

# ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ИМЕНИ И. М. СЕЧЕНОВА



Основатель журнала И. П. ПАВЛОВ



Редколлегия:

Проф. Ю. М. ГЕФТЕР, С. М. ДИОНЕСОВ (зам. ответ. редактора), проф. Б. И. ЗБАРСКИЙ, заслуж. деятель науки проф. А. А. ЛИХАЧЕВ, заслуж. деятель науки акад. Л. А. ОРБЕЛИ, заслуж. деятель науки акад. А. В. ПАЛЛАДИН, проф. И. П. РАЗЕНКОВ, заслуж. деятель науки проф. А. Д. СПЕРАНСКИЙ, акад. А. А. УХТОМСКИЙ, Л. Н. ФЕДОРОВ (ответ. редактор)

1284  
511 34

Редакционный совет

- |                                                                                                                                                                                                                                                                  |                                                                                                |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1) Общая и экспериментальная физиология:<br>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. Фольбогт, заслуж. деятель науки проф. Л. С. Штерн. | 3) Эволюционная физиология:<br>проф. Х. С. Коштоянц, проф. Е. М. Крепс.                        |
| 2) Физиология труда:<br>проф. К. М. Быков, проф. М. И. Виноградов, проф. Э. М. Каган, Д. И. Шатенштейн.                                                                                                                                                          | 4) Зоотехническая физиология:<br>проф. Б. М. Завадовский, академик А. В. Леонтович.            |
|                                                                                                                                                                                                                                                                  | 5) Биохимия и физиология питания:<br>В. М. Каганов, проф. А. Ю. Харит, проф. М. Н. Шатерников. |
|                                                                                                                                                                                                                                                                  | 6) Фармакология:<br>проф. В. В. Николаев.                                                      |

ТОМ XX ВЫПУСК 6

УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ 1936 ОТДЕЛЕНИЕ



# СОДЕРЖАНИЕ

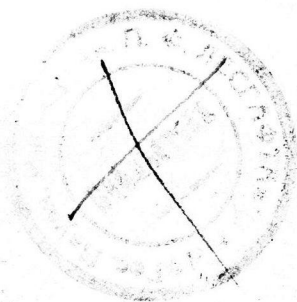
|                                                                                                                                                                                                                                           | Стр. |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| К тридцатилетию научной деятельности заслуженного деятеля науки академика<br>А. В. Палладина . . . . .                                                                                                                                    | 941  |
| А. А. Линдберг (Ленинград). Нарушение индукционных отношений между<br>положительным и тормозным рефлексам и последствие этого у собаки<br>возбудимого типа . . . . .                                                                      | 955  |
| А. А. Линдберг (Ленинград). Случай изолированного поражения тормозного<br>процесса в ограниченном пункте звукового анализатора мозговой коры . . . . .                                                                                    | 966  |
| С. Л. Левин и Я. А. Эголинский (Ленинград). О влиянии коры головного<br>мозга на течение энергетических процессов (Изменение газообмена при<br>вынужденной в гипнозе работе) . . . . .                                                    | 979  |
| М. А. Усневич (Горький). Деятельность коры больших полушарий и работа<br>внутренних органов (Сообщ. 4. Влияние силы условного раздражителя и<br>нарушителя стереотипа на характер желчевыделения) . . . . .                               | 993  |
| М. А. Усневич (Горький). Деятельность коры больших полушарий и работа<br>внутренних органов (Сообщ. 5. Влияние на желчевыделение искусственно<br>вызванного столкновения тормозного и раздражительного процессов —<br>„сшибки“) . . . . . | 1002 |
| Н. С. Харченко (Днепропетровск). Условно-рефлекторная деятельность мелких<br>птиц и голубей . . . . .                                                                                                                                     | 1009 |
| А. И. Богословский (Москва). Опыт выработки сенсорных условных ре-<br>флексов у человека . . . . .                                                                                                                                        | 1017 |
| В. Г. Самсонова (Ленинград). Распределение чувствительности сетчатки<br>в области желтого пятна . . . . .                                                                                                                                 | 1030 |
| А. И. Бронштейн (Москва). К характеристике функционального состояния<br>органа слуха при утомлении . . . . .                                                                                                                              | 1045 |
| А. И. Бронштейн (Москва). О сенсibiliзирующем влиянии звуковых раз-<br>дражений на орган слуха . . . . .                                                                                                                                  | 1051 |
| Л. В. Никитин (Ленинград). Некоторые электрические модели биохимиче-<br>ских процессов . . . . .                                                                                                                                          | 1062 |
| З. И. Барбашева (Ленинград). Регуляция водного обмена у лягушки в прес-<br>ной воде и в солевых растворах . . . . .                                                                                                                       | 1071 |
| В. Борсук. (Ленинград). Об окислительном коэффициенте молочной кислоты<br>у беспозвоночных . . . . .                                                                                                                                      | 1083 |
| Н. П. Мешкова (Москва). Распределение экстрактивного азота мышечной<br>ткани в электрическом поле . . . . .                                                                                                                               | 1090 |
| Н. П. Мешкова (Москва). К вопросу о методике колориметрического опре-<br>деления гистидина и карнозина с бромом . . . . .                                                                                                                 | 1096 |
| И. С. Александров (Ленинград). Сравнительная сила действия ароматиче-<br>ских amino- и нитросоединений через кожу . . . . .                                                                                                               | 1100 |



