыкая коротким нажимом ток, регистрировать каждое деление шкалы, следуя глазом за движением столбика жидкости. На основании полученных таким путем данных можно было строить кривые секреции. Этот же метод мы использовали и в настоящей работе. Беря стеклянную трубку небольшого диаметра, мы имели одно деление шкалы равным $0,00125 \text{ см}^3$ слюны, что дает вполне достаточную точность.

Опыты были произведены нами на собаках, частью с применением хлоралозового наркоза, частью на дцесербрированных животных. Производилась обычная препаровка нерва и протока подчелюстной слюнной железы. Блуждающий и симпатический нервы одноименной стороны перерезались на шее. Для раздражения *p. chordae tympani* применялись размыкательные индукционные удары различной частоты. Индукционная

катушка фирмы Циммерман имела 5000 витков вторичной обмотки. Источником тока служил аккумулятор напряжением в 2 вольта. Нерв заключался в погружные электроды Людвига, причем всегда покрывался кусочком ваты, смоченной в Рингер-Локковском растворе. Сила раздражающего тока бралась сантиметра на 2 выше порога, причем в течение опыта сила тока обычно не менялась, а также не производилось и перемещения электродов. Остановившись на определенной силе тока, мы затем испытывали раздражения различной частоты, применяя раздражение с данной частотой в течение нескольких минут. Для определения величины секреции в ответ на раздражение мы брали ту скорость секреции, которая устанавливалась на более или менее постоянных цифрах после начального периода ускорения.

Нами было поставлено 14 опытов. Все они дали согласные результаты, благодаря чему дальнейшее увеличение их числа не представляло интереса.

Основные данные, полученные нами, следующие.

Скорость секреции при постоянной силе раздражающего тока является наибольшей при ритмах от 10 до 30 индукционных ударов

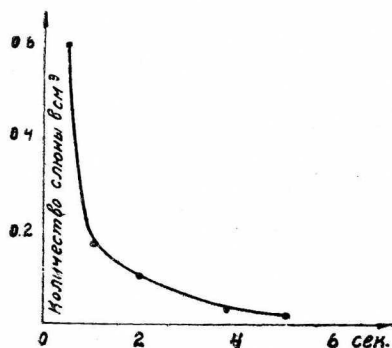


Рис. 1. Опыт 9. 15 марта 1931 г. Собака с перерез. пищевода и хронической фистулой желудка. Децеребрация. Правая подчелюстная железа. Перерезка на шее правого блуждающего и симпатического нервов. Расстояние катушек 16 см. По оси абсцисс — интервалы между раздражениями в секундах, по оси ординат — количество слюны в кубических сантиметрах в минуту.

в секунду. Оптимальная частота не является одной и той же в различных опытах. Некоторые данные дают основание считать, что существует зависимость между оптимальной частотой раздражения и силой раздражающего тока; однако в данной работе мы этого вопроса специально не изучали.

Если от оптимальной частоты идти как в сторону уменьшения числа раздражений в единицу времени, так и в сторону увеличения, то скорость секреции уменьшается. Что касается частых ритмов, то дело идет о феномене „res-sipit частоты“, хорошо изученном школой Введенского, и мы на этом подробно не останавливались. Нас преимущественно интересовали два вопроса. Во-первых, определение закономерности, существующей между величиной секреции и частотой ритма более редкого, нежели оптимальный. Во-вторых, установление предела для редких раздражений, т. е. того максимального ин-

тервала времени между отдельными раздражениями, при котором еще возможна секреция, другими словами, — определение предела суммационной способности нервно-железистого прибора.

Если идти от частых ритмов к редким, то количество слюноотделения в единицу времени, т. е. скорость секреции, начинает убывать сначала очень быстро, а затем медленно. Секреция прекращается иногда уже при интервалах между раздражениями в 3 секунды, обычно же это имеет место при интервалах в 5—7 секунд. В двух опытах мы имели отчетливую, хотя и небольшую по величине, секрецию и при интервалах в 15 секунд. Цифры в обоих опытах были получены настолько одинаковые, что их можно объединить на одной кривой (рис. 2). В одном из этих опытов имелось децереброванное животное, в другом был применен хлоралозовый наркоз.

Скрытый период при ритмах близких к оптимальным равен 3—5 секундам. При более редких ритмах скрытый период возрастает и может доходить до $2\frac{1}{2}$ минут. Таким образом, всегда необходимо

воздействовать несколькими следующими друг за другом раздражениями для получения секреторного эффекта. Этот факт для слюнной железы в последнее время был подчеркнут Chauchard в лаборатории Lapicque.

На рис. 1 и 2 мы даем результаты трех опытов в виде кривых. Кривые представляют соотношение между величиной секции в единицу времени и продолжительностью интервалов между раздражениями. Масштабы взяты произвольные. На табл. 1 приведены цифровые данные, на основании которых построены кривые. В первой графе указан латентный период в секундах, затем дана величина интервала между раздражениями в секундах, число раздражений в минуту и наконец среднее количество слюны в кубических сантиметрах, выделявшейся при данном ритме раздражения в минуту. Цифры сгруппированы начиная от частых ритмов и кончая самыми редкими. В опытах раздражения применялись в различном порядке, переходя от частых ритмов к редким и обратно.

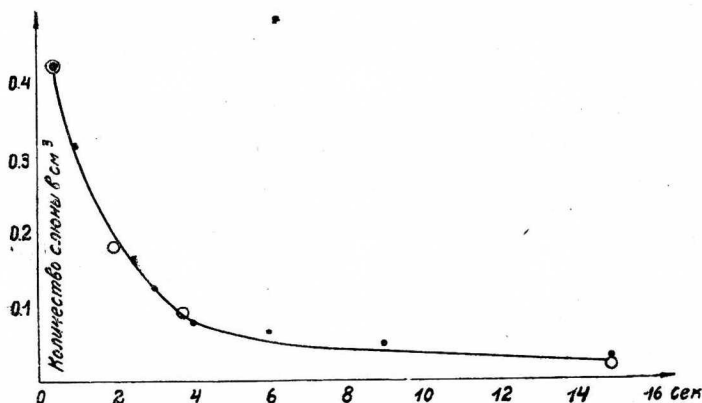


Рис. 2. Опыт 8. 10 марта 1931 г. Децеребрация. Правая железа. Перерезка правого блуждающего и симпатического нервов. Расстояние катушек 19 см. Опыт 6. 2 марта 1931 г. Собака под хлоралозой. Правая железа. Перерезка на шее правого блуждающего и симпатического нервов. Данные опыта 8 обозначены на кривой точками, опыта 6 — кружками. Остальные обозначения как на рис. 1.

Цифры, данные в графе „количество слюны“, представляют среднее количество выделяющейся в течение минуты слюны. Скорость секции при раздражении нерва с определенным ритмом вначале постепенно возрастает, а затем через несколько секунд устанавливается на практически постоянной величине. Такая ровная секция держится несколько минут, после чего начинается медленное и правильное уменьшение секции. Мы обычно продолжали раздражение приблизительно в течение минуты, после того как скорость секции становилась постоянной, и по этому промежутку высчитывали среднюю скорость в минуту. При очень редких ритмах имеет место волнообразное слюноотделение, ускоряющееся после нанесения раздражения. При самом редком ритме, когда мы брали одно раздражение в 15 секунд, секция протекала толчками. Сначала имелся долгий латентный период, свыше двух минут, после чего железа начала реагировать на каждое одиночное раздражение. Приблизительно через 2 секунды от момента нанесения индукционного удара начиналось небольшое слюноотделение, которое, постепенно замедляясь, прекращалось к 10—12-й секунде. Приводим подлинную запись (рис. 3).

ТАБЛИЦА 1

	Латентный период в се- кундах	Интервалы между раздра- жениями в секундах	Число раздра- жений в минуту	Количество слюны в см ³ в минуту
Опыт 9 (рис. 1) . .	9	0,5	120	0,588
	14	1,0	60	0,168
	25	2,0	30	0,102
	50	3,8	16	0,037
	80	5,0	12	0,022
Опыт 6 (рис. 2) . .	12	0,5	120	0,420
	19	1,0	60	0,312
	30	2,5	24	0,162
	45	3,0	20	0,126
	75	4,0	15	0,078
	58	6,0	10	0,068
	70	9,0	6,7	0,048
	125	15,0	4,0	0,027
Опыт 8 (рис. 2) . .	14	1,0	60	0,420
	22	2,0	30	0,180
	61	3,8	16	0,090
	120	5,5	12	0,035
	155	15,0	4	0,016

ТАБЛИЦА 2

	Латентный период в се- кундах	Интервалы между раздра- жениями в секундах	Число раздра- жений в секунду	Количество слюны в см ³ в минуту
Опыт 10	4,6	0,022	45,5	1,75
	5,4	0,032	31	2,40
	4,0	0,044	23	3,00
	4,8	0,062	16	2,60
	3,2	0,068	14,7	3,13
	6,0	0,072	14	2,40
	5,0	0,100	10	3,00
	4,0	0,110	9,1	2,76
	6,0	0,130	7,7	2,08
	4,0	0,140	7,1	2,40
	5,0	0,140	7,1	2,40
	6,0	0,170	6	1,46
	11,5	0,230	4,4	1,15
	9,0	0,420	2,4	0,51
	7,0	0,560	1,8	0,44
	31,0	0,830	1,2	0,16
Опыт 11 (рис. 4) .	6,0	0,010	100	1,42
	4,8	0,010	100	1,86
	4,0	0,017	39	1,97
	4,2	0,020	50	2,10
	4,0	0,030	32	2,49
	4,8	0,040	25	1,91
	4,2	0,070	14	2,52
	5,0	0,090	11	2,66
	5,5	0,140	7,1	2,08
	8,0	0,250	4	1,48
	13,0	0,700	1,4	0,57
	18,0	1,340	0,75	0,312
	38,0	1,830	0,54	0,132

Опыты, относящиеся к установлению пессимальных частот ритма и к построению кривой, охватывающей как очень частые, так и редкие ритмы, являются более трудными. Для того чтобы с уверенностью установить перегиб кривой, необходимо произвести несколько повторных испытаний. Это затягивает опыт, так как после каждого испытания приходится делать паузу около 8 минут, с тем чтобы

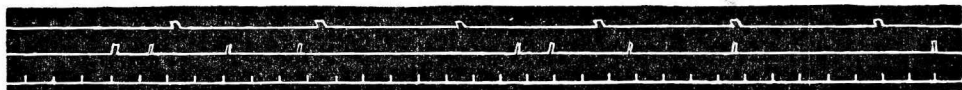


Рис. 3. Опыт 8. Нижняя линия — время в секундах. Средняя — слюноотделение; каждая черточка вверх соответствует $0,00125 \text{ см}^3$ слюны. Верхняя линия указывает на момент нанесения раздражения, причем раздражение производится при каждом третьем подъеме псичика. Момент нанесения раздражения указан стрелкой.

железа после раздражения пришла к исходному функциональному состоянию. Если же опыт длится несколько часов, то часто возбудимость органа настолько меняется, что встает потребность начинать серию испытаний заново, или даже совершенно отказываться от попытки объединять цифровой материал на одной кривой. Опытов, на основании которых мы могли построить полную кривую, мы имели

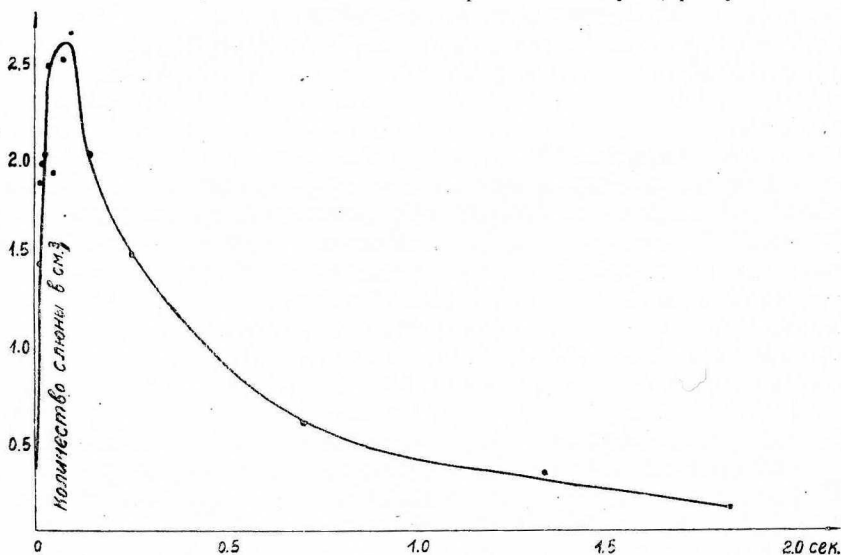


Рис. 4. Опыт 11. 2 апреля 1931 г. Децеребрация. Правая железа. Перерезка блуждающего и симпатического нервов. Расстояние катушек 20 см. Обозначения см. на рис. 1.

только три, но, правда, все они дали достаточно согласные результаты. Приводим кривую для одного опыта (рис. 4) и даем цифры из двух опытов на табл. 2.

Обсуждение результатов

Первое, что заслуживает внимания в наших опытах, это наличие правильной зависимости между величиной секреции и частотой ритма раздражений. Кривая этой зависимости получается всегда совер-

шенно гладкой. Это позволяет вполне доверять найденным цифрам и дает хорошую оценку примененному нами методу регистрации слюноотделения. Описанный нами метод можно будет успешно использовать при изучении разнообразных воздействий на слюнную железу, так как отклонения от нормального хода кривой сейчас же будут обнаружены.

Возникает вопрос о том, что означает найденная нами зависимость между величиной секреции и частотой ритма. Полученные кривые в основном напоминают гиперболы. Если бы каждое последующее раздражение падало на орган, проделавший под влиянием предыдущего раздражения определенную работу и успевший полностью возвратиться к исходному нормальному функциональному состоянию, тогда между числом раздражений в единицу времени и количеством слюноотделения была бы простая линейная зависимость. Если одно раздражение дает определенное количество слюны, то два раздражения должны дать в два раза больше и т. д. При таких условиях мы имели бы те соотношения, которые существуют в случае поперечнополосатой мышцы. Мы знаем, что пока мышца при определенных ритмах раздражения способна отвечать на каждое раздражение с полным расслаблением, количество израсходованной мышцей энергии и количество проделанной работы прямопропорциональны числу раздражений. Более сложные соотношения наступают лишь с того момента, когда ритм раздражения становится слишком частым, когда происходит накладывание одного сокращения на другое, и начинается развиваться тетанус. Делая аналогию с мышцей, следует сказать, что слюнная железа во время секреторного процесса всегда ведет себя так, как мышца, находящаяся в состоянии тетанической деятельности. Другими словами, при функционировании слюнной железы всегда имеет место суммирование одиночных раздражений, начиная от самых редких действующих ритмов.

Впервые Сеченов в 1868 г. обратил внимание, что на декапированных лягушках одиночное раздражение афферентного нерва не может дать рефлекторной спинномозговой реакции. Раздражение необходимо повторить несколько раз с короткими интервалами, если только лягушка кроме удаления головного мозга в остальном нормальна, т. е. не отравлена каким-либо ядом и не подвергнута сильному охлаждению. Этот же факт имеет место в отношении секреторных, сердечных, вазомоторных и других нервов, что в последнее время было подчеркнуто Larique. Larique дал этим нервам название итеративных, т. е. требующих повторных раздражений для приведения в деятельность иннервируемого ими органа. Larique заинтересовался только самой начальной фазой деятельности этих нервов. Он изучал, совместно с несколькими сотрудниками, соотношение между частотой, интенсивностью, длительностью раздражений и числом раздражений, необходимых для получения эффекта. Закономерностям, имеющимся между этими величинами, он дал название законов суммации. Основной идеей этих исследований была идея хронаксии. Беря постоянный средний по частоте ритм раздражений и достаточно большую емкость конденсатора, можно определить минимальный вольтаж, необходимый для заряда конденсатора, — вольтаж при котором только-что получается ответная реакция. Это будет реобазис для итеративных нервов. Удваивая полученную таким путем реобазис, можно найти минимальную емкость и определить хронаксию. Larique совместно с M. Larique провел аналогичные исследования и в отношении спинномозговых рефлексов, и нашел,

что законы суммации (влияние числа и частоты раздражений), установленные для итеративных нервов, вполне применимы и в отношении деятельности спинного мозга. И здесь весь интерес был сосредоточен на определении тех пороговых величин, которые необходимы для получения ответной реакции.

Наша работа показывает, что для характеристики такого органа как слюнная железа нельзя ограничиваться только первым моментом действия раздражителя до получения минимальной ответной реакции. Явления суммации имеют место во все время функционирования железы и при всех частотах ритма раздражений. Поэтому представляется важным определение зависимости между частотой ритма и величиной секреции. Эта зависимость дает более полное представление о функционировании нервно-железистого прибора. Мы видим, что разница между так наз. итеративными нервами и соматическими нервами поперечнополосатой мускулатуры не принципиальная, а чисто количественная. При определенном функциональном состоянии и редкой частоте ритма слюнная железа может отвечать на одиночное раздражение, как и мышца. Для этого необходимо поднять возбудимость железы, сделать ее более лабильной. Действие первых, не дающих еще секреции раздражений и сводится к тому, что они меняют функциональную установку железы, делают ее способной к реагированию на одиночные раздражения и суммированию последовательных эффектов. Трудно сказать, насколько законно, как это делает Larique, аналогировать деятельность итеративных нервов с деятельностью спинного мозга. Если предполагать, что реакция слюнной железы, как мы ее наблюдали, обусловлена функцией заложенных на периферии ганглиозных клеток, или считать, что переход возбуждения с нерва на железистые клетки и с дендритов одной спинномозговой клетки на другую имеет в основе один и тот же механизм, тогда такая аналогия не является неправдоподобной.

В последнее время в отношении слюнной железы настойчиво выдвигается положение, что переход возбуждения с нервных элементов на железистые осуществляется в силу гуморального механизма. Babkin, Alley and Stavrakі показывают это с большой убедительностью, к таким же выводам приходит и Veznák. Если исходить из такого взгляда, тогда наши кривые суммирования эффекта при различных ритмах раздражения можно понимать так, что нервный импульс ведет к разложению какого-то сложного вещества на более простые молекулы.

Уменьшение секреторного эффекта при частых ритмах не требует специального объяснения. Это явление, очевидно, представляет собой пессимум частоты, достаточно изученный Введенским и его школой.

Выводы

1. Между скоростью секреции подчелюстной слюнной железы при раздражении нерва и частотой ритма раздражения имеется правильное соотношение. Кривые, дающие зависимость между величиной интервалов и между отдельными раздражениями и скоростью секреции, имеют форму гипербол.
2. При очень редких ритмах раздражения, в некоторых случаях, железа начинает отвечать на каждое одиночное размыкательное раздражение.
3. Максимальным пределом способности железы суммировать оди-

ночные раздражения является интервал между отдельными раздражениями в 15 секунд.

4. Оптимальная частота ритма при электрическом раздражении n. chordae tympani—10—30 раздражений в секунду. При ритмах свыше 30 раздражений в секунду наступает уменьшение секреции.

5. Деятельность слюнной железы во время секреции все время основана на суммировании раздражений и аналогична тетанической деятельности поперечнополосатой мышцы.

Поступило в редакцию
4 января 1934 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Введенский Н. Врач.—2) Anrep, Cruickshank, Downing and Subba-Rao. Heart, 1926.—3) Babkin, Alley and Stavrak. The Royal Soc. of Canada Sec. 5. P. 89, 1932.—4) Beznak. Pflüg. Arch. Bd. 229. S. 719. 1932.—5) Chauchard A. C. R. Acad. des Sciences, t. 174, p. 63, 1922.—6) Holzlohner. Zeitschr. f. Biol. Bd. 91. S. 531. 1931.—7) Lapique L. C. R. Acad. d. Sciences. T. 155, p. 70, 1912.—8) Lapique L. et M. C. R. Soc. Biol. T. 72. p. 871, 1912.—9) Settschenow. Ueber d. elektr. und chem. Reizung d. sens. Rückenmarksnerven d. Frosches. Graz. 1868.

THE CORRELATION EXISTING BETWEEN THE FREQUENCY OF STIMULATION AND THE MAGNITUDE OF SUBMAXILLARY SALIVARY GLAND SECRETION

By P. S. Kupalov and G. V. Skipin

From the physiological Laboratory of the 1-st Leningrad Medical Institute (in charge of professor P. S. Kupalov)

The investigation has been carried out on decerebrated dogs and dogs subjected to chloralose anaesthesia. Stimulation of the n. chorda tympani was performed by single induction shocks with a frequency varying from 1 stimulation in every 15 seconds to 100 stimulations per second. The average rate of secretion was determined for each frequency of stimulation, the results were then recorded in one curve with the object of establishing the relation between the duration of the intervals between the stimulation and the magnitude of secretion in a unit of time.

Experimental data have shown that this relation is very regular, the curves being hyperbolic in form.

In two experiments, intervals being of 15 seconds between the stimulations, a distinct secretion was observed. In this case the secretion follows every single shock after a latent period of from 2 to 2½ minutes.

Stimulation rhythms of from 10 to 30 per second show a maximum rate of secretion; rhythms of over 30 per second are followed by decreased secretion, i. e. the phenomenon of optimum and pessimum frequency may be observed.

On the ground of the results obtained the authors believe that the property of summing up single stimulations is essential to the salivary gland. The activity of the salivary gland proves always to be analogous to the tetanic activity of a striated muscle. The data reported in the present paper have been discussed in connection with Lapique's theory on iterative nerves.

МАТЕРИАЛЫ К ФИЗИОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Сообщение 1. Об автоматии кишечника зародыша человека

Х. С. Коштойяц и Р. Л. Митрополитанская

Из отделения сравнительной физиологии животных Биологического института им. К. А. Тимирязева (Москва)

Исследование физиологических процессов на различных стадиях онтогенетического развития (натального и постнатального) является одной из сторон эволюционной разработки физиологических проблем. Эта область исследования охватывается возрастной физиологией и физиологической эмбриологией. Физиологическая эмбриология в основном должна рассматриваться как одно из звеньев сравнительной физиологии; с другой стороны, самый объект, который изучает эта наука, уже включает в себя элемент хронологический, а поэтому она должна давать руководящие указания на вопрос возникновения и развития тех или иных функций и особенно корреляций между этими функциями (об этом подробно см. статью Х. Коштойяца (1)).

Существенным условием онтогенетических исследований в области физиологии является: 1) органическая связь исследования развития функций с данными развития структуры в онтогенезе и 2) установление узловых, биологически различных моментов в индивидуальном развитии животных и вычленение тех моментов, которые имеют специальное значение для хода данного конкретного исследуемого физиологического явления.

В серии предпринятых работ отделением сравнительной физиологии животных Биологического ин-та (Москва) именно в этом направлении ведется исследование функций в онтогенезе.

Задача настоящего исследования

Задачей настоящего исследования являлось изучение автоматии кишечника млекопитающих животных и выявление периода появления её. Само собой разумеется, что имелось в виду сопоставление данных физиологического наблюдения с данными гистологического анализа в целях подхода к ответу на вопрос о природе кишечной автоматии. Известно, что именно физиолого-эмбриологические работы ряда авторов по автоматии сердца зародышей, установившие наличие миогенной автоматии сердца до появления в сердечной ткани нервных элементов и смену её новой, мышечно-нервной формой автоматии после их появления, явились (наряду с сравнительно-физиологическими исследованиями над сердцами некоторых беспозвоночных животных)

основанием для строго научного, исторического подхода к старому спору физиологов о миогенной или неврогенной природе сердечной деятельности.

Объект и метод исследования

Основным объектом исследования явился кишечник зародыша человека в возрасте от 5 до 15 недель.

Работа велась в специально организованном лабораторией уголке в абортном отделении гинекологической больницы № 1, врачам которой приносим товарищескую благодарность за содействие в работе.

Зародыши, извлеченные из матки при искусственном аборте, тотчас же брались для работы, причем извлеченный кишечник переносился в теплый Рингер-Локковский раствор, насыщенный кислородом.

Для наблюдения над автоматией кишечника была сконструирована (Митрополитанской и Музыкантовым) специальная двустенная чашка небольшой глубины (1 см), 10 см ширины и такой же длины. Двустенная чашечка была снабжена двумя стеклянными трубками (приводящей и отводящей), что позволяло, пропуская постоянно через стенки сосуда нагретую воду, поддерживать температуру налитого в чашечку теплого физиологического раствора около 39 - 40°.

После перенесения кишечника зародыша (целого или отдельных частей его) в сосудик с физиологическим раствором, сосудик подводился под бинокляр, с помощью которого и велись наблюдения над наличием или отсутствием автоматии кишечника в различные возрасты.

Начиная с 8-недельного возраста применялась также миографическая запись нормального типа сокращений, а также характера реакций кишечника этих зародышей на фармакологические вещества (адреналин, пилокарпин, хлористый барий).

Эта часть работы отличается от обычных опытов с изолированной кишкой лишь только большей тонкостью работы в виду малой величины объектов.

Часть материала фиксировалась для гистологического исследования и была передана для неврогистологических исследований В. И. Ильиной.

Эти гистологические исследования еще не закончены и будут сообщены в специальной работе.

Результаты наблюдений и обсуждение их

А. Наблюдения под бинокляром

Полученные результаты наблюдений над сроком появления автоматии сокращений кишечника, присутствия или отсутствия их в различные периоды индивидуального развития, могут быть сведены в следующей таблице:

Эта таблица указывает, что автоматические движения кишечника человека впервые возникают на 7-й неделе эмбрионального развития. Крайне важно отметить, что именно в этот период, по исследованиям Jopasa (2) (1907), предпринятым в лаборатории Магнуса, впервые можно установить появление ганглиозных элементов в стенке кишечника. О позднем появлении ганглиозных элементов в кишечнике зародышей кроликов говорят новые данные Kyoshi (3) (1926). Как-будто

ТАБЛИЦА 1

Автоматические сокращения кишечника зародыша человека в различные возрасты

Возраст зародыша человека в неделях	Сокращения	Число наблюдений
15	Сокращения есть	1
14	" "	3
12	" "	1
10	" "	6
9	" "	7
8 ¹ / ₂	" "	2
8	" "	8
7	" "	6
6 ¹ / ₂	1 сл. сокращ., 1 сокр., нет сокр.	2
6	2 слабые сокр., 2 сокр., нет сокр.	4
5 ¹ / ₂	Сокращений нет	3
5	" "	3

бы получается обратная сердцу картина роли нервных элементов в возникновении и развитии автоматии. Однако для того чтобы окончательно высказаться за неврогенную природу кишечной автоматии (в смысле ее возникновения в эмбриональном развитии), как это делает Юпаса, надо подвергнуть подробнейшему гистологическому анализу материал, касающийся установленного нами периода от 5 до 7 недель развития человеческого зародыша, т. е. периода возникновения автоматии.

Здесь необходимо также отметить, что сопоставление этих данных с данными наших прежних исследований, а также исследований других авторов, указывает, что автоматические, перистальтические движения кишечника существуют задолго до появления биохимических, гормональных процессов в кишечнике.

Так, установлено, что у человеческого зародыша секретин (Кош-тоянц) и трипсин (Тачибана) появляются в возрасте 4-4¹/₂ месяцев зародышевого развития, в то время как ясно выраженные перистальтические движения имеют место уже с 8-й недели зародышевого развития, т. е. задолго до наступления всего секреторного и биологического комплекса.

В. Запись сокращений кишечника зародышей и действие фармакологических веществ.

Результаты этих наблюдений даны на кимограммах рисунков 1, 2, 3, 4 и 5.

Все эти кимограммы относятся уже к тому возрасту, когда налицо весь нервно-мышечный комплекс кишечной трубки. Реакции на различные вещества, в той или иной степени выраженные, носят характер типичный для изучаемых веществ в их действии на кишечник взрослых млекопитающих. Крайне важный вопрос о типах движений различных участков кишечника в различные возрасты; градиенты автоматии кишечника и смены его в узловые, биологические моменты в индивидуальном развитии млекопитающих животных представят предмет обсуждения наших дальнейших сообщений.



Рис. 1. Зародыши человека 8 нед. Действие пилокарпина.



Рис. 2. Зародыши человека 9 нед. Действие пилокарпина.

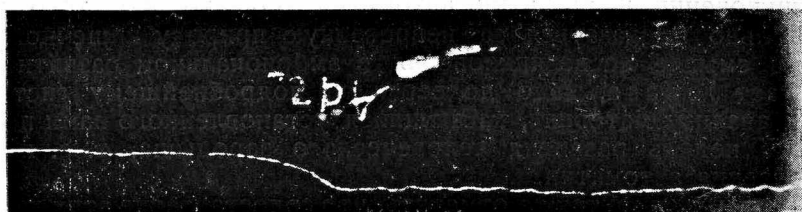


Рис. 3. Зародыш человека 12 нед. Действие адреналина.



Рис. 4. Зародыш человека 14 нед. Слева — действие пилокарпина, справа — действие хлористого бария.

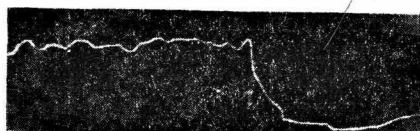
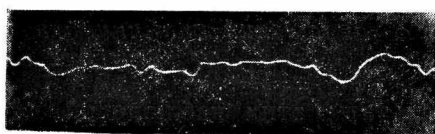
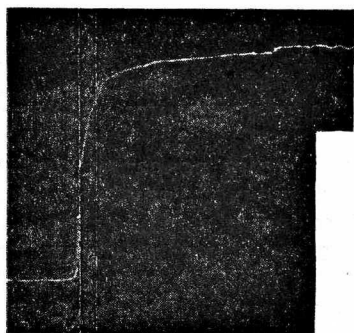


Рис. 5. Зародыш человека 15 нед. Слева — действие пилокарпина, справа сверху — спонтанные движения; справа снизу — действие адреналина.

Выводы

1. Под бинокуляром и кимографически изучалась автоматия кишечника зародыша человека. Автоматия кишечника отсутствует у зародышей 5-5½ недель и впервые появляется между 6 и 7 неделями зародышевого развития. К этому периоду, по данным Jonasa, появляются ганглиозные элементы. Собственные гистологические исследования лабораторией еще ведутся.

2. Начиная с 8-недельного развития человеческого зародыша, можно кимографически регистрировать сокращения кишечника. В этих опытах изучалось действие адреналина (понижает тонус), пилокарпина и хлористого бария (повышает тонус). В работе приведены соответствующие кимограммы.

Поступило в редакцию
7 августа 1934.

ЛИТЕРАТУРА

- 1) X. C. Коштойанц. Некоторые пути разработки проблем истории развития функций. Сборник „Некоторые вопросы сравнит. физиол.“. Медгиз, 1934. — 2) Jonasa. Beiträge z. Phys. der Peristalt. Bewegungen des embryonalen Darmes. Pflüg. Arch. Bd. 117, S. 345 — 383; Bd. 119, S. 451 — 464. — 3) Kyoshi. Zit. no Berichte ü. d. ges. Phys. Bd. 38, S. 538. — 4) Ch. Koschtobjanz. Beitrag z. Physiologie des Embryos. Pflüg. Arch. Bd. 227. H. 3.

MATERIALS FOR PHYSIOLOGY OF ANIMALS IN THEIR ONTOGENESIS

Communication I. Intestinal Automatism
of Human Embryo

by Ch. S. Koshtoyantz and R. L. Mitropolitanskaya

From the Department of Comparative Animal Physiology of the Timiryasev Biological Institute, Moscow

Intestinal automatism of a human embryo has been studied under a binocular and by means of a kymograph.

Intestinal automatism does not exist with the 5-5½ week embryos and first appears between the 6-th and the 7-th weeks of embryonic development. According to Jonasa by this time the ganglionic elements are formed. Our own histological investigations are being carried on in the laboratory.

Beginning on the 8-th week of development of the human embryo it is possible by means of a kymograph to register intestinal contractions. In these experiments the action of adrenalin (decreasing the tonus), pilocarpin and barium chloride (increasing the tonus) were studied. This paper is supplied with corresponding kymograms.

МАТЕРИАЛЫ К ФИЗИОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Сообщение II. Характер сокращения скелетной
мышцы млекопитающих в различные периоды
постэмбрионального развития

А. М. Рябиновская

Из отделения сравнительной физиологии животных Биологического института
им. К. А. Тимирязева (завед. отделением — проф. Х. С. Коштойянец)

Еще в 1875 г. Энгельман, изучая вопросы о соотношении между сократимостью и двойным лучепреломлением скелетной мышцы, наметил пути к разрешению этого вопроса с общебиологической точки зрения. Он писал: „Понимание различных форм (сократительных тканей) облегчается, если представить их возникающими путем все большей дифференциации первоначально недифференцированной протоплазмы в ходе онто- и филогенеза“.¹ Именно это направление исследования физиологии мышц до настоящего времени остается мало разработанным.

Soltmann (1877 г.) в лаборатории Гайденгайна первый подошел экспериментально к вопросу о характере мышечных сокращений в различные периоды индивидуального развития, показав в своей работе вполне определенную зависимость в характере кривой сокращения от возраста животного.

В нашей лаборатории проф. Коштойянец, ставя задачу изучения процессов возникновения и изменения функций в онтогенезе, исследовал вопрос о связи изменения характера сокращений скелетной мышцы млекопитающих с изменением обмена веществ, в частности фосфагенового обмена, в онтогенезе некоторых млекопитающих животных, показав при этом закономерное нарастание количества фосфагена в мышце в различные периоды индивидуального развития (кролик, человек). В развитие этих работ было поставлено изучение изменения характера мышечных сокращений млекопитающих в постэмбриональный период.

Объекты исследования

Работа проводилась на кроликах, кошках и собаках. Возраст животных варьировал, в основном же были взяты животные в возрасте 2, 7, 11, 19 и 45 дней (в некоторых опытах — кролики через несколько часов после рождения).

Методика опытов

Животное подвергалось эфирному наркозу, помещалось на ватной подстилке на электрическую грелку и привязывалось к столику. Отпрепаровывались икроножная мышца и седалищный нерв. Нерв оставался связанным со спинным мозгом и под него

¹ Цитировано по Коштойянцу. Сборник „Некоторые вопросы сравнительной физиологии“. Медгиз, 1934, стр. 11.

подводились электроды Шеррингтона. Сухожилие мышцы соединялось с изотоническим рычагом. Берцовая кость вблизи коленного сустава прикреплялась к столику при помощи булавки или гвоздя. Раздражения производились размыкательными индукционными ударами. Источником тока служил аккумулятор в 4 вольта. Время отмечалось при помощи хронометра Жакэ с интервалом $\frac{1}{5}$ секунды. Груз применялся различный, как в зависимости от возраста животного, так и для одной и той же мышцы он менялся в течение опыта. Сокращения мышцы регистрировались на вращающемся барабане кимографа.

В некоторых опытах, особенно у более молодых животных, перерезался спинной мозг в поясничной области, и его каудальная часть разрушалась. Никаких существенных изменений в длительности сокращений это не вызывало.

Необходимым условием для данных опытов является поддержание постоянной температуры тела. Этот момент играет даже большую роль, чем сохранение васкуляризации: опыты показали, что некоторое время после остановки сердца кривая сокращения ничем не отличается от кривой, полученной на живом животном, если только поддерживалась нормальная температура. И, наоборот, прекращение подогревания животного при нормальной васкуляризации ведет к увеличению длительности сокращения.

Вторым условием, влияющим на длительность сокращения, является продолжительность опыта: при долго затягивающихся опытах (около часа) наряду с увеличением длительности сокращения, его амплитуда уменьшается. Величина последней изменяется также в зависимости от груза и степени освобождения мышцы при препаровке от окружающих тканей. Два последние условия на длительность сокращения не влияют.

Всего по описанной методике было проведено 30 опытов на кроликах и несколько опытов на щенках и котятах.

Результаты опытов

Итоги приведенных опытов приведены в рис. 1 и табл. 1.