П-1

# ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ИМЕНИ И. М. СЕЧЕНОВА



Основатель журнала И. П. ПАВЛОВ

## Редколлегия:

Проф. Ю. М. ГЕФТЕР, С. М. ДИОНЕСОВ (зам. ответ. редактора), проф. Б. И. ЗБАРСКИЙ, заслуж. деятель науки проф. А. А. ЛИХАЧЕВ, заслуж. деятель науки акад. Л. А. ОРБЕЛИ, заслуж. деятель науки акад. А. В. ПАЛЛАДИН, проф. И. П. РАЗЕНКОВ, заслуж. деятель науки проф. А. Д. СПЕРАНСКИЙ, акад. А. А. УХТОМСКИЙ, Л. Н. ФЕДОРОВ (ответ. редактор)

## Редакционный совет

- |                                                                                                                                                                                                                                                                   |                                                                                               |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1) Общая и экспериментальная физиология:<br>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. Фольбоорт, заслуж. деятель науки проф. Л. С. Штерн. | 3) Эволюционная физиология:<br>проф. Х. С. Коштоянц, проф. Е. М. Крепс.                       |
| 2) Физиология труда:<br>проф. К. М. Быков, проф. М. И. Виноградов, проф. Э. М. Каган, Д. И. Шанштейн.                                                                                                                                                             | 4) Зоотехническая физиология:<br>проф. Б. М. Завадовский, академик А. В. Леонтович.           |
|                                                                                                                                                                                                                                                                   | 5) Биохимия и физиология питания:<br>В. М. Каганов, проф. А. Ю. Харит проф. М. Н. Шатерников. |
|                                                                                                                                                                                                                                                                   | 6) Фармакология:<br>проф. В. В. Николаев.                                                     |

ТОМ XX ВЫПУСК 6

мв 1356

УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ 1936 ОТДЕЛЕНИЕ





*Академик Александр Владимирович Палладин*  
(к 30-летию научной, педагогической и общественной деятельности)



К ТРИДЦАТИЛЕТИЮ НАУЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ  
ЗАСЛУЖЕННОГО ДЕЯТЕЛЯ НАУКИ АКАДЕМИКА  
А. В. ПАЛЛАДИНА

В мае 1936 г. исполнилось тридцать лет научной деятельности академика Александра Владимировича Палладина — выдающегося ученого и создателя большой школы советских биохимиков.

Творческий путь А. В. Палладина начался в лаборатории академика И. П. Павлова в Институте экспериментальной медицины, где он провел свою первую научную работу на тему: „Образование искусственных условных рефлексов от суммы раздражений“, напечатанную в 1906 г. Следующая его работа на тему: „Явления возбуждения и торможения в рефлекторном аппарате при отравлении бруцином и фенолом“, за которую Б. Петербургский университет присудил А. В. золотую медаль, была проведена в лаборатории Н. В. Введенского.

Однако склонность А. В. проявлялась в отношении физиологической химии, и когда в 1909 г. он получил заграничную научную командировку, то избрал местом своей работы за границей лабораторию одного из крупнейших физиолого-химиков того времени — проф. Kossel. Здесь он получил экспериментальную и теоретическую базу для своей дальнейшей научной деятельности в области биохимии. Вторую заграничную командировку в 1910 г. А. В. использовал для работы в лаборатории Grützner, где разработал новый колориметрический способ определения трипсина и изучил законы его действия. Одновременно работал в области химии крови и кровяных пигментов под руководством такого знатока в этой области, как Bürker.

Пройдя хорошую физиолого-химическую школу у Kossel и дополнив ее работой у Grützner и Bürker, А. В. Палладин посвящает себя всецело биохимии, и с 1909 г. совершенно самостоятельно начинает работать в области пуринового и креатинового обмена; последний вопрос проходит красной нитью через всю научную деятельность А. В.

Местом научной работы Палладина является в это время физиологическая лаборатория Женского педагогического института, где он с 1909 г. занимал место ассистента. Проф. Ф. Е. Тур, заведывавший этой лабораторией, предоставил А. В. полную возможность развертывать свою научную работу и привлечь к ней слушательниц Педагогического института, что дало возможность А. В. с самого начала своей научной деятельности вовлечь в научную работу молодых сотрудников и положить таким образом начало многочисленной впоследствии его биохимической школе.

Прекрасно понимая, что вся будущность биохимии лежит в области биохимической динамики, А. В. не забывал расширять и углублять свою физиологическую базу, и потому, получив новую заграничную командировку в 1913 г., он использовал ее для работы в лаборатории Garte, чтобы изучить новейшие методы в области электрофизиологии и физиологии мышц.

В 1912 г. А. В. сдал магистерский экзамен. В 1914 г. стал читать курс физиологии животных на Стебутовских высших женских сельскохозяйственных курсах.

В 1916 г. А. В. был избран по конкурсу профессором физиологии животных Новоалександрийского института сельского хозяйства и лесоводства в Харькове и переехал туда на работу. В Харькове он оформляет свои исследования в области креатинового обмена, произведенные им с 1909 по 1916 г. в Петербурге, и защищает их в труде под названием „Исследования над образованием и выделением креатина у животных“ в апреле 1917 г. в б. Петроградском университете в качестве диссертации на степень магистра физиологии и сравнительной анатомии. С осени 1917 г. читал в Харьковском университете приват-доцентский курс „Основы биохимии“. В том же году принимал участие в организации Харьковских высших женских сельскохозяйственных курсов и после их открытия был там профессором физиологии.

В 1921 г. совет Харьковского медицинского института поручает А. В. заведывание кафедрой физиологической химии и чтение курса, а в 1922 г. А. В. избирается профессором физиологической химии Харьковского медицинского института; эту кафедру он занимает до конца 1931 г.

В 1921 г. по инициативе А. В. Наркомпросом УССР организуется научно-исследовательская кафедра физиологии, превращенная в 1923 г. в научно-исследовательскую кафедру биохимии, и А. В. назначается руководителем этой кафедры.

Осенью 1924 г. А. В. по собственному желанию оставляет профессию в сельскохозяйственном институте, чтобы сконцентрировать всю свою работу в Медицинском институте и в научно-исследовательской кафедре, научную работу в которой ему удастся так широко развернуть, что в 1925 г. у него является возможность поставить перед Наркомпросом вопрос об организации на ее базе научно-исследовательского Украинского Биохимического института. Этот институт и был им организован; открыт он был осенью 1925 г. и А. В. был назначен его директором. Биохимический институт становится основным местом и базой дальнейшей научной деятельности А. В. Палладина.

В 1926 г. А. В. избирается членом-корреспондентом, в 1929 г. — действительным членом Всеукраинской академии наук. В том же году он получает *honoris causa* — ученую степень доктора медико-физиологических наук.

В конце 1931 г. Биохимический институт был переведен в Киев и включен в систему институтов Украинской академии наук; с этого момента как научная, так и научно-организационная деятельность А. В. концентрируется в Академии наук. Не взяв сперва, по переезде в Киев, профессоры в высшем учебном заведении, чтобы отдать все силы развертыванию работы в Биохимическом институте, А. В. не может долгое время оставаться без педагогической работы, которую он очень любит, и в 1934 г. становится профессором биохимии Киевского государственного университета.



В 1930 г. А. В. является членом президиума, а с 1934 г. — непременно секретарем Академии наук УССР.

А. В. является членом президиума Ученого медицинского совета Наркомздрава УССР и членом совета Наркомздрава УССР.

Работы Палладина посвящены изучению ряда биохимических проблем большого теоретического значения, важных вместе с тем и для социалистической практики. Среди разрабатываемых им проблем можно в качестве основных выделить три проблемы. Первая проблема, разработка которой создала широкую известность А. В., это проблема биохимии мышечной деятельности. Работать в этой области А. В. начал с изучения вопросов образования и превращения креатина в животном организме и его роли в химической динамике мышц. Этому вопросу, заинтересовавшему его с самого начала его научной деятельности, А. В. отдает внимание все время, подходя к нему с разных сторон и под разными углами зрения. Прежде всего А. В. в ряде систематических исследований дал доказательства в пользу теории образования креатина из аргинина, — теории, которая многими исследователями оспаривалась, но которую А. В. все время упорно отстаивал и которая получила блестящее подтверждение после открытия фосфагена. Таким же спорным был вопрос и о роли креатина в животном организме. В результате своих исследований над влиянием разнообразных факторов на содержание креатина в мышцах, над связью креатинового обмена с углеводным, А. В. еще в 1919 г. высказал твердое убеждение (в противовес мнению ряда исследователей), что креатин является веществом, играющим вполне определенную важную роль в химизме мышечной деятельности. Эту мысль А. В. блестяще подтвердил в 1927 г., показав, что повышение работоспособности мышц, вызываемое тренировкой, оказывается связанным с обогащением мышц креатином. Открытие креатино-фосфорной кислоты подтвердило мысль Палладина о важной роли креатина в химической динамике мышц. В своих работах по креатиновому обмену А. В., кроме того, установил связь между креатиновым и углеводным обменом и опроверг мнение о том, что креатурия при углеводном голодании обуславливается ацидозом; А. В. установил участие креатинового обмена в процессах терморегуляции после охлаждения. После открытия креатино-фосфорной кислоты А. В. развернул работу в направлении изучения ее роли в биохимии мышц и выяснил ряд основных в этой области фактов, как например зависимость между функциональными свойствами мышц и содержанием в них креатино-фосфорной кислоты и т. п.