Табл. 1. — Возрастные изменения длительности сокращения

Возраст (в днях)	Длительность сокращения (в секундах)
2	0,7
7	0,4
11	0,2
19	0,16
45	0,086

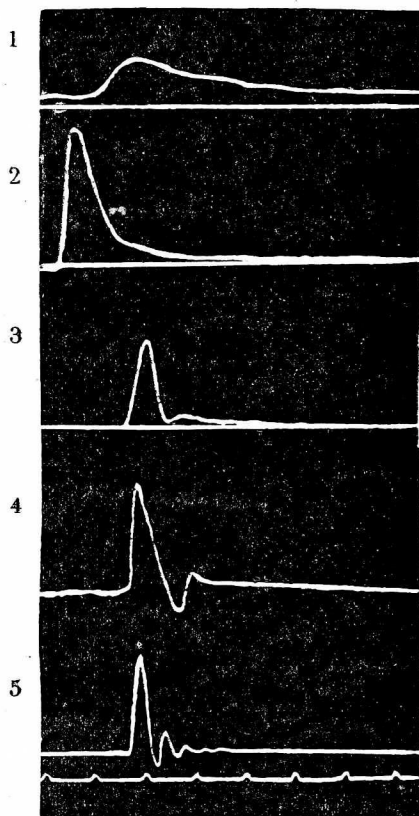


Рис. 1. Характер сокращения мышцы кролика, его возрастные изменения: 1. — 2 дня, 2. — 7 дн., 3. — 11 дн., 4. — 19 дн., 5. — $1\frac{1}{2}$ месяца. Время — $\frac{1}{5}$ сек.

Рис. 1 показывает изменения характера сокращения мышцы в зависимости от возраста животного: если мышца взрослого кролика $1\frac{1}{2}$ -месячного возраста дает характерную для скелетной мышцы кривую одиночного сокращения, то кривая сокращения мышцы 2-дневного кролика, полученная при тех же условиях, скорее напоминает по своему характеру кривую гладкой мышцы (рис. 1). С возрастом характер кривой все больше и больше приближается к типичному одиночному сокращению. В приводимой таблице даны также средние величины длительности сокращения для различных возрастов (табл. 1). Эти данные говорят о том, что длительность сокращения с возрастом уменьшается.

Сравнивая эти результаты с данными Soltmann, видим, что в общем они носят тот же характер, хотя в данных Soltmann для первых дней жизни животного дана еще более растянутая во времени кривая.

Но для нас в данном случае основным моментом является не столько абсолютная величина длительности сокращения, сколько та закономерность, которой подчиняется изменение этой длительности с возрастом.

Опыты на щенках и котят, в виду их небольшого количества, не сведены в отдельную таблицу, но по своему характеру они аналогичны рассмотренным.

Обсуждение результатов

Результаты этих опытов говорят о том, что в процессе индивидуального развития характер действия нервно-мышечного прибора изменяется. Эти изменения, с одной стороны, касаются, как показал Х. С. Коштоянц, в указанной выше работе, химизма мышечной деятельности, в частности фосфагенового обмена (количество креатин-фосфата в мышцах с возрастом увеличивается), с другой стороны — характера мышечного сокращения.

Уже в первые дни постнатальной жизни животного, в условиях новой для него среды, включение целого ряда экстеро-рецепторов ведет к выработке координированных движений и тормозных механизмов, которые ведут к локализации процесса возбуждения и тем самым влияют на скорость и характер его протекания.

В этом отношении особую роль должен играть зрительный аппарат. Приведенная выше таблица показывает, что у кролика в интервале между 7 и 11 днями постэмбрионального развития, т. е. за тот промежуток времени, когда начинает функционировать зрительный аппарат, длительность сокращения уменьшается вдвое. На этом примере можно показать, как важно при онтогенетических исследованиях, как это указывает Х. С. Коштоянц, избирать биологически важные этапы развития данной системы.

Не придавая абсолютного значения полученным величинам, необходимо отметить, что дальнейшим этапом исследования должно быть изучение изменения характера сокращения мышцы у тех животных, у которых зрительный аппарат начинает функционировать с момента рождения, у которых короче период до наступления самостоятельных, координированных движений.

Вторым очередным моментом является изучение характера сокращений скелетной мышцы в период эмбрионального развития, начиная от первых диффузных реакций.

Кроме того, необходим гистологический анализ развития нервно-мышечного прибора как в постнатальном, так и особенно в эмбриональном периоде его развития, когда возможны большие изменения не только в химизме сократимой ткани, но и в ее структуре.

Выводы

1. Настоящая работа имела своей целью проследить изменение характера сокращений скелетной мышцы млекопитающих в период постэмбрионального развития.

2. Опыты, проведенные на кроликах различного возраста от 1½ мес. до новорожденных, показали, что длительность сокращения с возрастом уменьшается.

Поступило в редакцию
7 августа 1934 г.

ЛИТЕРАТУРА

1) Engelmann. Arch. f. ges. Physiol. Bd. II. 1875, 432—465. — 2) Soltmann. Jahrbuch f. Kinderheilkunde, 12, 1877, H. 1 и 2, S. 1—20. — 3) X. С. Коштоянц. „Фосфаген в мышцах позвоночных животных в различные периоды эмбрионального развития“ (готовится к печати). — 4) X. С. Коштоянц. Сборник „Некоторые вопросы сравнительной физиологии“. Медгиз, 1934.

MATERIALS FOR PHYSIOLOGY OF ANIMALS IN THEIR ONTOGENESIS

Communication II

by A. M. *Ryabinovskaya*

From the Department of Comparative Animal Physiology of the Timiriasev Biological Institute, Moscow. (Incharge of prof. Ch. S. Koshtoyantz).



О МЕХАНИЗМЕ ДЕЙСТВИЯ СНОТВОРНЫХ НА КИШЕЧНУЮ СЕКРЕЦИЮ

Н. П. Говоров и В. В. Савич

Из отдела фармакологии Всесоюзного института экспериментальной медицины

В литературе давно имеются указания на задержку кишечной секреции под влиянием морфия. Эти данные недавно были вновь подтверждены и развиты М. М. Горбуновой-Николаевой. В своих опытах она пользовалась гиперсекрецией, вызванной введением каломеля в кишечную петлю по Тири-Велла у собак (Савич). Благодаря этому удобному test'у, ей удалось показать огромную чувствительность отрезка кишки к морфию: уже полмиллиграмма морфия под кожу собаке в 15—20 кг резко снижала отделение кишечного сока.

В дальнейшем исследование продолжалось в том направлении, что были обследованы с помощью этого удобного test'a разного рода снотворные: — хлорал, спирт, магний, производные барбитуровой кислоты, паральдегид, хлоретон, уретан, гедонал — на секрецию кишечного сока. Оказалось, что все они в большей или меньшей степени угнетали сокоотделение. Однако в их действии была огромная разница: так, например, спирт мало действовал на секрецию, хотя собака была уже явно пьяная, а люминал угнетал секрецию в дозах, еще не сказывающихся на общем поведении животного. (Неопубликованные опыты Горбуновой-Николаевой, а также Л. Г. Меркулова.) В этом можно найти аналогию с действием этих веществ на диурез (Wopstann).

Если подобные угнетения секреции зависят от действия на центральную нервную систему, то следует ожидать, что можно теми или другими средствами снять это угнетающее действие, подобно тому как сонное состояние, возникшее под влиянием снотворных, может быть снято соответственными средствами. Только тогда мы вправе считать, что это тормозное действие является следствием измененного состояния определенных центров. Иначе всегда могут быть возражения, что тут дело идет о непосредственном влиянии тех или иных веществ на клетки кишки, тем более, что морфий при орошении кишки угнетает секрецию. Правда, в случае медины для этого требуется большая концентрация раствора, так что тут не исключается всасывание.

Одним словом, для окончательного выяснения механизма задержки надо было найти вещества, снимающие эту задержку. А с другой стороны, не исключалась возможность получить те или другие указания относительно локализации тех центров, от коих зависит угнетение секреции.

Первые шаги в этом отношении были сделаны Л. Г. Меркуло-

вым, который сперва испытал действие стрихнина на снятие задержки. Оказалось, что стрихнин сам тормозит секрецию кишки. Вероятно, причиной надо считать повышение тонуса симпатической системы и усиленное отделение адреналина. Затем с тем же неудачным результатом был испробован кофеин. На этом факте необходимо несколько остановиться. Дело в том, что Molitor и Pick видели восстановление диуреза у кролика после угнетения снотворными, под действием кофеина. Авторы приводят этот случай в доказательство снятия угнетения центров кофеином. Однако диурез мог восстановиться под действием кофеина на почки непосредственно, а не через действие на центр. В этом отношении параллельное исследование секреции почек и кишок может дать много важных указаний и предохранить от односторонних заключений. Нам кажется, что снятие кофеином угнетающего действия наркотиков гораздо легче объяснить именно прямым влиянием на почки, так как секреция кишечника от кофеина не изменилась. Ведь воду организм теряет не только почками, но и кишечником, испарением, поэтому так наз. центры водного обмена должны работать согласованно. Трудно допустить, чтобы могло быть такое состояние их, которое бы вызывало усиление диуреза и угнетение кишечной секреции, раз из организма надо удалить жидкость.

Наконец, Л. Г. Меркулов перешел к камфоре и тут имел ясный успех в уменьшении угнетающего действия мидинала на секрецию кишечного сока. Однако ему не удалось полностью снять это торможение.

Относительно камфоры вопрос серьезно осложнился тем обстоятельством, что камфора, помимо действия на центр, имеет ясное влияние на капилляры (Баранов и Сперанская). В виду этого желательно было найти такие вещества, которые действовали преимущественно на центральную нервную систему.

Среди подобных веществ мы избрали кардиозол, который, по данным различных авторов, также и нашей лаборатории, должен быть отнесен к веществам, действующим преимущественно на центральную нервную систему (Н. П. Говоров и Е. Н. Сперанская). В виду этого мы поставили ряд опытов над собакой с фистулой по Тирри-Велла из нижней части тонких кишок: сок собирался трубкой, потом вводилось 0,2 каломеля в физиологическом растворе на 5 мин., затем кишка промывалась и потом снова собирался сок.

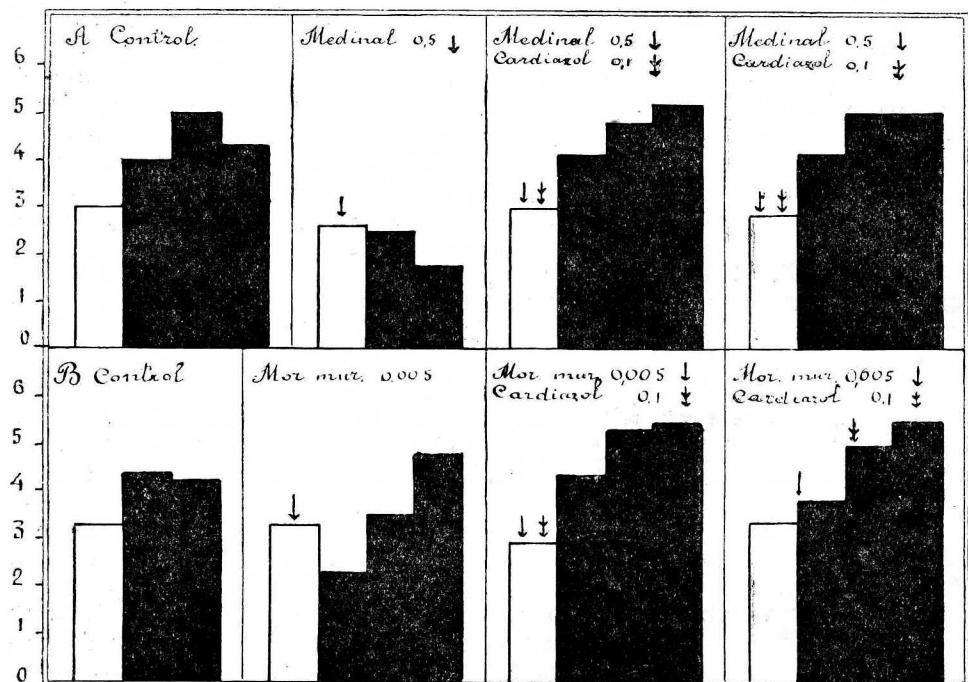
Прежде всего мы взяли мидинал, который, по опытам Л. Г. Меркулова, надежно снижал секрецию кишечного сока в дозах 0,5 г на собаку. Опыты были поставлены по следующей схеме: 1) действие одного каломеля, 2) действие мидинала на угнетение сока, 3) влияние кардиозола (0,1 г) на это угнетение от мидинала. Сам по себе кардиозол в этих дозах не оказывал никакого влияния на секрецию.

Как видно из рис. 1, перед нами резкое угнетение секреции от мидинала и снятие этой задержки под влиянием кардиозола: это давало нам ясное указание, что задержка секреции зависит от изменения функционального состояния центров, и что кардиозол может восстановить это подавленное состояние центров.

Далее мы попробовали снять торможение секреции, вызванное морфием. В общем мы получили подобный же результат, но не столь отчетливый. Дело в том, что на этой собаке ставилось уже много опытов с морфием, и у ней выработалось некоторое привыкание, проявлявшееся в том, что время действия морфия укоротилось.

Тем не менее все-таки угнетение в первом часу действия морфия могло быть снято кардиозолом (0,1 г); еще бо́льший эффект был во втором и третьем часах после каломеля: тут имеется некоторое усиление эффекта даже сравнительно с контрольным вливанием каломеля.

Итак, кардиозол может снять угнетение кишечной секреции, вызванное мединалом и морфием. Прежде всего это указывает, что снотворные действительно оказывают влияние на так наз. центры водного обмена и через них действуют на нервные центры. Если это так, то эти центры должны играть огромную роль в деле секреции кишечного сока и в регуляции отдачи воды не только через почки, но также кишечником. Только определенное состояние их обеспечи-



Р и с. 1. Секреция кишечного сока, вызванная введением 0,2 каломеля в отрезок кишки. Везде светлый столбик указывает на количество сока, собранного за час до введения каломеля, черный — после введения его. Стрелки указывают введение мединала и морфия: получается уменьшение сока сравнительно с контрольным опытом (control) с одним только каломелем. Зато прибавка кардиозола усилила до нормы количество сока за первый час после введения каломеля, т. е. сняла торможение от мединала и морфия: за 3-й час после каломеля секреция больше нормы.

вает эффективность местных воздействий на секрецию. В одних условиях эти местные реакции могут быть сильно усилены, в других — сильно ослаблены, в зависимости от состояния этих центров.

Таким образом наши опыты сильно выдвигают значение центральной нервной системы в деле регуляции секреции кишечного сока, а отсюда и степени эффективности местных воздействий на кишечник. Это далеко не только теоретические выводы: тут мы можем ссылаться на клинические наблюдения: слабительные соли легко могут извлечь из организма жидкости до 2 литров в сутки при отеках сердечного происхождения, и это в такой степени не удается при отеках почечного происхождения (Тареев и Ратнер). Дело в том, что состояние центров в том и другом случаях различно.

Затем надо отметить, что стрихнин и кофеин не давали снятия, а камфора и кардиозол давали. Прежде всего тут различие в характере действия на мозг: первые два вещества вызывают тетанические судороги, последние два — клонические. На это следует обратить внимание, хотя гексетон, который вызывает клонические судороги, у нас не дал ясного снятия морфийной задержки. Однако дозы гексетона, введенные под кожу, были невелики. Очень возможно, что при больших дозах можно было получать и другой результат. Дело в том, что, по данным Schoen, при внутривенном введении можно получить судороги при дозах гексетона в три раза меньших, чем кардиозола, а при подкожном введении скорее получаются от кардиозола в дозах меньших, чем вызывает в этих условиях гексетон.

О действии этой группы на диурез можно заключить, что при сильных отравлениях камфорой были описаны случаи анурии (Soliman). Таким образом можно принять, что камфора в известных дозах может стимулировать диурез через центральную нервную систему, а с другой стороны она в больших дозах угнетает его. Следовательно, тут перед нами имеются указания на особое действие веществ этой группы на „центры водного обмена“.

В заключение надо сказать несколько слов о том, что при повторных введениях снотворных иногда получалось усиление секреции. Особенно резко сказалось это в наших опытах в том, что контрольный час значительно повысился после повторного введения наркотиков: если прежде цифры колебались от 1,8 до 2,5 см³, то в конце работы они дошли до 3,4 см³ за час. Подобные наблюдения имеются и у Л. Г. Меркулова.

Это опять является указанием на действие на центры: снотворные в обычных дозах угнетают, в очень малых или в последствии больших могут усиливать секрецию кишечного сока. Таким образом сближается действие веществ камфорной группы с снотворными, только у первых преобладает возбуждающее действие, у вторых угнетающее. Но соответственными дозами можно и от первых получить угнетение, а от вторых — усиление.

Выводы

1. Кардиозол может снять угнетение кишечной секреции, вызванное мединалом и морфием.
- 2) Это указывает, что тормозящее действие их идет через нервные центры, так как кардиозол действует главным образом на центральную нервную систему.
- 3) Отсюда следует, что центральной нервной системе принадлежит регулирующая роль по отношению к эффективности местных воздействий на кишечник.

Поступило в редакцию
7 июля 1934 г.

ЛИТЕРАТУРА

- 1) Баранов и Сперанская-Степанова, Zeitschr. f. exp. Med., 78, 484 и 492, 1931; — 2) Волсманн, Schmied. Ar. 156, 160; 161, 76; 3) Говоров и Сперанская-Степанова, Zeitschr. f. Exp. Med., 79, 113, 1931; — 4) Горбунова, Арх. биол. наук, 33, 509, 1933; — 5) Molitor u. Pick, Bioch. Zeitsch. 186, 130, 1927; — 6) Савич, Отделение кишечного сока; дисс., 1904; — 7) Schoen, Schmied, Ar. 113, 257, 1926. — 8) Soliman, Manual of Pharmacology. 3 изд., 1928 г. 540 стр.