Исследования над влиянием тренировки на креатин явились для А. В. толчком для изучения биохимии тренировки в целом и для развертывания работ по биохимии креатина в широкую проблему биохимии мышечной деятельности, имеющую громадное теоретическое и практическое значение. Работы А. В. в области биохимии тренировки и утомительной работы установили прежде всего важный в теоретическом и практическом отношении факт зависимости изменений в содержании молочной кислоты в мышцах и в крови после утомительной работы от целого ряда факторов и невозможности пользоваться молочной кислотой в качестве показателя степени утомления.

Изучив далее с помощью самых разнообразных методов влияние утомительной работы и тренировки на окислительно-восстановительные процессы в мышцах, Палладин установил, что утомительная работа влечет за собой ухудшение окислительных процессов,

что в результате тренировки в мышцах создаются более благоприятные условия для процессов окисления и что эти изменения в окислительно-восстановительной системе находятся в зависимости от ряда других факторов, например от условий питания; это дает возможность поставить на разрешение важную проблему возможности влиять на изменения в химизме мышц, вызываемые работой и тренировкой (иначе говоря, благоприятствовать тренировке или повышать работоспособность мышц) соответствующим подбором пищевых рационов.

Второй проблемой, изучаемой Палладиным, является проблема биохимии витаминов и вообще биохимии питания. После нескольких работ, посвященных изучению содержания витаминов в различных пищевых продуктах, употребляемых в СССР, А. В. сосредоточивает свое внимание на изучении биохимии авитаминозов, чтобы этим путем выяснить влияние витаминов на процессы обмена и их роль в животном организме. Произведенные им систематические и всесторонние исследования над обменом веществ при экспериментальной цынге легли в основу наших современных представлений о роли витаминов в регулировании процессов обмена веществ. За этим следовало изучение биохимии полиневрита, связи между витаминами и гормонами и т. д.

Работы по биохимии витаминов А. В. развернул далее в исследования по биохимии питания вообще, среди которых большой интерес представляют работы над кислыми и щелочными пищевыми рационами, показавшие, что различные процессы обмена веществ протекают неодинаково при различных пищевых рационах. В последнее время работы по биохимии питания объединяются Палладиным с работами по биохимии мышечной деятельности в новую интересную проблему — влияния условий питания на биохимические процессы, связанные с функцией мышц.

Палладин первый в СССР начал изучать витамины, и ему принадлежит большая заслуга в деле пропаганды науки о витаминах. Написанная им и приобретшая широкую популярность книга „Основы питания“ сыграла громадную роль в деле распространения среди широких масс трудящихся СССР правильных сведений по физиологии питания и по витаминам.

Крупный отдел разрабатываемой Палладиным тематики составляют работы, посвященные биохимии головного мозга и вообще нервной системы. В этой области им и его учениками были изучены как вопросы химического состава разных отделов головного мозга, так и вопросы связи между изменениями в функциях определенных частей головного мозга и различными химическими процессами в них; эти работы, например, дали первое экспериментальное доказательство того, что функциональные изменения в нервных центрах коры головного мозга связаны с определенными изменениями протекающих в них химических процессов, в частности процессов протеолиза. В последнее время работы по биохимии головного мозга Палладин разворачивает в широкие исследования сравнительной биохимии и эмбрио-биохимии центральной и периферической нервных систем, которые уже дали ряд результатов принципиальной важности.

А. В. является крупным биологом, изучающим биохимию высших животных с точки зрения их исторической связи с эволюционным рядом всех остальных животных организмов. Отсюда — эволюционный подход к изучению различных биохимических проблем и интерес А. В. к исследованиям в области сравнительной биохимии. Уже в начале его деятельности, в 1913 г., Палладина интересуют



вопросы пуринового обмена у рыб и тараканов; в 1923 г. он изучает роль аммиака у травоядных и мясоядных животных и креатиновый обмен у барана; вообще через работы по креатиновому обмену проходят красной нитью исследования над филогенетически различными группами животных, и наконец — последние исследования биохимии функционально, филогенетически и онтогенетически различных отделов нервной системы у животных, стоящих на разных ступенях филогенетической лестницы. Перечисленными основными проблемами не ограничивается тематика работ Палладина. Ему принадлежат также исследования по биохимии гормонов, по биохимии экспериментальной тетании, по окислительным процессам и т. д.