UEBER DER MECHANISMUS DER WIRKUNG VON NARCOTICA AUF
DIE DARMSECRETION

Von N. Goworow und W. Sawitsch (Leningrad)

Die Aufgabe der Arbeit war die Untersuchung der Aufhebung der hemmenden Wirkung verschiedener Mittel (Morphium, Medinal) auf die Sekretion des Darmsaftes. Zu diesem Zwecke wurde ein Hund mit einer Thiry-Velli'schen Ileumfistel operiert. Der Saft wurde im Laufe von je 15' mit Hilfe eine Gummi-Drains gesammelt, ferner wurden in den Darm für 5'—0,2 MgCl eingeführt und dann wurde der Darm mit warmer physiologischer Kochsalzlösung ausgespült. Nach 5—10' wurde die Drainröhre wieder eingeführt und der Saft gesammelt, welcher sich jetzt in einer vergrößerten Menge absonderte. In anderen Versuchen wurde Medinal (0,5) oder Morphinum mur. (5 mg) eingeführt. Die gleichzeitige Wirkung von Medinal und Cardiozol (0,1) oder von Morphinum mur. und Cardiozol weist auf die Aufhebung der Hemmung hin. Das Cardiozol wirkt an und für sich auf die Sekretion des Darmsaftes nicht ein. Das Cardiozol hebt also die Hemmung der Saftsekretion, welche durch Medinal und Morphinum hervorgerufen wird, auf. Es muss somit der zentrale Ursprung der Hemmung anerkannt werden. Das Nervensystem spielt somit eine regulierende Rolle in bezug auf die Effektivität der Einwirkung auf den Darm.

УЧАСТИЕ РЕФЛЕКТОРНЫХ МЕХАНИЗМОВ В РЕЗОРБТИВНОМ
ДЕЙСТВИИ НА ДЫХАНИЕ ЯДОВ ГРУППЫ НИКОТИНА

С. В. Аничков

Из фармакологической лаборатории Военно-медицинской академии

Одним из характерных свойств ядов группы никотина (так наз. ганглионарных ядов) является их действие на дыхание. Оно проявляется в виде чрезвычайно резкого и сравнительно кратковременного возбуждения с увеличением как глубины, так и частоты дыхания. Это возбуждение при токсических дозах переходит в паралич дыхания. При быстром внутривенном введении этих ядов сразу же после инъекции наблюдается кратковременная остановка дыхания, чаще в положении выдоха, чтобы через несколько секунд смениться бурным возбуждением.

Возбуждающее действие никотина и его группы до последнего времени приписывалось непосредственному влиянию на дыхательный центр. Однако, Neumanns (1) на основании своих многочисленных и изящных опытов пришел к заключению, что возбуждение дыхания, вызываемое никотином и лобелином, имеет совершенно иной механизм. Он исследовал рефлексы, вызываемые этими ядами, а также сернистым натрием и синильной кислотой, с каротидных синусов и нашел, что все перечисленные вещества возбуждают дыхательный центр путем рефлекса с заложенных в синусах чувствительных окончаний нерва Hering'a. В своей основной работе, посвященной этому вопросу, он даже вовсе отрицает непосредственное возбуждающее действие указанных веществ на дыхательный центр, приписывая им лишь угнетающее действие. Эта точка зрения коренным образом противоречила принятым до сих пор в фармакологии взглядам, но приводимые Neumanns'ом эксперименты были настолько убедительны, что не позволяли их игнорировать.

Наша лаборатория в течение ряда лет занималась фармакологией „ганглионарных“ ядов, причем некоторые из этих работ касались действия их на дыхание. [Работы В. В. Закусова о лобелине (2) и об алкалоидах лобелинового ряда (3)].

Недавно нами был обследован новый выделенный проф. Ореховым близкий к никотину алкалоид „анабазин“, и в частности испытано его действие на дыхание сравнительно с никотином. Сообщенные Neumanns'ом новые данные о механизме действия никотина и лобелина на дыхание не могли остаться вне нашего внимания, и мы предприняли исследование рефлекторных механизмов, участвующих в действии ганглионарных ядов на дыхание.

Картины возбуждения дыхания, вызываемого внутривенным введением никотина, лобелина и анабазина, чрезвычайно сходны между собой; они отличаются лишь по силе действия, иначе говоря, по

дозе, необходимой для получения того же эффекта. Согласно нашим данным, для получения одинакового по силе действия на дыхание

децеребрированной кошкитребуется в 5 раз большая доза анабазина, чем никотина, и одинаковый приблизительно эффект получается от 0,1 мг никотина и 0,5 мг анабазина. Точных исследований по сравнительному действию никотина и лобелина на дыхание не произведено, но сличая данные, полученные при помощи одной и той же методики В. В. Закусовым и мною, можно заключить, что для получения того же эффекта от лобелина требуется еще большая доза последнего — приблизительно 1 мг. Указанные дозы являются по отношению к кошкам в 2-3 кг при внутривенном введении сильно действующими, но еще нетоксическими, и картина действия всех перечисленных ядов при этом чрезвычайно сходна. После кратковременной и различной по продолжительности у разных особей остановки наблюдается чрезвычайно резкое учащение и углубление дыхания, но уже на второй минуте это возбуждение заметно уменьшается и обычно через две минуты возвращается к исходной норме.

1. Механизм начальной остановки дыхания

В литературе имеется ряд указаний, что первая стадия действия ганглионарных ядов при их внутривенном введении связана с вагусным аппаратом. Н. Wieland (4), впервые изучавший фармакологию химически чистого лобелина, описал остановку дыхания, которая наблюдается при введении его в вену, и нашел, что она отсутствует у ваготомированных животных. Это наблюдение подтверждает в своей

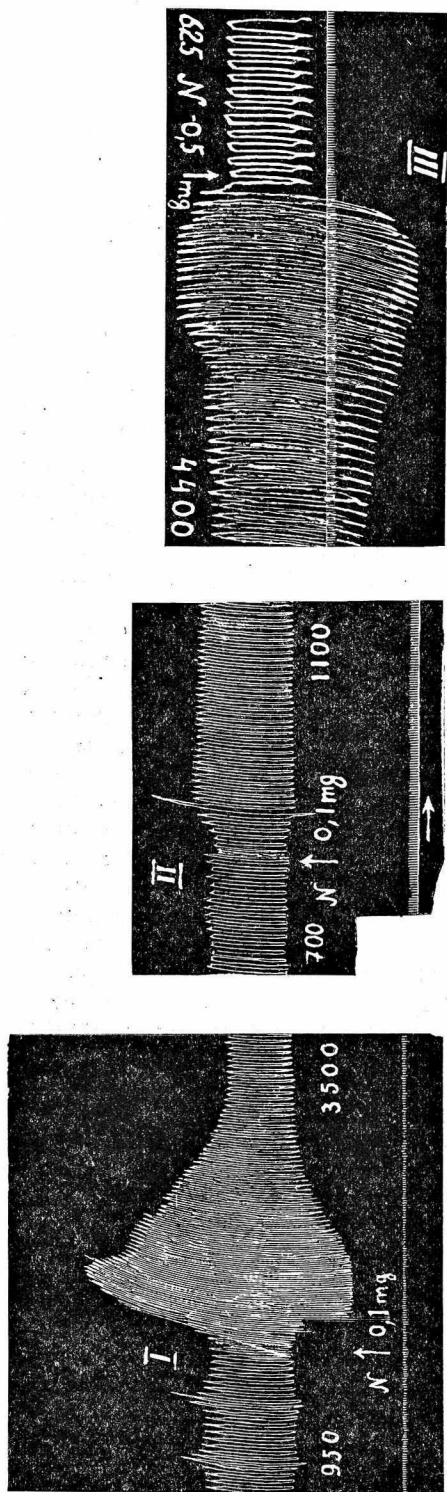


Рис. 1. Внутривенное введение никотина децеребрированной кошке (вес 3350,0). При I и II по 0,1 мг; III — 0,5 мг. Между I и II вырезаны каротидные синусы, между II и III перерезаны вагусы. Внизу показан в см³ дыхательный объем за 2 мин. После удаления синуса реакция на 0,1 мг значительно понижалась. Большая доза (0,5) оказывается все же весьма действенной.

работе В. В. Закусов. Winterberg (5) произвел подробное исследование действия никотина на дыхание (опыты на мышках и крысах) и описал начальную стадию, продолжающуюся 2—5 секунд, во время которой наблюдается малое по объему и частое дыхание. Эта начальная стадия, согласно его опытам, отсутствует у ваготомированных животных. По нашим опытам, на децеребрированных кошках и морфинизированных собаках с введением никотина и анабазина в *v. femoralis*, начальное угнетение дыхания — явление весьма постоянное для ганглионарных ядов. Чаще всего оно выражается в виде внезапной задержки дыхания (рис 2 и 4). Продолжительность этой задержки различна у различных животных; она длится дольше при быстром введении относительно больших доз. У некоторых животных полной задержки дыхания не было, и стадия начального торможения проявлялась в виде описанного Winterberg'ом уменьшения амплитуды дыхательных движений (рис. 1). У ваготомированных животных описанная начальная фаза угнетения или вовсе отсутствовала, или была выражена едва заметно.

Найденная многими авторами зависимость начальной задержки дыхания от целостности вагусного аппарата естественно приводит к предположению, что эта задержка является рефлексом с чувствительных окончаний легочного вагуса, которые раздражаются ядом, проходящим малый круг. С целью проверить это предположение мы поставили опыты с введением анабазина непосредственно в *carotis*, минуя малый круг кровообращения. При таком способе введения яда начальная стадия угнетения дыхания отсутствовала: не наблюдалось ни начальной остановки, ни уменьшения амплитуды дыхательных движений, и непосредственно вслед за инъекцией начиналось возбуждение дыхания (рис. 3 и рис. 7).

Таким образом механизм начального угнетения дыхания при внутривенном введении ганглионарных ядов можно считать установленным. Если оно отсутствует или еле выражено у ваготомированных животных, если оно не получается при введении яда в *a. carotis*, т. е. минуя малый круг, непосредственно по направлению к мозгу, стало быть основная причина этой остановки не лежит в прямом действии яда на дыхательный центр, а в рефлексе с чувствительных элементов вагуса в области малого круга, т. е. с чувствительных окончаний легочных вагусов.

II. Механизм возбуждения дыхания

Опыты с вырезанием синуса

Желая решающим образом проверить выводы Neumann's'a, мы провели первую серию опытов в условиях, когда всякое влияние *sinus caroticus* целиком исключено, а именно на животных с нацело вырезанными сонными артериями вместе с их синусами и начальными участками их разветвлений (*aa. carotis externa, interna et occipitalis*). Кроме того, на тех же животных были проведены опыты с исключением некоторых других рефлексогенных зон.

Эта серия опытов поставлена на девяти животных; на семи кошках исследовался никотин, на одной кошке и одной собаке — анабазин. Опыты с никотином были поставлены на децеребрированных кошках и проводились в следующем порядке: кошка децеребрировалась после предварительной перевязки сонных артерий. Несмотря на перевязку периферические по отношению к лигатурам участки артерии полу-

чали через анастомозы значительное кровоснабжение, так как контрольные опыты показали, что перерезка *carotis* в этом участке давала обильное кровотечение. Дыхание кошки записывалось посредством трахеальной канюли капсулой Маррея на кимографе, и одновременно измерялся объем выдыхаемого воздуха, как это описано в работе В. В. Закусова. Яд, растворенный в 1 см^3 физиологического раствора, вводился через *v. femoralis*; время введения 3". В большинстве случаев вводилось сразу по 0,1 мг никотина (на кошку). Эта доза вызывает значительное возбуждение дыхания, но не дает токсического эффекта и сохраняет приблизительно тот же эффект при повторном введении до 5-6 раз; между двумя инъекциями яда соблюдался промежуток около 15'.

Опыт начинался с инъекции никотина и регистрации силы его действия у данного животного до удаления синусов и нарушения других рефлекторных дуг. Такая инъекция „нормальному“ животному обычно, ради контроля, повторялась. Затем проводилась намеченная операция, и после обычного промежутка времени вновь вводилась та же доза никотина. В большинстве опытов на одном и том же животном производилось несколько операций и после каждой из них испытывалась чувствительность дыхания к никотину. Последовательность операций в различных опытах менялась.

В данной серии опытов нами производились следующие операции: удаление синусов, перерезка вагусов и вырезывание гортани с зевом. Как уже было сказано выше, после перерезки вагусов наблюдавшаяся на „нормальных“ животных начальная остановка дыхания или вовсе отсутствует, или выражена очень слабо, но характер стадии возбуждения у ваготомированных животных заметно не меняется. Только в некоторых случаях, благодаря отсутствию задержки дыхания, общее нарастание дыхательного объема было больше, чем от той же дозы никотина до перерезки вагусов. Таким образом в возбуждающем дыхании действия никотина вагусный аппарат значительного участия не принимает.

Неопределенный результат дали опыты с экстирпацией гортани. При этой операции перерезались пп. *laringei sup.*, удалялась верхняя треть трахеи, гортань, зев, дно рта вместе с языком; в одном случае, кроме того, твердое небо и носовые ходы подвергались кокаинизации. Удаление этой обширной рефлекторной зоны дыхательного тракта мало изменило реакцию животного на внутривенное введение никотина. Первоначальная остановка дыхания оставалась без изменения и после удаления верхних дыхательных путей; стадия возбуждения в некоторых случаях становилась слабее, но вместе с тем продолжительнее, в других оставалась без изменения. В общем полученные результаты не позволяют приписать рефлексам с верхних дыхательных путей значительной роли в реакции дыхания на внутривенное введение никотина.

Наибольшее влияние на фазу возбуждения имела операция удаления каротидных синусов. В опытах с никотином она была проведена на пяти животных. У четырех из них никотин оказался по отношению дыхания значительно менее действительным. Особенно бросается в глаза, что у животных с вырезанными синусами отсутствует бурное начало фазы возбуждения, которое обычно наблюдается при инъекции никотина вслед за предварительной остановкой. У одной из подопытных кошек возбуждение от 0,1 мг вовсе отсутствовало. Однако у трех остальных эта доза оказала некоторое хотя ослабленное возбуждающее действие. Увеличивая же дозу никотина в 2—5

раз, у этих животных удавалось получить даже большее нарастание дыхательных объемов, чем от 0,1 мг до удаления синусов (рис. 1). У одной из пяти кошек удаление синусов вовсе не сказалось на чувствительности дыхательного аппарата к нашей обычной дозе в 0,1 мг. Следует отметить, что после удаления синусов, если предварительно не были перерезаны вагусы, начальная остановка дыхания становилась более продолжительной.

Один опыт, подобно только что описанному, проведен нами на кошке с анабазином. До удаления синусов анабазин в количестве 0,6 мг, введенный в *v. femoralis*, дал сильное возбуждение дыхания и увеличил дыхательный объем (за 2') на 36%. Начальная остановка дыхания длилась 6 секунд. После удаления синусов та же доза анабазина вызвала уже значительно меньшее возбуждение дыхания: наблюдалось учащение, но глубина дыхания даже уменьшилась, и в результате дыхательный объем остался без перемены; зато произошла длительная остановка дыхания — 11 сек. (рис. 2).

Подобный же опыт был поставлен и на собаке. На этом животном удаление синуса при одновременной перерезке вагусов сказалось сильнее как на самом дыхании, так и на чувствительности его к яду, чем это наблюдалось у большинства кошек.

Собака, вес 5100,0 г, под морфийным наркозом. Запись дыхания через трахеотомическую трубку. Во время трахеотомии небольшой эфирный наркоз. Введение в *v. femoralis* 0,2 мг анабазина вызвало кратковременную задержку дыхания, а затем сильное возбуждение. После удаления синусов и перерезки вагусов под эфирным наркозом дыхание стало глубоким, редким и не вполне ритмичным, введение той же дозы анабазина (0,2 мг) не оказало никакого влияния на дыхание (рис. 4). Введенный затем 1 мг анабазина оказал токсическое действие: групповые дыхательные движения с длительными остановками дыхания.

Описанные опыты с удалением каротидных синусов приводят к выводу, что им принадлежит значительная роль в фазе возбуждения дыхания при внутривенном введении никотина и анабазина. Вместе

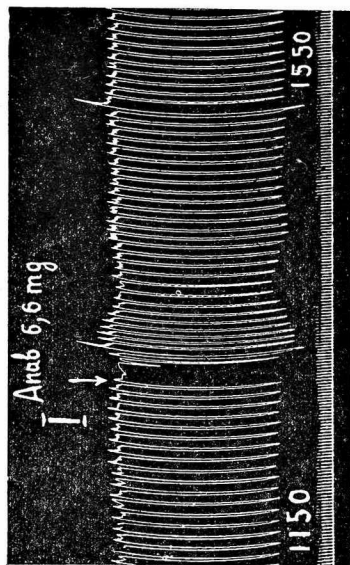
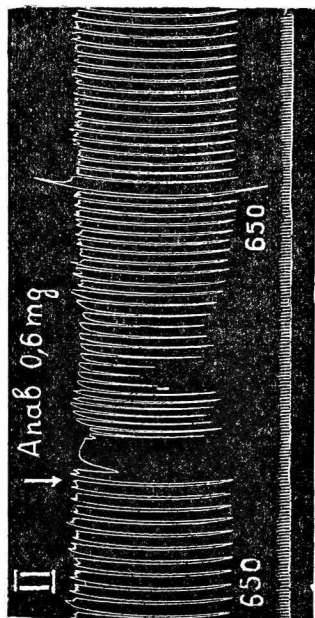


Рис. 2. Децеребрированный кот (вес 4310 г). I — введение в *v. femoralis* 0,6 мг анабазина; II — то же после удаления каротидных синусов. Внизу дан дыхательный объем в см^3 за 2 мин. После удаления синусов анабазин дает более длительную начальную остановку и меньшее возбуждение. Нарастание дыхательного объема отсутствует.

с тем они доказывают, что в опытах на кошках некоторое возбуждающее действие остается и после удаления синусов, из чего необходимо заключить, что по крайней мере у этих животных возбуждение дыхания нашими ядами не принадлежит целиком механизму, в котором участвуют синусы.