Палладин разработал ряд новых биохимических методов в частности микрометодов, среди которых наиболее популярными являются макро- и микрометоды определения креатина в мышцах, микрометод определения остаточного азота в крови, колориметрический метод определения трипсина.

Для всего исключительно богатого научного творчества Палладина является характерным ряд черт, счастливое сочетание которых выдвинуло его имя в ряды имен крупнейших биохимиков мира. А. В. обладает исключительно цельностью биохимического и физиологического мышления, обладает способностью сохранять единый план во всем многообразии отдельных исследований, направленных на разрешение определенной биохимической проблемы.

Палладин обладает редким умением останавливать свое внимание на таком вопросе биохимии, который тесным образом связан с крупной биохимической проблемой и разрешение которого дает основу и намечает пути для серии дальнейших исследований, дающих возможность изучить всю проблему в целом.

Экспериментальная работа А. В. одухотворена стройным научным мышлением и подчинена ему; в его исследованиях теория непрерывно стимулируется, подкрепляется и проверяется практикой. Все это дало ему возможность изучить и разрешить весь вышеперечисленный ряд крупнейших биохимических проблем.

Достаточно указать, что А. В. имеет свыше 90 экспериментальных научных работ, не считая многочисленных работ, сделанных под его руководством его учениками. О результатах его работ Палладин много раз делал доклады на международных и всесоюзных научных конгрессах и съездах; кроме того выступал с докладами в Париже, Тулузе, Берлине, Варшаве по специальному приглашению зарубежных научных обществ.

В 1929 г. Палладину за его научные работы в области биохимии была присуждена премия имени В. И. Ленина.

В 1935 г. ЦИК УССР наградил Палладина за выдающуюся научную деятельность и работу по подготовке украинских научных кадров званием заслуженного деятеля науки.

Академик Палладин является создателем большой школы советских биохимиков. Он обладает исключительным умением привлекать к работе молодежь, заражать ее энтузиазмом к научной работе, учитывать личные склонности каждого своего ученика и направлять по правильному пути его научное образование.

В результате ему удалось воспитать очень большое количество учеников, рассеянных сейчас по различным городам Советского Союза; его ученики занимают сейчас кафедры биохимии во всех мединститутах УССР и во многих вузах других республик СССР. Из его учеников 17 человек являются сейчас профессорами; кроме

того многочисленные ученики работают в различных научных и учебных заведениях УССР и других республик СССР в качестве доцентов, научных сотрудников, заведующих лабораториями, ассистентов.

А. В. является блестящим организатором научной работы. В Харькове он создал прекрасную физиологическую лабораторию в Сельскохозяйственном институте. Затем совершенно реорганизовал и превратил в одну из лучших лабораторий биохимическую лабораторию Харьковского медицинского института. Организовав Украинский биохимический институт в Харькове, он возвел его на такую высоту, что институт явился биохимическим центром не только для УССР, но и для всего Советского Союза. Сейчас А. В. заканчивает организацию в новом здании еще в большем масштабе Биохимического института Академии наук УССР.

Обладея качествами блестящего педагога и руководителя, Палладин эти свойства проявляет не только руководя молодыми научными работниками, но и воспитывая из них самостоятельных исследователей-биохимиков, как профессор-воспитатель и руководитель советского студенчества. Лекции А. В. как в Харьковском медицинском институте, так и в Киевском университете всегда захватывают аудиторию, ибо он умеет сочетать яркость, живость и доступность изложения со строгой его научностью, что делает его лекции образцовыми и блестящими.

Избранный на кафедру физиологической химии в Харьковском медицинском институте, А. В. нашел там старую „медицинскую“ химию; он сразу перестраивает весь план преподавания, заново строит программу курса и создает образцовый курс современной ди-намической биохимии.

Его „Учебник физиологической химии“, принятый во всем СССР, является лучшим по яркости, научности и доступности изложения. Он уже выдержал 8 изданий на русском языке, 4 издания на украинском и переведен также на армянский и турецкий языки. На этом учебнике воспитан и воспитывается ряд поколений советских врачей и биологов.

Палладин громадную научно-исследовательскую и педагогическую работу умеет сочетать с неменьшей научно-административной и общественной работой. Общественная деятельность А. В. широка и разнообразна. Он является одним из организаторов Варнитсо, был председателем Харьковского бюро СНР, председателем Украинского центрального бюро СНР, членом Харьковского, а теперь и Киевского городских советов, является членом ЦИК УССР ряда созывов. А. В. — член ВКП(б) с 1932 г.