Если из изложенных опытов можно с уверенностью заключить о существенной роли каротидных синусов в фазе возбуждения дыхания при резорбтивном действии „ганглионарных ядов“, то из них еще не следует, что возбуждение это является результатом рефлекса с чувствительных нервных окончаний, заложенных в синусах и реагирующих на введенный яд.

Результаты опытов с удалением синусов можно было

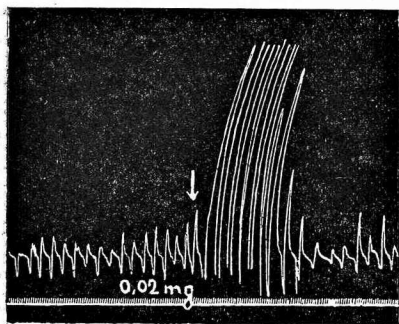


Рис. 3. Собака (вес 5170 г) под морфием (под кожу 0,04). Введение в а. carotis com. 0,02 мг анабазина. Начальная остановка дыхания отсутствует. Внутривенное введение анабазина на той же собаке см. кривую 4.

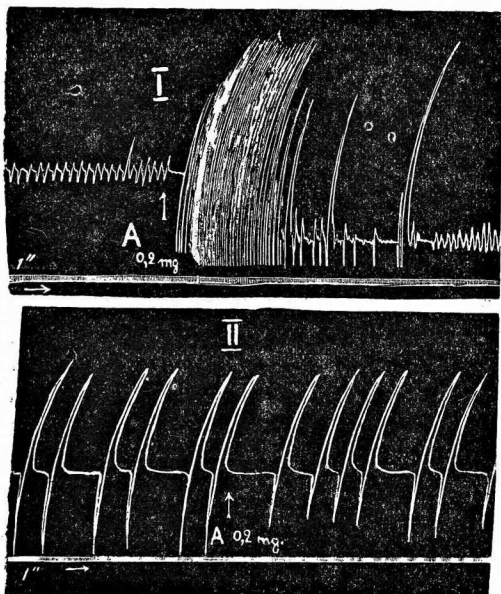


Рис. 4. Собака (вес 5170 г) под морфием (под кожу 0,04). I — введение в v. femoralis 0,2 мг анабазина; II — то же после экстирпации каротид. синусов и перерезки вагусов.

объяснить, допустив наличие постоянных физиологических импульсов, идущих от синуса к дыхательному центру, которые тонизируют его и делают более чувствительным к вводимым ядам.

Опыты с зажатием а. carotis

Дальнейшие опыты имели целью ближе определить механизм участия синусов в реакции дыхания на изучаемые нами яды. Для исключения высказанного предположения, опыты были поставлены таким образом, чтобы не допускать яды к синусу без его вырезания. В опытах на двух кошках это проводилось при введении яда (анабазина) в v. femoralis. Объектом служили те же животные, на которых затем ставились нижеописанные эксперименты с внутриартериальными инъекциями. Кошки были децеребрированы, левая а. carotis вырезана вместе с синусом, ветви правой а. subclaviae, кроме aa. carotis и vertebrales, перевязаны.¹ Анабазин вводился в количестве 0,3 мг, т. е.

¹ В этих условиях, когда перевязаны питающие шею ветви а. subclaviae и вырезана другая а. carotis, снабжение синуса анастомозами меньше, чем на неоперированном животном, и потому зажатие а. carotis выключает синус в большей степени, чем у неоперированного животного.

в дозе, дающей вполне выраженное возбуждение дыхания. Первая инъекция производилась, когда на *a. carotis* находился зажим, спустя несколько минут зажим снимался, и производилась вторая инъекция. Затем снова опыт повторялся при зажатой *carotis*. Произведенные таким образом повторные инъекции показали, что при зажатой артерии анабазин в указанной выше дозе вызывал едва заметное возбуждение, а при некоторых инъекциях вовсе не возбуждал дыхания. Та же доза, введенная в *v. femoralis*, при открытой *carotis* (зажим снят), вызвала у того же животного свой обычный сильный эффект (рис 5).

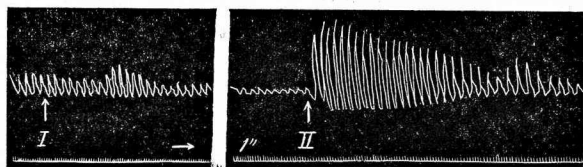


Рис. 5. Децеребрированная кошка (вес 3500 г), вагусы перерезаны, левая *a. carotis* вырезана. I — введение в *v. femoralis* 0,3 мг анабазина при зажатой *a. carotis*; II — введение той же дозы после снятия зажима с *a. carotis*.

Эти опыты являются лишним подтверждением участия синусов в возбуждающем дыхание действии анабазина и говорят в пользу его рефлекторного механизма.

Опыты с внутриартериальным введением яда

В последней серии опытов мы прибегли к внутриартериальным инъекциям, вводя яд или в *a. carotis communis* или в *a. vertebralis*.

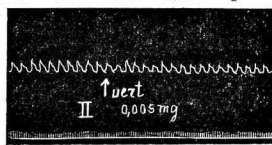
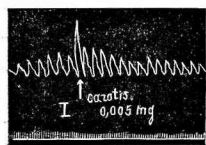


Рис. 6. Децеребрированная кошка (вес 3500 г). Введение анабазина 0,005 мг: I — через *a. carotis*; II — через *a. vertebralis*. В первом случае возбуждение, во втором — нет.

Опыты этой серии были произведены нами с анабазин; объектом служили децеребрированные кошки (всего 7 кошек). Аналогичные опыты с никотином и лобелином были произведены Неймансом с сотрудниками на собаках. В виду того, что мы работали на кошках, нам не пришлось воспользоваться той простой техникой, которой пользовался

Нейманс: впрыскивание в артерию шприцем через тонкую иглу. Артерии кошки, особенно *a. vertebralis*, имеют слишком тонкие

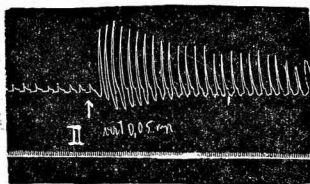
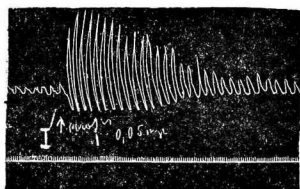


Рис. 7. То же самое животное, что на кривой 6. Внутривенное введение большой дозы анабазина — 0,05 мг: I — через *a. carotis*; II — через *a. vertebralis*. В обоих случаях возбуждение.

стенки и малый диаметр, чтобы посредством уколов делать в них повторные инъекции. Поэтому мы применили иную технику и использовали для введения яда центральный конец *a. axillaris*. Кошка децеребри-

ровалась обычным образом, но вместо лигатуры на правую а. carotis накладывался зажим. Левая а. carotis вместе с синусом в большинстве опытов сразу вырезывалась, в других оставалась перевязанной. Затем отсепарировывалась а. subclavia dextra в месте перехода ее в а. axillaris.

Все ветки ее, кроме аа. carotis и vertebralis (а именно а. mammaria interna, truncus costocervicalis, truncus omocervicalis) перевязывались. Сама а. axillaris также перевязывалась немного отступя к периферии от начала а. vertebralis, и в центральный конец а. axillaris по направлению к сердцу вставлялась канюля, служившая для введения яда. Таким образом вводимый в а. subclavia по направлению к сердцу яд (в объеме 0,2—0,5 см³) мог поступать с током крови только в а. carotis и а. vertebralis. Если мы намеревались делать инъекцию в а. carotis, накладывался зажим на а. vertebralis, для инъекции в а. vertebralis во время впрыскивания зажим накладывался на а. subclavia между аа. carotis и vertebralis. Перед тем как приступить к введению яда, зажим, наложенный во время децеребрации на а. carotis, снимался. Описанная методика позволяла без травмы сосудов вводить яд по желанию или в а. vertebralis, т. е. минуя sinus caroticus, непосредственно к мозгу, или через а. carotis, когда по пути к сосудам головы яд соприкасался с чувствительными окончаниями нерва Neri g'a, заложенными в синусе. Инъекции эти можно было повторять и чередовать друг с другом. Проведенные таким образом опыты показали, что анабазин вызывает у кошки возбуждение дыхания, как при его введении через а. carotis, так и через а. vertebralis, но чувствительность дыхательного аппарата к яду при этих двух способах введения не одинакова. Для того чтобы вызвать явное возбуждение дыхания, вводя анабазин через а.

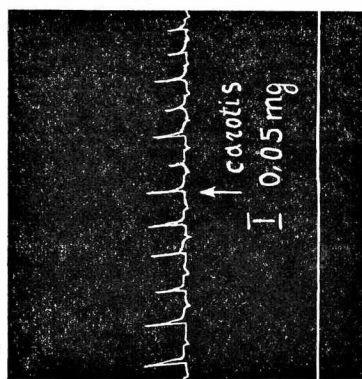
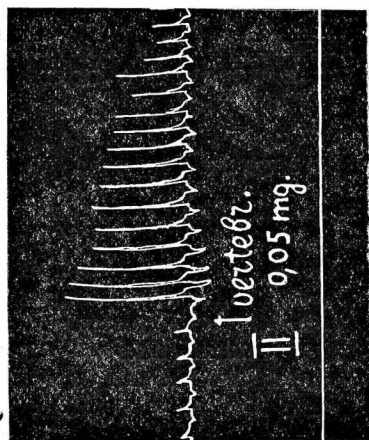
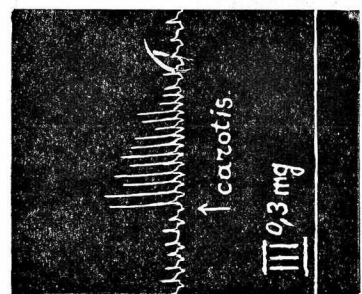


Рис. 8. То же животное, что на кривых 6 и 7, но после денервации синуса. Введение 0,05 мг анабазина: I — через а. carotis (эффекта нет); II — через а. vertebralis — возбуждение; III — введение через а. carotis 0,3 мг анабазина, — доза, дающая несмотря на денервацию синуса, возбуждение дыхания.

carotis, требуется значительно меньшее его количество, чем при введении через а. vertebralis. При инъекции через а. carotis в одном случае реакция уже наблюдалась от 0,0005 мг анабазина, а во всех без исключения случаях от 0,005 мг. Эта последняя доза при введении через а. vertebralis дала возбуждение дыхания, и то слабое, только в одном случае; во всех остальных оказалась недействительной (рис. 6).

Для того чтобы получить верное возбуждение дыхания при введении анабазина через *a. vertebralis*, мы повышали его дозу до 0,05 мг. (рис. 7).

Для выяснения, насколько высокая чувствительность дыхания к анабазину при его введении через *a. carotis* зависит от описанного Неймана¹ рефлекса, нами были поставлены контрольные опыты на четырех кошках с выключением иннервации синуса, причем в двух — путем инъекции раствора новокаина в *adventitia a. carotis* в области синуса.¹ Во всех этих опытах до выключения синуса испытывалась чувствительность к анабазину при введении его через *a. carotis* и через *a. vertebralis*. Результаты этих опытов были совершенно одинаковы. После денервации или анестезии синуса чувствительность дыхания к анабазину, введенному через *a. carotis*, резко падала, а к введенному через *a. vertebralis* оставалась неизменной (рис. 8).

Как указано выше, до денервации синусов введение через *a. carotis* 0,005 мг во всех случаях давало возбуждение дыхания, после же денервации или анестезии дыхание не реагировало даже на 0,05 мг анабазина, введенного этим путем. Таким образом после выключения иннервации синусов введение через *carotis* становилось менее действительным, чем через *a. vertebralis*, так как введенные через эту артерию 0,05 мг анабазина продолжали оказывать свое прежнее действие.

Более интенсивное возбуждающее действие анабазина на дыхание при введении его через *a. carotis* и резкое уменьшение этого действия после денервации синуса свидетельствуют о том, что в механизме его участвует рефлекс с каротидных синусов. После выключения же синуса остается лишь прямое действие яда на дыхательный центр, и для получения его требуется большая доза при введении яда через *a. carotis*, чем через *a. vertebralis*, так как в первом сосуде, как в более крупном, яд в большей степени разбавляется кровью.

Заключение

Опыты с внутриартериальным введением ганглионарных ядов не оставляют сомнения в том, что они вызывают возбуждение дыхания путем рефлекса с *sinus caroticus*, как это утверждает Нейман. Однако наши опыты на кошках не вполне совпадают с выводами Неймана. Во всех наших опытах нам удавалось, правда, применяя несколько большие дозы, получать возбуждение дыхания, вводя яд, минуя синус, путем инъекции в *a. vertebralis*. Это возбуждение не может быть объяснено попаданием яда в синус через анастомозы, так как оно не исчезало при денервации и анестезии синуса. Вряд ли можно допустить, что при этом участвовали рефлекс с каких-либо других рефлексогенных зон, так как возбуждение дыхания наступало непосредственно вслед за введением яда в *a. vertebralis*. Таким образом, судя по опытам на кошках, приходится признать, наряду с рефлексным действием с синуса, и непосредственное возбуждающее действие ганглионарных ядов на дыхательный центр. Это же подтверждают и опыты с удалением синусов. Однако, сопоставляя все наши опыты, можно заключить, что рецепторный аппарат синусов более чувствителен к ганглионарным ядам, чем сами клетки дыхательного центра, и при действии сравнительно небольших доз главное значение в возбуждении дыхательного центра играет рефлекс с синусов.

¹ При механической денервации синуса могло иметь место повреждение ветвей *carotis*, которые имеют у кошки весьма малый калибр.

Совершенно противоположный рефлекс — остановку дыхания — вызывают те же яды с окончаний легочного вагуса. Эти два рефлекса, вызываемые ганглионарными ядами при их резорбтивном действии, взаимно антагонистичны, чем объясняется увеличение первоначальной задержки дыхания при удалении синусов и усилении фазы возбуждения после перерезки вагуса.

При действии сравнительно более высоких доз ганглионарных ядов, наряду с описанными рефлексами, наблюдается непосредственное действие их на дыхательный центр.

Выводы

1. Основной причиной начальной остановки дыхания, наблюдающейся при внутривенном введении ганглионарных ядов (никотина, лобелина, анабазина), является рефлекс с чувствительных окончаний легочных вагусов.

2. В стадии возбуждения дыхания, вызываемой этими ядами, участвует рефлекс с *sinus caroticus*.

3. Ганглионарным ядам присуще также непосредственное возбуждающее действие на дыхательный центр (опыты на кошках), но чувствительность к ним этого центра меньше, чем чувствительность рецепторов каротидных синусов, и при действии сравнительно небольших доз возбуждение дыхания имеет преимущественно рефлекторный характер.

Поступило в редакцию
16 июля 1934 г.

ЛИТЕРАТУРА

1) C. Heymans, J. Bouchard et L. Dautrebande. — Archives internationales de Pharmacodynamie et de Thérapie. 1931, v. XI — 2) В. В. Закусов. Физиол. журнал СССР, т. XVI, № 4, 1933. — 3) В. В. Закусов. О сравнительном действии алкалоидов лобелинового ряда. — В печати, в Трудах ВМА. — 4) H. Wieland. Arch. f. exp. Path. u. Pharmak. 79, 1916. — 5) Winterberg. Arch. f. exp. Path. u. Pharmak. Bd. 43.

BETEILIGUNG DER REFLEKTORISCHEN MECHANISMEN AN DER RESORPTIONSWIRKUNG AUF DIE ATMUNG DER GIFTE DER NIKOTINGRUPPE

von S. V. Anitschkow

Aus der Pharmakologischen Abteilung der Militär-Medizinischen Akademie, Leningrad

1. Die Hauptursache des anfänglichen Atmungsstillstands, welcher bei der intravenösen Einführung von ganglionären Giften (Nikotin, Lobelin, Anabasin) beobachtet wird, ist der Reflex von den sensiblen Endigungen der Lungen-Vagus.

2. Im Stadium der Atmungserregung, welche durch die genannten Gifte hervorgerufen wird, beteiligt sich der Reflex vom Sinus caroticus.

3. Für die ganglionäre Gifte ist ebenfalls eine direkte erregende Wirkung auf das Atmungszentrum eigentümlich (Versuche an Katzen), die Empfindlichkeit gegen dieselben von seiten dieses Zentrums ist geringer, als die Empfindlichkeit der Rezeptoren der Carotidensinus: unter der Wirkung von relativ geringen Dosen hat die Erregung der Atmung vornehmlich einen reflektorischen Charakter.

ГИПЕРПЛАЗИЯ ОСТРОВКОВ ЛАНГЕРХАНСА, ВЫЗЫВАЕМАЯ ИНСУЛИНОМ

Ефрем Болдырев

Pavlov Physiological Institute of the Battle Creek Sanitarium, Battle Creek, Mich., USA

1.

Первый случай увеличения количества островков Лангерханса в поджелудочной железе больного, леченного инсулином, описан Boyd a. Robinson (1) в 1925 г. Они отметили, что у ребенка, страдавшего диабетом и подвергавшегося лечению инсулином, островки, как правило, были больше и содержали большее, чем обычно, число островковых клеток. Этот случай, однако, можно рассматривать лишь как предположительное указание на возможность гиперпластической реакции островков Лангерханса, связанной с введением инсулина.

В 1927 г. Cameron (2) сообщил, основываясь на экспериментах на животных, что нет данных, указывающих на влияние инсулина на относительное количество островков. В 1931 г. Collin (3) и его сотрудники отметили явно гиперпластическую реакцию островков Лангерханса на инъекции инсулина.

Приблизительно в то же время John (4) опубликовал случай, который можно рассматривать как указание на увеличение количества островков вследствие длительного применения инсулина. В 1932 г. Mc Junkin and Roberts (5) высказали диаметрально-противоположное мнение. Mattioli (6), сообщая о действии комбинированного и поочередного применения инсулина и глюкозы, писал: „Si osserva un modico aumento di volume degli isolotti di Langerhans ma in misura minima“.

В 1932 г. автор (7) наблюдал определенную гиперпластическую реакцию островков Лангерханса в случаях применения инсулина в течение длительного периода времени (на собаках). В недавно опубликованной статье De la Vega (8) ссылаются на исследование итальянского автора, писавшего: „Die Ergebnisse bei durch Insulin provozierter Hypoglykaemie sind dementsprechend nach Muggia ein Anwachsen und Vergrößerung der Inseln nach Corraci eine ganz beträchtliche Abnahme derselben“.