А. В. принадлежит большая работа в деле научного и национально-культурного строительства УССР. В 1928 г. он организовал Украинское физиологическое общество и является с тех пор его председателем. Был председателем Харьковского медицинского общества. В 1926 г. им был создан журнал „Научные записки украинского биохимического института“, превращенный в 1934 г. в „Украинский биохимический журнал“, первый биохимический журнал в СССР.

Палладин является зам. председателя Всесоюзного об-ва физиологов, биохимиков и фармакологов, членом редакционной коллегии „Физиологического журнала СССР имени И. М. Сеченова“.

В 1926, 1929 и 1932 гг. А. В. входил в состав советской делегации на международных физиологических конгрессах в Стокгольме, Бостоне и Риме и являлся заместит. председателя Организационного комитета по созыву XV Международного физиологического конгресса в СССР.



## НАРУШЕНИЕ ИНДУКЦИОННЫХ ОТНОШЕНИЙ МЕЖДУ ПОЛОЖИТЕЛЬНЫМ И ТОРМОЗНЫМ РЕФЛЕКСАМИ И ПОСЛЕДСТВИЕ ЭТОГО У СОБАКИ ВОЗБУДИМОГО ТИПА

А. А. Линдберг

Из Физиологического ин-та (дир. — акад. И. П. Павлов) Академии Наук СССР

Дифференцирование двух весьма близких условных раздражителей (ударов метронома различной частоты, кожно-механических раздражений различной частоты или различных мест кожи, тонов в зависимости от частоты колебаний и т. д.), из которых один всегда сопровождается применением определенного безусловного раздражителя (пищевого, кислотного, электрокожного) и становится сигналом соответствующей деятельности — положительный условный раздражитель, а второй никогда не сопровождается безусловным раздражителем и таким образом превращается в тормозный раздражитель, — основано, как известно на основании многих работ сотрудников академика И. П. Павлова, на установлении прочных индукционных взаимоотношений между соответственными пунктами мозговой коры (Д. С. Фурсиков, 1925; П. С. Купалов, 1929, и др.). При этом состояние возбуждения, обусловливаемое раздражением нервных элементов, к которым адресуется положительный раздражитель, сопровождается торможением в тех нервных элементах, которые связаны с отрицательным раздражителем, и, наоборот, торможение, вызванное в последних применением тормозного раздражителя, влечет за собой повышение возбудимости в первых. Таким образом устанавливается функциональное взаимоотношение между положительным и тормозным пунктами и правильное, соответствующее характеру применяемых раздражителей, разграничение реакции подопытного животного, которое у собак, принадлежащих к уравновешенному типу, вырабатывается очень быстро и отличается прочностью, а у возбудимых собак, а также у собак со слабым торможением, вырабатывается с трудом и является мало стойким.

В последние годы совершенно особенное внимание привлекает к себе вопрос о так называемой ультрапарадоксальной фазе или об ультрапарадоксальных отношениях (И. П. Павлов, 1933) между положительным и отрицательным раздражителями и обусловливаемыми ими рефlekсами, которые выражаются в том, что при некоторых нарушениях нормального состояния нервных клеток высших отделов головного мозга положительный раздражитель частично или совершенно утрачивает свое возбуждающее действие, а тормозный раздражитель, наоборот, начинает вызывать положительную реакцию; при этом при применении первого раздражителя слюнный рефлекс может или быть уменьшенным или совершенно отсутствовать, а при при-

менении второго — достигать той величины, которая была свойственна в норме первому, т. е. реакция животного перестает соответствовать характеру раздражителей. Однако механизм этого многократно наблюдавшегося в условиях лабораторного эксперимента явления остается до настоящего времени не вполне ясным; в целях дальнейшей разработки этого вопроса необходимо в первую очередь настолько полно выяснить все те условия, при которых возникают ультрапарадоксальные явления, чтобы быть в состоянии вызывать их у собак соответствующими функциональными воздействиями.

Твердо установленным можно считать факт, что как парадоксальные (т. е. нарушения зависимости величины рефлекса от силы раздражителя), так и ультрапарадоксальные отношения выступают при гипнотических состояниях, т. е. при известных степенях разлитого по полушариям головного мозга торможения, в период последствия тормозных раздражителей (П. К. Анохин, А. Г. Иванов-Смоленский и др.), а также при ослаблении активного торможения, как напр. у кастратов (М. К. Петрова) или при воздействии веществ, действующих парализующе на нервную систему (А. А. Линдберг), когда торможение склонно к иррадации, а процесс возбуждения в незначительной мере ослаблен. Таким образом, вполне естественно усматривать ближайшую причину возникновения этого явления в распространении торможения на нервные элементы, связанные с положительным раздражителем, в результате которого наступает нарушение установившихся индукционных отношений между положительным и тормозным пунктами и происходит нарушение функционального разграничения между ними. В соответствии с этим задача, предложенная мне академиком И. П. Павловым, заключалась в том, чтобы 1) выработать у подопытного животного дифференцировку, 2) создать в соответствующем положительном пункте условия для возникновения торможения и 3) проследить, как это отразится на тормозном и положительном рефлексах. Так как известно, что индукционные отношения легко устанавливаются у собак с полным равновесием между возбуждением и торможением, и раз установившиеся отношения отличаются у этих животных большой прочностью, более подходящим объектом исследования могла явиться собака возбудимого типа со свежей, т. е. недавно выработанной дифференцировкой, у которой разграничение этих пунктов и индукционные отношения между ними являются весьма рыхлыми, непрочными, и легче может наступить их нарушение.

Настоящее исследование было выполнено на собаке „Марс“, которой операция выведения протока одной околоушной слюнной железы была сделана в апреле 1933 г., а выработка условных рефлексов у которой была начата с сентября 1933 г. Условные рефлексы на ряд различных по силе условных раздражителей (гудение телефона, свет электрической лампы в 50 w и кожно-механическое раздражение на левой лопатке с частотой 28 в 1 мин.) выработались очень быстро и быстро достигли большой и весьма постоянной величины; при этом двигательная пищевая реакция была всегда очень резко выраженной; время изолированного действия условных раздражителей равнялось 30 сек.; все раздражители применялись с интервалом в 5 мин. После выработки положительных условных рефлексов с 20 октября 1933 г. была начата выработка дифференцировки на кожно-механическое раздражение по месту (на левом боку посередине туловища 28 прикосновений в 1 мин.); дифференцировочный раздражитель применялся в течение 30 сек. обычно по 1 разу в день. После 25 при-

менений этого раздражителя двигательная пищевая реакция исчезла совершенно, а слюноотделение равнялось 16—30 дел. шкалы против 80 дел., которые получались при применении положительной касалки. Таким образом у собаки была новая и не отличавшаяся полнотой, однако достаточно отчетливая дифференцировка между этими двумя кожно-механическими раздражителями. При этом состоянии условных рефлексов на пару кожно-механических раздражителей, из которых один был положительным и давал постоянную пищевую реакцию, а второй приобрел тормозное значение, в одном из опытов (15 октября 1933 г.) было произведено угашение условного рефлекса на положительную касалку; при этом угашаемый раздражитель применялся через пятиминутные интервалы и не сопровождался подкреплением пищей; угашение рефлекса началось после одного неподкрепления и к пятому применению слюнной рефлекс угас до 12 дел., а двигательная пищевая реакция отсутствовала совершенно; ход угасания был правильным (84—52—28—28—12). После угасания этого рефлекса был испробован дифференцировочный раздражитель; при этом была слабая двигательная пищевая реакция и очень маленький слюнной рефлекс (8 дел.), т. е. мы имели отчетливую суммацию угасательного торможения с дифференцировочным (табл. 1). Однако вызванные угашением нарушения положительного и отрицательного рефлексов с особой отчетливостью выступили в последующие дни, для иллюстрации чего приводятся величины этих рефлексов за ряд последующих дней (табл. 2).

ТАБЛИЦА 1

Состояние условнорефлекторной деятельности перед первым угашением условного рефлекса на положительную касалку „МАРС“. Опыт 50. 14 декабря 1933 г.

| Условные раздражители через 5-мин. интервалы | Латентный период условных рефлексов (в сек.) | Величина усл. рефлексов за 30 сек. действия раздражителей в дел. шкалы | Примечания                              |
|----------------------------------------------|----------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------|
| Телефон . . . . .                            | 2                                            | 82                                                                     | Очень бурная пищевая реакция с 4-й сек. |
| Касалка положит. . .                         | 3                                            | 78                                                                     | Пищевая реакция с 7-й сек.              |
| Свет . . . . .                               | 1                                            | 84                                                                     | „ „ со 2 й сек.                         |
| Касалка дифер. . . .                         | 3                                            | 16                                                                     | „ „ отсутствует                         |
| „ положит. . . . .                           | 2                                            | 103                                                                    | „ „ с 4-й сек.                          |
| Свет . . . . .                               | 1                                            | 79                                                                     | „ „ сразу                               |
| Телефон . . . . .                            | 2                                            | 88                                                                     | „ „ с 7-й сек.                          |

Опыт 51. 15 декабря 1933 г.