Собственные наблюдения De la Vega (8) также указывают, что инсулин вызывает гиперпластическую реакцию островков Лангерханса.

Суммируя литературный материал, мы находим, что 1) большинство исследователей наблюдало заметное увеличение числа и размеров островков Лангерханса после хронической инсулинизации (Collin, E. B. Boldyreff, Muggia, Mattioli, De la Vega); клинические случаи, описанные в литературе (Boyd a. Robinson, John) также подтверждают эти наблюдения; 2) один исследователь не обнаружил данных, указывающих на увеличение количества островков под действием инсулина; 3) двое исследователей констатировали уменьшение числа островков Лангерханса.

По данным Ssobolewa (9) ряд авторов отмечает увеличение числа островков Лангерханса у животных, подвергавшихся действию пилокарпина. И хотя, видимо, он сам не вполне оценивает природу этого явления и не придает ему большого значения, однако его собственные наблюдения подтверждают мнения предыдущих исследователей.

Были описаны также случаи гиперплазии островков после применения адреналина и глюкозы.

De la Vega (8) констатирует, что применение секретина дает подобный же эффект.

2

Heidenhain (10) и другие отметили определенные гистологические изменения в секреторных долях, наступающие при раздражении и секреторной деятельности поджелудочной железы.

Lasowsky (11) описал изменения в секреторных клетках поджелудочной железы, вызываемые применением пилокарпина и секретина. При применении секретина никаких заметных гистологических изменений этим автором не отмечается за исключением некоторого уменьшения размеров зерен зимогена.

Действие пилокарпина выражается в значительных дегенеративных изменениях. В случае комбинированного применения обоих веществ отмечается почти полное истощение секреторных клеток.

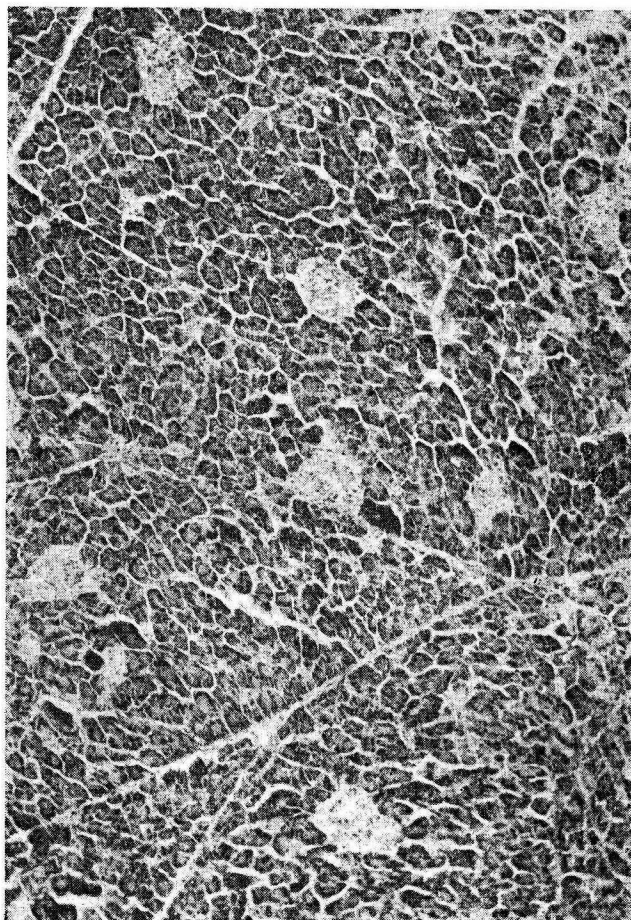


Рис. 1. Гиперплазия островков Лангерханса, вызванная инсулином. Поджелуд. железа собаки (центр. часть). Увеличение 115.

Авторы экспериментально доказали, что химически чистый инсулин является сильным раздражителем блуждающего нерва (12, 13) и мощным возбудителем секреции желудочных желез (12, 14). Поэтому с вероятностью можно ожидать, что инсулин окажет на поджелудочную железу возбуждающее действие посредством 1) вагусной стимуляции панкреатической секреции; 2) секретинной стимуляции или 3) комбинированного действия вышеназванных факторов. Автор (7, 15) провел серию систематических наблюдений над группой позвоночных, а именно рептилий, птиц и млекопитающих, пользуясь кристаллическим и обычным инсулином. При этом была обнаружена определенная разница между внешним видом долей поджелудочной железы контрольных животных и животных, подвергшихся действию инсулина. Секреторные клетки поджелудочной железы растягиваются, внутренняя часть железистых клеток бледнеет, а наружная представляется по контрасту более темной, и зерна зимогена уменьшаются как в отношении числа, так и в отношении размеров. В случаях более сильного инсулинового отравления доли железы почти совершенно запустевают. Интенсивность реакции, повидимому, зависит от чувствительности данного субъекта к действию инсулина.

Действие трех рассматриваемых в этой статье веществ на под-

желудочную железу контрольных животных и животных, подвергшихся действию инсулина. Секреторные клетки поджелудочной железы растягиваются, внутренняя часть железистых клеток бледнеет, а наружная представляется по контрасту более темной, и зерна зимогена уменьшаются как в отношении числа, так и в отношении размеров. В случаях более сильного инсулинового отравления доли железы почти совершенно запустевают. Интенсивность реакции, повидимому, зависит от чувствительности данного субъекта к действию инсулина.

желудочную железу поразительно сходно: все они могут вызвать сильное раздражение секреторных клеток либо путем прямого возбуждения *vagus'a* (пилокарпин), либо путем гуморального возбуждения железы (секретин), либо путем комбинированного действия упомянутых факторов (инсулин); повторное применение этих веществ ведет к гиперплазии островков Лангерханса. Поэтому представляется весьма вероятным, что описанное перераздражение и истощение секреторных клеток является основной причиной, вызывающей гиперпластическую реакцию островков.

3

При хронической инсулинизации малыми и средними дозами инсулина наблюдается сильная гиперпластическая реакция островков Лангерханса (Collin, E. B. Boldyreff, De la Vega). De la Vega считает, что степень гиперплазии зависит от времени и дозировки, и что применение малых доз инсулина в течение короткого периода времени влечет уменьшение количества островков, в то время как применение секретина всегда влечет увеличение роста островков Лангерханса.

Опыты Collin'a и самого автора показывают, однако, что применение малых доз инсулина может вызывать гиперпластическую реакцию островков.

При микроскопическом исследовании поджелудочной железы собаки, подвергавшейся действию инсулина, оказалось, что не только число островков в каждом участке железы больше обычного, но и форма и величина отдельных островков значительно отклоняются от нормы.

Особенно распространен тип мельчайших островков. Число очень больших островков Лангерханса также оказалось значительным. При сравнительном микроскопическом исследовании тех же участков поджелудочной железы инсулированных и контрольных животных, число островков у первых оказалось в 3-4 раза больше.

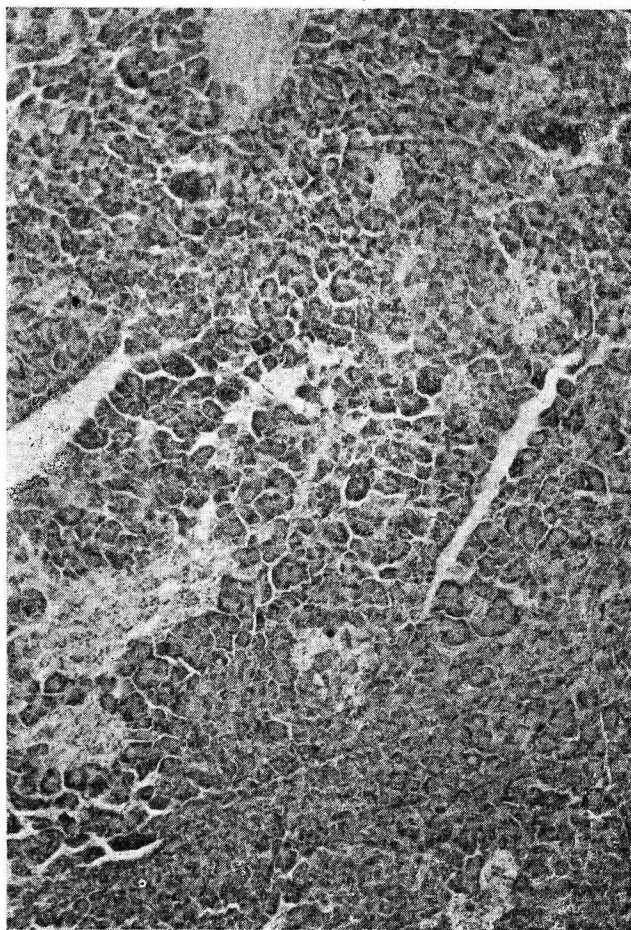


Рис. 2. Гиперплазия островков Лангерханса, вызванная инсулином. Поджелуд. железа собаки (центр. часть). Увеличение 115.

Вызываемая инсулином гиперплазия островков Лангерханса выражается в заметном увеличении числа островков, а также в значительном увеличении размеров отдельных островков, из коих некоторые достигают гигантских размеров и напоминают гигантские клетки, обычно встречающиеся в теле железы.

Вновь образовавшиеся под влиянием действия инсулина островки обладают характерной особенностью — они приобретают или совершенно неправильную, или вытянутую по длине форму. Некоторые из островков Лангерханса могут увеличиваться в 6 раз по сравнению с островками в той же части поджелудочной железы контрольных животных. При этом островки бывают окружены железистыми клетками.

Поступило в редакцию
15 июня 1934 г.

HYPERPLASIA OF THE ISLAND OF LANGERHANS CAUSED BY INSULIN

Ephraim B. Boldyreff

Pavlov Physiological Institute of the Battle Creek Sanitarium, Battle Creek, Mich., USA.

ЛИТЕРАТУРА

- 1) Boyd, G. L. and Robinson, W. L.: Evidence of Regeneration of Pancreas in an Insulin treated case of Diabetes. *Am. J. Path.*, 1: 135—146, 1925. — 2) Cameron G. R.: Regeneration of the Pancreas. *J. Path. & Bacter.*, 30: 713—728, 1927. — 3) Collin R., Drouet P. L., Watrin J. and Florentin, P.: Action histophysiologique de hypoglycémie sur les glandes thyroïde et parathyroïdes, le pancreas, les glandes salivaires et le thymus. *Compt. rend. Soc. biol.*, 58: 64—66, 1931. — 4) John H. J. Hyperinsulinism: Report of a Case. *J. A.M.A.*, 47: 1708—1709, 1931. — 5) Mc Junkin F. A. and Roberts B. E. Effect of Excessive Insulin on the Pancreatic Islets of Young Rats. *Proc. Exper. Biol. & Med.*, 29: 893, 1932. — 6) Mattioli M. Aspetti morfologici delgi organi a secrezione, interna sotto l'influenza di forti ed improvvise iperglicemie. *Morganie*, 74: 859—867, 1932. — 7) Boldyreff E. B.: Contribution to the histophysiology of the pancreas. Effect of insulin on acinus-cells and the distribution of islands. *Arch. f. exper. Zellforschung*, 15: 397—399, 1934. — 8) De la Vega J. F. Physikalische und chemische Reize der innersekretorischen Pankreasteatigkeit. *Ztschr. f. klin. Med.*, 126: 112—118, 1933. — 9) Sobolew L. W. Zur normalen und pathologischen Morphologie der inneren Sekretion der Bauchspeicheldruese. *Virchows Arch. f. path. Anat.*, 168: 91—128, 1902. — 10) Heidenhain R. Beiträge zur Kenntniss des Pankreas. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* 10: 557—632, 1875. — 11) Lasowsky J. M. Zur Mikrophysiologie des exokrinen Pankreas-Pancreas chymus. *Zeitschr. f. exper. Med.*, 1: 87—106, 1: 28. — 12) Boldyreff E. B. New Aspect of the Pancreatic Function in Carbohydrate Metabolism. *Proc. XIV Internat. Physiol. Congr.*, pp. 37—39, 1932. — 13) Boldyreff E. B. and Stewart, J. F. Vagus Control of the Pancreatic Function. *J. Pharmacol. & exper. Therap.*, 46: 407—418, 1932. — 14) Boldyreff E. B. and Stewart J. F.: A Study of Gastric Secretion Caused by Insulin. *J. Pharmacol. & exper. Therap.*, 46: 419—424, 1932. — 15) Boldyreff E. B. Contribution to the histophysiology of the pancreas. Effect of insulin on acinar tissue. *Am. J. Physiol.*, 105: 9, 1933.

О РОЛИ СИМПАТИЧЕСКОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В ИЗМЕНЕНИИ ХРОНАКСИИ ДВИГАТЕЛЬНОГО НЕРВА ПРИ АНОКСЕМИИ

А. М. Воробьев

Из кафедры физиологии Военно-медицинской академии (нач. каф. — проф. Л. А. Орбели)

В предыдущей нашей работе (1) было показано, что у лягушек при аноксемии, вызываемой пребыванием в камере с пониженным барометрическим давлением, хронаксия двигательного нерва (*n. ischiadicus*) претерпевает резкие отклонения как в одну, так и в другую сторону, в зависимости от степени понижения давления. При понижении давления в камере на 300—450 мм Hg ниже атмосферного — у большинства лягушек наблюдалось укорочение хронаксии седалищного нерва; при разрежении же на 500—650 мм Hg — обычным являлось увеличение хронаксии, причем наблюдавшиеся изменения хронаксии не сопровождались какими-либо заметными колебаниями величин реобазы. Указанные изменения хронаксии, как показали специальные контрольные опыты, не являются результатом непосредственного влияния аноксемической крови на нервно-мышечный прибор, а находятся в связи с изменениями, возникающими в головном мозгу, а именно, в промежуточной его части (*thalamus opticus*).

Влияние центров на возбудимость периферических элементов нервной системы изучено, как известно, достаточно хорошо. В исследованиях же Laricque специально было показано, что при искусственном раздражении центров головного мозга изменяется хронаксия двигательных нервов. Участие в этих центральных влияниях на функциональные свойства периферических элементов нервной системы — симпатикуса установлено работами школы проф. Л. А. Орбели (2).

Вопроса о влиянии симпатической нервной системы на хронаксию двигательного нерва при центральном раздражении специально касается недавно вышедшая из лаборатории проф. Орбели работа А. А. Волохова и Г. В. Гершуни (3). В этой работе было установлено, что возбуждение симпатической нервной системы у лягушек, как при непосредственном раздражении промежуточного мозга (*thal. opticus*) наложением кристалла каменной соли, так и при рефлекторных раздражениях с кожи — вызывает укорочение хронаксии седалищного нерва.

С целью выяснения, участвует ли симпатическая нервная система в тех изменениях хронаксии *n. ischiadici*, которые наблюдались в наших опытах при аноксемии, я и предпринял, по предложению проф. Л. А. Орбели, специальные опыты, результаты которых и послужили основанием для настоящего сообщения.

Методика

Опыты производились на лягушках (*Rana temporaria*) в марте — апреле 1933 г. Методика в основном та же, что в работах Гинецинского (4), Гершуни и Волохова (3). У одной группы лягушек перерезались симпатические *rami communicantes* к VII, VIII и IX соматическим нервам, у другой — VII, VIII, IX и (X) нервы, выше места соединения симпатических *rami communicantes*. Таким образом в первом случае мы получали лягушек, у которых седалищный нерв правой стороны соединялся с центральной нервной системой только через соматические волокна, а во втором случае — связь этого нерва с центральной нервной системой осуществлялась лишь через симпатические волокна.

Операция перерезки указанных нервов как у одних, так и у других лягушек, производилась под общим эфирным наркозом, за 1-2 дня до опыта. Перерезка соматических и симпатических волокон, связанных с седалищным нервом, производилась точно так, как это принято в лабораториях проф. Л. А. Орбели. Препаровка лягушек и постановка опытов с аноксемией соответствовали методике, описанной в предыдущем нашем сообщении.

Перед опытом животное фиксировалось на пробковой пластинке спинкой вверх при помощи металлических скобок, осторожно, без поранения лапок. На обеих сторонах перевязывалась бедренная артерия и перерезалась большая часть мышц бедра, благодаря чему ниже лежащие мышцы конечности лишались гуморальной связи с телом животного. Под осторожно отпрепарованные седалищные нервы подводились электроды, которые представляли собой парафиновые пластинки с желобком, на дне которого проходили серебряные, покрытые хлористым серебром две проволоочки, с межполярным расстоянием в 1 см.

Уложенные в желобки электродов¹ нервы заливались легкоплавким парафином. Лягушка с наложенными таким образом на оба пп. *ischiadici* электродами, помещалась затем в камеру, представлявшую собой стеклянный эксикатор, с тубусом в крышке. Через резиновую пробку, герметически вставленную в отверстие тубуса, проводились две пары металлических проволоочек, которые служили для контакта проводов от электродов на нервах с проводами, идущими к разрядной цепи. Через ту же пробку в тубусе крышки эксикатора при проведении две стеклянные трубки: одна для соединения полости эксикатора с ртутным манометром, а другая — с водоструйным насосом, при помощи которого в камере создавалось пониженное барометрическое давление. На дно эксикатора наливалась вода (для обеспечения влажности в камере), а на подставку над водой устанавливалась пластинка с лягушкой.

После закрытия эксикатора крышкой в нем легко было при помощи водоструйного насоса, под контролем манометра, создавать желаемой степени разрежение давления.

На обоих седалищных нервах производились определения реобазы и хронаксии конденсаторным методом, с помощью магазина емкостей (с набором емкостей от 0,001 до 2 микрофард), по схеме Ляника. В разрядную цепь включался шунт с сопротивлением: последовательно — 7000 и параллельно — 3000 см. Ниже шунта (ближе к электродам) включался переключатель, при помощи которого ток посылался то к одному, то к другому нерву. Таким образом оба нерва раздражались поочередно от одной и той же разрядной цепи. При нахождении как реобазы, так и хронаксии каждого нерва, через боковую стенку наблюдались минимальные сокращения мышц пальцев лапки соответствующей стороны. Определение реобазы и хронаксии на каждом нерве производились через равные промежутки (через каждые 10 минут) в течение всего опыта. Реобаза находилась дважды (в начале и в конце каждого определения хронаксии), и если оба определения реобазы совпадали, то определение хронаксии считалось законченным.

Через 40—50 минут после окончания препаровки у лягушки, помещенной в камеру, начиналось повторное определение реобазы и хронаксии поочередно на обоих седалищных нервах, сначала в нормальных условиях (при атмосферном давлении), а затем при аноксемии, вызываемой у лягушки разрежением давления в камере (от 350 до 650 мм Hg ниже атмосферного). Продолжительность пребывания лягушек в условиях пониженного давления не превышала 50—60 минут.

Во всех приводимых ниже протоколах опытов реобаза показана в 0,01 вольта, а хронаксия — в соответствующей емкости, в долях микрофарды.

Результаты опытов

Опыты первой серии, проведенные на лягушках с перерезанными справа симпатическими *rami communicantes* показали, что пребывание в условиях пониженного барометрического давления вызывает у них характерные при аноксемии изменения хронаксии седалищного нерва

¹ Электроды готовились из проволоки одного диаметра с точным межполярным расстоянием в 1 см, благодаря чему одни электроды представляли точную копию других.

(при неизменяющейся реобазе), — только на левой, нормальной стороне. На правой же стороне (десимпатизированной) мы ни разу не наблюдали аналогичных изменений хронаксии нерва.

В этих опытах, обычно уже через 15—20 минут после перехода к пониженному давлению, слева (на стороне нормальной) наблюдались изменения хронаксии седалищного нерва, в то время как справа (на десимпатизированной стороне) хронаксия указанного нерва не изменялась.

Для иллюстрации полученных результатов привожу ниже на табл. 1 несколько протоколов данной серии опытов.

ТАБЛИЦА 1

Левая сторона (нормальная)			Правая сторона (десимпатизированная)		
Время	Реобаза	Хронаксия	Время	Реобаза	Хронаксия

Протокол опыта 21. III 33 г. Лягушка оперирована 20. III. 33 г.

11 ч. 52 м.	22	0,030	11 ч. 50 м.	24	0,029
12 ч. 02 м.	26	0,030	12 ч. 00 м.	25	0,030
12 м.	30	0,025	10 м.	25	0,027
18 м.	29	0,024	20 м.	25	0,025
25 м.	32	0,025	27 м.	25	0,027
30 м.	31	0,024	32 м.	25	0,026
40 м.	30	0,025	42 м.	25	0,027

В 12 ч. 45 м. в камере создано давление на 600 мм Hg ниже атмосферного

12 ч. 50 м.	28	0,026	12 ч. 53 м.	24	0,028
1 ч. 00 м.	32	0,039	1 ч. 02 м.	23	0,027
10 м.	30	0,055	12 м.	23	0,029
20 м.	27	0,105	22 м.	21	0,029
30 м.	29	0,050	32 м.	21	0,030

В 1 ч. 35 м. в камере создано атмосферное давление

1 ч. 40 м.	26	0,100	1 ч. 45 м.	22	0,029
50 м.	27	0,054	55 м.	22	0,030
2 ч. 00 м.	25	0,040	2 ч. 05 м.	21	0,030
10 м.	25	0,050	15 м.	21	0,030
20 м.	23	0,040	25 м.	20	0,030
30 м.	24	0,035	35 м.	20	0,030
40 м.	25	0,035	45 м.	20	0,030

Протокол опыта 26. III. 34 г. Лягушка оперирована 25. III. 33 г.

2 ч. 15 м.	48	0,028	2 ч. 18 м.	50	0,020
25 м.	47	0,028	28 м.	56	0,020
35 м.	46	0,029	38 м.	57	0,020
45 м.	46	0,029	48 м.	57	0,020
55 м.	46	0,030	58 м.	57	0,020

В 3 ч. 00 м. в камере создано давление на 500 мм Hg ниже атмосферного

3 ч. 05 м.	45	0,029	3 ч. 08 м.	58	0,020
15 м.	44	0,021	18 м.	57	0,020
25 м.	44	0,023	28 м.	56	0,020
35 м.	43	0,028	38 м.	56	0,021
45 м.	43	0,035	48 м.	56	0,021
55 м.	43	0,048	58 м.	56	0,021
4 ч. 05 м.	43	0,045	4 ч. 08 м.	56	0,021

Продолжение

Левая сторона (нормальная)			Правая сторона (десимпатизированная)		
Время	Реобазы	Хронаксия	Время	Реобазы	Хронаксия

В 4 ч. 10 м. в камере создано атмосферное давление

4 ч. 15 м.	44	0,036	4 ч. 18 м.	55	0,022
25 м.	45	0,029	28 м.	56	0,022
35 м.	47	0,022	38 м.	54	0,022
45 м.	50	0,025	48 м.	52	0,022
55 м.	55	0,027	58 м.	53	0,022

Опыт 29. III. 33 г. Лягушка оперирована 27. III. 34 г.

2 ч. 45 м.	56	0,024	2 ч. 48 м.	44	0,022
55 м.	54	0,022	58 м.	45	0,024
3 ч. 05 м.	55	0,023	3 ч. 08 м.	44	0,024
15 м.	53	0,022	18 м.	45	0,024
25 м.	54	0,023	28 м.	46	0,024

В 3 ч. 30 м. в камере создано давление на 550 мм ниже атмосферного

3 ч. 35 м.	55	0,020	3 ч. 38 м.	44	0,024
45 м.	54	0,084	48 м.	43	0,024
55 м.	55	0,024	58 м.	42	0,024
4 ч. 05 м.	55	0,085	4 ч. 08 м.	42	0,024
15 м.	55	0,045	18 м.	42	0,024
25 м.	54	0,053	28 м.	41	0,024

В 4 ч. 30 м. в камере создано атмосферное давление

4 ч. 35 м.	56	0,037	4 ч. 38 м.	40	0,025
45 м.	56	0,019	48 м.	40	0,025
55 м.	55	0,017	58 м.	39	0,025
5 ч. 05 м.	56	0,025	5 ч. 08 м.	39	0,025
15 м.	57	0,022	18 м.	39	0,025
25 м.	57	0,027	28 м.	38	0,025

ТАБЛИЦА 2

Левая сторона, нормальная			Правая сторона, с перерезанными соматическими волокнами		
Время	Реобазы	Хронаксия	Время	Реобазы	Хронаксия

Опыт 20. III. 33 г. Лягушка оперирована 18. III. 33 г.

3 ч. 20 м.	23	0,026	3 ч. 25 м.	32	0,028
30 м.	24	0,025	35 м.	33	0,028
40 м.	23	0,025	45 м.	35	0,028
50 м.	25	0,026	55 м.	35	0,028
4 ч. 00 м.	25	0,026	4 ч. 05 м.	34	0,028

В 4 ч. 08 м. в камере создано давление на 350 мм Hg ниже атмосферного

4 ч. 10 м.	22	0,025	4 ч. 15 м.	34	0,029
20 м.	22	0,020	25 м.	33	0,023
30 м.	22	0,014	35 м.	34	0,020
40 м.	21	0,014	45 м.	34	0,011
50 м.	21	0,019	55 м.	34	0,016

Продолжение

Левая сторона, нормальная			Правая сторона с перерезанными соматическими волокнами		
Время	Реобазы	Хронаксия	Время	Реобазы	Хронаксия

В 4 ч. 57 м. в камере создано атмосферное давление

5 ч. 00 м.	21	0,020	5 ч. 05 м.	35	0,021
10 м.	21	0,024	15 м.	36	0,025
20 м.	21	0,029	25 м.	36	0,026
30 м.	21	0,027	35 м.	36	0,028
40 м.	21	0,028	45 м.	36	0,025
50 м.	21	0,028	55 м.	36	0,029

Опыт 5. IV. 33 г. Лягушка оперирована 3. IV. 33 г.

11 ч. 20 м.	30	0,046	11 ч. 23 м.	44	0,044
30 м.	32	0,045	33 м.	45	0,046
40 м.	35	0,044	43 м.	45	0,045
50 м.	34	0,045	53 м.	45	0,046
12 ч. 00 м.	34	0,045	12 ч. 03 м.	45	0,046

В 12 ч. 06 м. в камере создано давление на 500 мм Hg ниже атмосферного

12 ч. 10 м.	35	0,045	12 ч. 13 м.	47	0,045
20 м.	36	0,097	23 м.	47	0,060
30 м.	35	0,070	33 м.	48	0,065
40 м.	34	0,057	43 м.	47	0,067
50 м.	35	0,065	53 м.	48	0,050

В 12 ч. 57 м. в камере создано нормальное давление

1 ч. 00 м.	33	0,050	1 ч. 03 м.	47	0,047
10 м.	33	0,046	13 м.	48	0,039
20 м.	33	0,043	23 м.	48	0,040
30 м.	32	0,042	33 м.	46	0,043
40 м.	33	0,043	43 м.	46	0,044

Опыт 7. IV. 33 г. Лягушка оперирована 6. IV. 33 г.

12 ч. 50 м.	35	0,051	12 ч. 55 м.	46	0,055
1 ч. 00 м.	38	0,052	1 ч. 05 м.	48	0,056
10 м.	37	0,050	15 м.	47	0,055
20 м.	36	0,050	25 м.	48	0,056

В 1 ч. 28 м. в камере создано давление на 600 мм Hg ниже атмосферного

1 ч. 30 м.	35	0,050	1 ч. 35 м.	46	0,056
40 м.	35	0,070	45 м.	46	0,075
50 м.	36	0,077	55 м.	47	0,110
2 ч. 00 м.	33	0,105	2 ч. 05 м.	49	0,108
10 м.	30	0,110	15 м.	47	0,100

В 2 ч. 17 м. в камере создано атмосферное давление

2 ч. 20 м.	32	0,100	2 ч. 25 м.	44	0,120
30 м.	33	0,080	35 м.	45	0,098
40 м.	33	0,075	45 м.	44	0,090
50 м.	35	0,083	55 м.	45	0,075
3 ч. 00 м.	36	0,068	3 ч. 05 м.	46	0,078
10 м.	36	0,060	15 м.	46	0,065

Отсутствие изменений хронаксии седалищного нерва на десимпатизированной стороне при аноксемии, вызываемой понижением давления в камере, дало уже положительный ответ на вопрос о том, не распространяются ли влияния, исходящие из центральной нервной системы, и изменяющие хронаксию нервов, по симпатическим путям.

Полное подтверждение этому мы находим в результатах второй серии наших опытов.

Эти опыты были поставлены на лягушках, у которых справа были перерезаны только соматические волокна (VII, VIII, IX и X), следовательно у этих лягушек связь седалищного нерва с центральной нервной системой осуществлялась только при посредстве симпатической нервной системы (через *rami communicantes sympathici*).

Опыты на таких лягушках показали, что при аноксемии, вызывавшейся в наших опытах понижением в камере барометрического давления, — изменения хронаксии протекали на обоих nn. *ischiadici*.

Из протоколов, приведенных в таблице 2, видно, что при понижении давления в камере, на правой стороне (на стороне с перерезкой только соматических волокон) возникают такие же изменения хронаксии, как и на левой, нормальной стороне.

Выводы

На основании результатов проведенных опытов мы приходим к следующим выводам:

1. Для осуществления изменений хронаксии двигательного нерва, которые наблюдаются при аноксемии, вызываемой понижением барометрического давления, достаточно связи этого нерва с центральной нервной системой через посредство только симпатической нервной системы.

2. При наличии связи двигательного нерва с центральной нервной системой только через соматические волокна (при перерезке всех симпатических путей), указанный эффект не обнаруживается в пределах испытанных нами условий (пребывание лягушек в условиях пониженного давления на 350—650 мм Hg ниже атмосферного в течение 40—60 минут).

В заключение приношу благодарность профессору Леону Абгаровичу Орбели за предоставленную возможность проводить настоящую работу под его непосредственным руководством.

Поступило в редакцию

20 августа 1934 года

ЛИТЕРАТУРА

- 1) Воробьев А. М. — Физиологический журнал СССР, т. XVII, вып. 3, 1934 г.
- 2) Орбели Л. А. Физиологический журнал СССР, т. XV, стр. I, 1932.
- 3) Волохов А. А. и Гершуни Г. В. Физиологический журнал СССР, т. XVI, вып. I, стр. 131, 1933.
- 4) Гипецинский. Физиологический журнал СССР.

UEBER DIE ROLLE DES SYMPATHISCHEN NERVENSYSTEMS IN DER VERÄNDERUNG DER CHRONAXIE DES MOTORISCHEN NERVEN BEI ANOXAEMIE

von A. M. Worobiew

Aus der Physiologischen Abteilung der Militär-Medizinischen Akademie (Vorstand der Abteilung — Prof. L. A. Orbeli)

1. Für das Zustandebringen der Veränderungen der Chronaxie des motorischen Nerven, welche bei der Anoxaemie beobachtet werden, die durch

die Herabsetzung des barometrischen Druckes hervorgerufen wird, genügt der Zusammenhang des Nerven mit dem Zentralnervensystem durch die Vermittelung des sympathischen Nervensystems allein.

2. Beim Vorhandensein einer Verbindung des motorischen Nerven mit dem Zentralnervensystem durch die somatischen Fasern allein (bei der Durchtrennung sämtlicher sympathischer Bahnen) wird der erwähnte Effekt in den Schranken der von uns nachgeprüften Bedingungen (Verbleiben der Frösche im Laufe von 50.—60 Minuten in Bedingungen eines um 350—650 mm Hg herabgesetzten atmosphärischen Druckes) nicht nachgewiesen.

ОГЛАВЛЕНИЕ

XVII тома „Физиологического журнала СССР имени Сеченова“

Выпуск I

	Стр.
1. Н. П. Резвяков (Иванов). Об инкременте и декременте волны возбуждения при поляризации нерва постоянным током в связи с правилом „все или ничего“	1
2. Ю. М. Уфлянд и Н. А. Шошина (Ленинград). Влияние перемены направления раздражающего тока на кривую утомления	7
3. Л. В. Латманисова и Н. М. Шамарина (Ленинград). Влияние подпорогового раздражения на лабильность нерва и мышцы	18
4. С. М. Дионесов, А. В. Лебединский и Я. П. Турцаев (Ленинград). О влиянии рефлекторных (холодовых) раздражителей на чувствительность темноадаптированного глаза к свету	23
5. О. К. Марцинкевич и В. В. Петровский (Астрахань). О комбинированном действии условного тормоза и дифференцировки	32
6. Д. Э. Каган (Харьков). Влияние присутствия желчи в кишечнике на выход ее в двенадцатиперстную кишку	38
7. Паша Эфенди (Ставрополь, Кавк.). Сравнительное влияние панкреатина на казеин и желатину	45
8. Н. Ф. Попов, Е. И. Шмакова и В. И. Кузнецова (Москва). Функция поджелудочной железы у телят при различных кормах	52
9. Н. Ф. Попов, Е. И. Шмакова и В. И. Кузнецова (Москва). Кишечный сок у телят при различных кормах	63
10. Э. И. Эстрин (Москва). К получению высокоактивного препарата суммарного пролана из мочи беременных женщин и „пролана А“ из мочи женщин, больных генитальной карциномой	67
11. Н. М. Анашкин (Казань). О приспособительной окраске амфибий	74
12. С. Н. Брайнес и С. И. Гальперин (Ленинград). Митогенетическое излучение симпатического нерва кошки (предварительное сообщение)	81
13. В. Новак (Астрахань). О влиянии изменения реакции среды на сосуды и сосудодвигательные нервы	84
14. А. М. Мелик-Меграбов (Одесса). К вопросу о газобмене сердечной мышцы	89
15. С. Капланский и Н. Болдырева (Москва). К вопросу о регуляции минерального обмена у гомеоосмотических рыб при изменении минерального состава воды	96
16. Л. М. Модель, М. Г. Кузин и З. В. Аншмид (Москва). Пищевые режимы и почечная регуляция кислотно-щелочных сдвигов	100
17. С. И. Банайтис и В. В. Оппель (Ленинград). О некоторых изменениях химизма конской крови после быстрого бега	112
18. С. В. Цыганков (Одесса). К вопросу о внутривенном введении кислорода	124
19. Е. В. Линдквист (Ленинград). К характеристике травы <i>Pedicularis palustris</i> в ботаническом, химическом и фармакологическом отношении	131
20. А. И. Мохначева (Ленинград). Влияние трикрезола и хлоретона на пресорное действие адреналина	142
21. П. М. Субботин (Ленинград). О чувствительности изолированных сердец серых крыс к адреналину	149

Выпуск 2

1. Редакция. Памяти Владимира Сергеевича Гулевица	165
2. А. А. Волохов, Г. В. Гершуни и А. В. Лебединский (Ленинград). Об электрическом раздражении органа слуха	168

	Стр.
3. И. С. Беритов (Тифлис). Исследование индивидуального поведения собаки (1. Проблема и метод)	176
4. И. Беритов и М. Церетели (Тифлис). Исследование индивидуального поведения собаки (Сообщ. II. Об условиях возникновения и изменения индивидуального поведения)	184
5. С. Л. Левин (Ленинград). Об особенностях условно-рефлекторной деятельности в гипнотических состояниях у детей (Сообщ. I)	196
6. Г. Н. Сорохтин, К. Ю. Тургель и О. П. Минут-Сорохтина (Минск). О сочетательных ваготропных рефлексах сердца (Сообщ. I. Сочетательный рефлекс Dagnini-Aschner'a)	207
7. В. П. Петропавловский (Москва). К методике условно-двигательных рефлексов	217
8. Д. А. Бирюков (Ростов н/Д). О безусловном слюноотделении на воду у человека	227
9. Д. А. Бирюков (Ростов н/Д). Дальнейшие материалы к вопросу о функции главных слюнных желез человека	235
10. В. А. Шепелева (Харьков). К характеристике процесса, вызывающего изменения состава слюны при длительной работе железы	243
11. Б. И. Трусевич (Минск). Материалы к изучению желудочной секреции при голодании	249
12. М. П. Бресткин и Н. С. Молчанов (Ленинград). Влияние местных тепловых процедур на секреторную функцию желудка	253
13. А. Э. Шарпенак (Москва). Аминокислотный состав важнейших пищевых белков (Сообщ. I. Теоретическая часть)	264
14. О. Н. Балашова, В. В. Львова, Е. М. Соловьева и А. Э. Шарпенак (Москва). Аминокислотный состав важнейших пищевых белков. (Сообщ. II. Метод определения аминокислотного состава белков)	268
15. О. Н. Балашова, В. В. Львова, Е. М. Соловьева и А. Э. Шарпенак (Москва). Аминокислотный состав важнейших пищевых белков [Сообщ. III. Аминокислотный состав белков мяса (говядины)]	277
16. Ю. М. Гефтер и Р. Я. Юделович (Москва). Случай 20-дневного голодания	287
17. А. А. Зубков (Москва). Материалы к сравнительной физиологии сердца (Сообщ. I. Анатомия сердца виноградной улитки)	293
18. А. А. Зубков (Москва). Материалы к сравнительной физиологии сердца. (Сообщ. II. Роль центральной нервной системы в сердечной деятельности виноградной улитки)	299
19. А. А. Зубков (Москва). Материалы к сравнительной физиологии сердца (Сообщ. III. Предварительные данные по фармакологии иннервации сердца улитки)	307
20. А. В. Тонких (Ленинград). Аксон-рефлекс с передних конечностей на сердце	313
21. С. В. Аничков (Ленинград). О действии ваго- и симпатикотропных ядов на различные узлы сердца	318
22. Б. И. Трусевич (Минск). Влияние ваготропных ядов на искусственную желудочковую экстрасистолию	330
23. Н. П. Резвяков (Иваново). К вопросу о декременте волны возбуждения при парабозе	336
24. С. А. Комаров (Казань). Зависимость относительной рефракторной фазы нерва от характера электрического раздражения (направления индукционного удара)	341
25. И. А. Ветохин (Пермь). Пружинная закрепка бумаги на кимографе	351
26. Е. И. Синельников и Т. П. Гугель-Морозова (Одесса). Новая методика изучения влияния изменения температуры крови на тепловые центры межточного мозга	353
27. Т. Д. Арефьева, Е. Я. Венедиктова, Г. Е. Владимиров, Г. А. Дмитриев, О. С. Ильина, Н. Ф. Стожкова и А. П. Уринсон (Ленинград). Водно-солевой режим для работающих в горячих цехах	361
28. Л. В. Латманизова (Ленинград). Влияние фосфатов на изменения хрониксии мышц человека при работе	377
29. Е. М. Беркович (Макеевка). Влияние аниона HCO_2 на обмен веществ в мышцах	383
30. <u>Л. П. Брюллова</u> (Ленинград). К вопросу о гемолитическом действии углеводородов	389
31. М. Л. Рохлина (Москва). Содержание различных компонентов в крови у кур в связи с яйценоскостью	392

Выпуск 3

Стр.

1. Редакция. К 30-летию научной деятельности профессора Л. А. Орбели	
2. А. А. Лихачев и С. В. Аничков (Ленинград). О ритмических изменениях тонуса изолированной кишки кошки при одновременном воздействии симпатико- и парасимпатикотропных ядов	409
3. В. И. Воячек и К. М. Хилов (Ленинград). О попытке экспериментального изучения профилактики морской болезни	415
4. Н. Н. Аничков (Ленинград). О некоторых особенностях накопления веществ в ретикуло-эндотелиальной системе	422
5. А. В. Леонтович (Москва). Аммонiuм-цикрат как предварительный фиксаж для, прижизненной окраски	430
6. В. В. Савич (Ленинград). Водный обмен и снотворные	433
7. Б. И. Збарский (Москва). Роль эритроцитов в обмене белков. (Сообщ. I)	439
8. Б. И. Збарский и Л. Р. Зубкова (Москва). Роль эритроцитов в обмене белков (Сообщ. II. Распределение аминокислота между эритроцитами и плазмой)	442
9. Ю. М. Гефтер (Ленинград). О роли аммиака в животном организме	446
10. И. Беритов, М. Церетели и М. Ахметели (Тифлис). Исследование индивидуального поведения собаки. (Сообщ. III. О приспособлении молодых щенков к изменениям обычной обстановки)	455
11. П. С. Купалов и Г. В. Скипин (Ленинград). Секретция подчелюстной слюнной железы при различных раздражениях церебрального нерва индукционным током	464
12. В. Борсук, Н. Вержбинская, Е. Крепс, Н. Михельсон и В. Стрельцов (Ленинград). О влиянии раздражения симпатикуса на химический состав и физико-химические свойства скелетной мышцы	474
13. Д. С. Воронцов (Казань). К методике струнного гальванометра	487
14. А. Г. Гинецинский и А. А. Линдберг (Ленинград). О влиянии алкалоидов группы стрихнина на сердце	499
15. Е. И. Синельников, Р. О. Файтельберг, Д. Н. Душко и Т. П. Гугель-Морозова (Одесса). Влияние изменений температуры крови на вегетативные центры промежуточного мозга	513
16. Х. С. Коштойац, В. А. Музыкантов и Р. Л. Митрополитанская (Москва). Материалы к сравнительной физиологии гладкой мускулатуры кишечника амфибий в различные периоды индивидуального развития	528
17. Б. М. Завадовский (Москва). К теории и практике искусственной течки и овуляции у сельскохозяйственных животных	535
18. А. М. Андреев, А. А. Волохов и Г. В. Гершуни (Ленинград). Об электрической возбудимости органа слуха	546
19. С. М. Дионесов, Л. Т. Загоруйко и А. В. Лебединский (Ленинград). О взаимоотношении между центральным и периферическим зрением	560
20. М. Я. Галвяло и Л. П. Сучкова-Нечаева (Ленинград). Каталазное действие различных составных частей эритроцитов и некоторые искусственные каталазные системы	567
21. А. Ю. Харит и И. И. Федоров (Ленинград). К вопросу об окислительно-восстановительных процессах при мышечной работе. (Сообщ. I. Изменение окислительно-восстановительного потенциала при мышечной работе)	589
22. В. М. Карасик (Ленинград). К учению о диспное у лягушки (Сообщ. II)	600
23. Н. В. Лазарев и А. И. Брусиловская (Ленинград). О зависимости действия летучих наркотиков от экспозиции и концентрации	611
24. Н. Ф. Попов (Москва). Состояние вегетативных функций при разобщении центральных и периферических нервных образований	620
25. Н. И. Проннер (Москва). Роль временного холодового выключения на центральной нервной системе в изучении физиологического механизма судорожного приступа	634
26. Г. Г. Куватов, С. А. Харитонов и А. А. Ющенко (Москва). Временное выключение на коре больших полушарий	639
27. Н. В. Раева и Е. Я. Раппопорт (Москва). Чувствительные пути в моторике (Сообщ. III. Значение задних столбов в условно-рефлекторных связях)	644
28. П. К. Анохин (Горький). Материалы к проблеме центра и периферии в физиологии нервной деятельности (Сообщ. I. Экспериментальные изменения филогенетических связей в системе блуждающего нерва)	653
29. М. П. Бресткин и Н. С. Молчанов (Ленинград). Влияние деаермии на моторную функцию желудка	676

Выпуск 4

Стр.

1. И. Беритов, Н. Бебуришвили и М. Церетели (Тифлис). Исследование индивидуального поведения собаки (Сообщ. IV. О приучении щенка открывать закрытый проход)	688
2. И. Беритов и М. Церетели (Тифлис). Исследование индивидуального поведения собаки. (Сообщ. V. О прочности и активности индивидуального поведения)	698
3. О. П. Минут-Сорохтина, Г. Н. Сорохтин и К. Ю. Тургель (Минск). О сочетательных ваготропных рефлексах сердца (Сообщ. II. Сочетательная респираторная аритмия)	707
4. О. П. Минут-Сорохтина (Минск). Влияние головного мозга на спинномозговые рефлексы лягушки.	718
5. Ф. П. Петров (Ленинград). Действие ионов калия и кальция на функции спинного мозга	729
6. С. А. Комаров (Казань). К динамике экзальтационной фазы	743
7. П. Анохин и А. Иванов (Горький). Материалы к проблеме центра и периферии в физиологии нервной деятельности. (Сообщ. II. Экспериментальные изменения филогенетических отношений в области спинномозговой иннервации)	751
8. П. П. Гончаров и И. Р. Петров (Ленинград). О центральной регуляции кровообращения и дыхания	764
9. Д. А. Бирюков (Ростов н/Д). К вопросу о водяном рефлексе у собак	778
10. А. Э. Шарпенак, О. Н. Балашова и Е. М. Соловьева (при участии О. М. Корицкой) (Москва). Аминокислотный состав важнейших пищевых белков (Сообщ. IV. Аминокислотный состав белков куриного яйца)	788
11. А. Э. Шарпенак, О. Н. Балашова и Е. М. Соловьева (Москва). Аминокислотный состав важнейших пищевых белков. (Сообщ. V. Об оптимальном аминокислотном составе пищевых белков)	799
12. В. М. Василевский (Харьков). Влияние щелочи на секрецию желчи	805
13. С. В. Андреев и С. И. Георгиевский (Москва). О секреции кишечного сока в зависимости от рода пищи	810
14. Ф. Д. Василенко (Москва). Сравнительные данные о центральной регуляции тонуса пищеварительного тракта у различных животных	823
15. Н. Г. Беленький и В. А. Музыкантов (Москва). Материалы к сравнительной физиологии гладкой мускулатуры кишечного тракта	832
16. Н. Н. Зайко и М. В. Иконев (Ленинград). О взаимодействии передней доли гипофиза и щитовидной железы в условиях парабриоза	846
17. М. Е. Маршак (Москва). О функциональных изменениях в организме человека при длительной мышечной работе	853
18. Н. И. Каль, К. Х. Кекчеев и А. В. Пашуканис (Москва). О точности движений рук	862
19. И. Е. Стерин (Ленинград). О парадоксальном действии кальция и кальций-кальцевой контрактуры изолированного сердца лягушки	869
20. Н. В. Голяховский (Саратов). О значении активной реакции среды для действия ядов	878
21. А. М. Преображенский (Харьков). О влиянии веществ группы пилокарпина (пилокарпина, ареколина, физостигмина) на щелочные резервы и сахар крови	886
22. Н. С. Харченко (Сталино). Действие пиридина на сердце теплокровных	896
23. Межкраевая Северо-Кавказская конференция по животноводству	900

Выпуск 5

1. Эзрас Асратян. Влияние пищевого безусловного рефлекса на соответствующие условные рефлексы	903
2. И. Беритов. Исследование индивидуального поведения собаки. (Сообщ. VI. О поведении собаки во время овладения пищей)	912
3. Н. В. Зимкин. Значение присоединения постороннего агента при хроническом угашении условного рефлекса	921
4. В. В. Петровский и Ю. П. Федотов. О соотношении размеров условного и безусловного слюноотделения и о влиянии условного рефлекса на безусловный	931
5. П. Анохин и А. Иванов. Материалы к проблеме центра и периферии в физиологии нервной деятельности. (Сообщ. III. Сравнительная оценка восстановления чувствительной и двигательной функции при анастомозе блуждающего нерва.	938

	Стр.
6. А. И. Раппопорт. Прямая и непрямая возбудимость мышц при длительных раздражениях	944
7. Ибрагим Валидов. К анализу утомления в нервно-мышечном препарате	950
8. Ф. П. Петров. Об изменении тонуса мышц при термическом воздействии на спинной мозг	962
9. Л. В. Латманисова. Хронаксия и тонус скелетных мышц	967
10. А. М. Воробьев. О влиянии аноксемии на хронаксию двигательного нерва	972
11. А. П. Жуков и Н. Ф. Попов. Хронаксия периферического аппарата у собак при нарушении центробежной иннервации вегетативной нервной системы	983
12. М. Е. Маршак и А. Г. Шлыкова. Зрительная хронаксия при динамической и статической работе	994
13. С. М. Дионесов, Б. Д. Кравчинский и С. И. Прикладовицкий. Токсическое действие высоких давлений кислорода на животный организм. (Сообщ. I. Зависимость между высотой давления кислорода, длительностью экспозиции и характером наступающих патологических явлений)	1004
14. И. М. Иванов, Б. Д. Кравчинский, С. И. Прикладовицкий и В. Р. Сонин. Токсическое действие высоких давлений кислорода на животный организм. (Сообщ. II. Анализ судорожных припадков при кислородном отравлении)	1019
15. М. Н. Зарх. Митогенетическое излучение мочи и влияние на него физической работы	1036
16. Е. И. Люблина и А. Г. Понугаева. Ортостатическая проба как один из методов исследования состояния утомления (Сообщ. III. О корреляции изменения минутного объема крови с реакцией сердечно-сосудистой системы на ортостатическую пробу при работе	1039
17. С. П. Рончевский. К вопросу об исследовании адаптации при психопатологических состояниях	1043
18. Н. В. Тимофеев. Изменения остроты вкуса под влиянием некоторых физиологических состояний	1053
19. Д. Е. Кроль-Лифшиц и Н. В. Тимофеев. Характер реакции на вкусовые раздражители у собак в связи с изменениями консистенции раствора	1059
20. А. Э. Шарпенак, О. Н. Балашова, В. Ф. Марченков, С. Е. Меншутин, М. И. Равич-Щербо, Я. М. Фельдт и И. Б. Фридлянд. Аминокислотный состав органов и тканей человеческого организма (Сообщ. I. Аминокислотный состав белков мышц мальчика-подростка)	1070
21. А. П. Бархаш. Распределение аминоказота между эритроцитами и плазмой при экспериментальной анемии у кроликов	1078
22. И. А. Дубовик. Влияние продуктов распада щитовидной железы на метаморфоз аксолотля	1085
23. М. М. Лихачев. О получении алколоида курарина из кураре	1093
24. И. И. Пономарев. О количественном соотношении между токсическим и прессорным действием кристаллического адреналина	1096

Выпуск 6

1. Л. А. Орбели (Ленинград). О взаимоотношениях афферентных систем	1105
2. А. А. Ухтомский (Ленинград). Возбуждение, утомление, торможение	1114
3. М. К. Петрова (Ленинград). О комбинированном действии брома и кофеина на изолированный больной пункт в кожном анализаторе коры полушарий и на общее поведение собаки сильного возбудимого типа самца-кастрата	1128
4. К. М. Быков (Ленинград). Влияние коры мозга на тканевые процессы	1149
5. М. А. Усиевич (Ленинград). Как отражается деятельность коры больших полушарий на работе внутренних органов (Сообщ. I. Деятельность коры больших полушарий и работа почек)	1160
6. Н. А. Рожанский (Ростов н/Д). Проблема структуры в исследовании центральной нервной системы	1181
7. И. Беритов (Тифлис). Исследование индивидуального поведения собаки. (Сообщ. VII. Динамика индивидуального поведения)	1186
8. А. К. Ленц (Минск). Условные слюноотделительные рефлексы человека в сопоставлении с данными сознания испытуемого субъекта	1198

	Стр.
9. Э. Асратян (Ленинград). К вопросу о локализации центральной части рефлекторной дуги двигательного оборонительного условного рефлекса. .	1216
10. П. Анохин и Е. Стреж (Горький). Изучение динамики высшей нервной деятельности. (Сообщ. VI. Характеристика рецептивной функции коры больших полушарий в момент действия безусловного раздражителя.	1225
11. М. А. Панкратов (Ленинград). О взаимоотношении болевой и тактильной чувствительности.	1238
12. Л. А. Андреев (Montreal, Canada). Способность различения тонов высокой частоты у собак.	1248
13. А. А. Волохов и Г. В. Гершуни (Ленинград). Об электрической возбудимости органа слуха. О воздействии переменных токов на непораженный слуховой прибор.	1259
14. И. П. Байченко, А. Н. Крестовников и Н. Н. Лозанов (Ленинград). Влияние вегетативной нервной системы на центр вестибулярного нерва.	1272
15. А. М. Воробьев и Г. В. Фольтборт (Харьков). О значении пилорической части желудка для деятельности фундальных желез.	1281
16. В. Н. Болдырев (Battle Creek, Mich. U.S.A.). Сухие пищеварительные соки в „живом“ виде, их свойства, способы добывания и заготовления впрок. .	1292
17. П. С. Купалов и Г. В. Скипин (Ленинград). Соотношение между частотой раздражения и величиной секреции подчелюстной слюнной железы. .	1301
18. Х. С. Коштойац и Р. Л. Митрополитанская (Москва). Материалы к физиологии животных в онтогенезе. (Сообщ. I. Об автоматии кишечника зародыша человека)	1309
19. А. М. Рябиновская (Москва). Материалы к физиологии животных в онтогенезе. (Сообщ. II. Характер сокращения скелетной мышцы млекопитающих в различные периоды постэмбрионального развития)	1314
20. Н. П. Говоров и В. В. Савич (Ленинград). О механизме действия спонтанных на кишечную секрецию.	1318
21. С. В. Аничков (Ленинград). Участие рефлекторных механизмов в резорбтивном действии на дыхание ядов группы никотина.	1323
22. Е. Болдырев (Battle Creek, Mich. U.S.A.). Гиперплазия островков Лангерханса, вызываемая инсулином.	1333
23. А. М. Воробьев (Ленинград). О роли симпатической нервной системы в изменении хронаксии двигательного нерва при анорексии.	1337





175
6

За редактора С. М. ДИОНЕСОВ.

Технический редактор И. К. НУРМСОН

Сдано в производство 16/X 1934 г. Подписано к печати 23/XII 1934 г. Ленбиомедгиз № 100/л.
Тираж 1550 экз. Ленгорлит № 33677. Заказ № 2158. Формат бумаги 72 × 110 см. 23,36 авт. листов.
(132192 тип. знак, в 1 бум. листе) Бум. листов 7¹/₂.

2-я типография „Печатный Двор“ треста „Полиграфкнига“, Ленинград, Гатчинская, 26.

38