Угашение условного рефлекса на положительную касалку

|                   |   |    |                            |
|-------------------|---|----|----------------------------|
| Свет . . . . .    | 1 | 82 | Пищевая реакция с 4-й сек. |
| Телефон . . . . . | 2 | 87 | „ „ „ 8-й сек.             |



| Условные раздражители через 5-мин. интервалы | Латентный период условных рефлексов (в сек.) | Величина усл. рефлексов за 30 сек. действия раздражителей в дел. шкалы | Примечания |
|----------------------------------------------|----------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|------------|
|----------------------------------------------|----------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|------------|

## У г а ш е н и е

|                      |   |    |                                    |
|----------------------|---|----|------------------------------------|
| Касалка положит. . . | 3 | 84 | Пищевая реакция с 8-й сек.         |
| " " . .              | 3 | 52 | " " " 7-й сек.                     |
| " " . .              | 4 | 28 | Слабая пищевая реакция с 18-й сек. |
| " " . .              | 3 | 28 | Пищевая реакция отсутствует        |
| " " . .              | 5 | 12 | То же                              |
| " диферен. . .       | 3 | 8  | Пищевая реакция на 6-й и 22-й сек. |
| Свет . . . . .       | 3 | 55 | Пищевая реакция сразу              |
| Телефон . . . . .    | 2 | 84 | " " с 7-й сек.                     |
| Касалка положит. . . | 3 | 57 | " " " 12-й сек.                    |

ТАБЛИЦА 2

Состояние условнорефлекторной деятельности после первого угашения условного рефлекса на положительную касалку „МАРС“. Опыт 52. 18 декабря 1933 г.

| Условные раздражители через 5-мин. интервалы | Латентный период условных рефлексов (в сек.) | Величина усл. рефлексов за 30 сек. действия раздражителей в дел. шкалы | Примечания |
|----------------------------------------------|----------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|------------|
|----------------------------------------------|----------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|------------|

|                      |   |    |                                    |
|----------------------|---|----|------------------------------------|
| Телефон . . . . .    | 2 | 56 | Пищевая реакция с 10-й сек.        |
| Касалка положит. . . | 3 | 43 | " " неопределен.                   |
| Свет . . . . .       | 1 | 81 | " " сразу                          |
| Касалка дифер. . .   | 3 | 29 | " " с 24—26-й сек.                 |
| " положит. . .       | 3 | 45 | Слабая пищевая реакция с 11-й сек. |
| Свет . . . . .       | 2 | 73 | Пищевая реакция сразу              |
| Телефон. . . . .     | 2 | 77 | " " со 2-й сек.                    |

Опыт 53. 19 декабря 1933 г.

|                      |   |    |                       |
|----------------------|---|----|-----------------------|
| Свет . . . . .       | 1 | 84 | Пищевая реакция сразу |
| Телефон . . . . .    | 1 | 78 | " " с 4-й сек.        |
| Касалка положит. . . | 2 | 66 | " " " 18-й сек.       |
| " дифер. . .         | 3 | 52 | " " " 19-й "          |
| Свет . . . . .       | 1 | 87 | " " сразу             |
| Телефон . . . . .    | 4 | 68 | " " с 6-й сек.        |
| Касалка положит. . . | 3 | 70 | " " " 17-й сек.       |

| Условные раздражители через 5-мин. интервалы | Латентный период условных рефлексов (в сек.) | Величина усл. рефлексов за 30 сек. действия раздражителей в дел. шкалы | Примечания |
|----------------------------------------------|----------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|------------|
|----------------------------------------------|----------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|------------|

Опыт 54. 21 декабря 1933 г.

|                      |   |    |                       |
|----------------------|---|----|-----------------------|
| Телефон . . . . .    | 2 | 84 | Пищевая реакция сразу |
| Касалка положит. . . | 3 | 78 | " " с 14-й сек.       |
| Свет . . . . .       | 1 | 85 | " " сразу             |
| Касалка дифер. . . . | 2 | 51 | " " с 14-й сек.       |
| " положит. . . . .   | 1 | 93 | " " 6-й сек.          |
| Свет . . . . .       | 3 | 69 | " " сразу             |
| Телефон . . . . .    | 2 | 84 | " " с 6-й сек.        |

Примечание. Дальнейшие данные относительно величин условных рефлексов на пару кожно-механических раздражителей — см. в тексте табл. 1.

ТАБЛИЦА 3

Величины условных рефлексов после первого угашения условного рефлекса на положительную касалку

| Дата<br>Наимен.<br>раздражителя                  | 1933   |        |        |        |        |        |        | 1934 |     |      |      |      |      |      |
|--------------------------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|------|-----|------|------|------|------|------|
|                                                  | 18/XII | 19/XII | 21/XII | 22/XII | 27/XII | 28/XII | 29/XII | 2/I  | 4/I | 11/I | 12/I | 15/I | 16/I | 23/I |
| Положительная касалка (1-е применение) . . . . . | 43     | 66     | 78     | 94     | 65     | 78     | 65     | 90   | 70  | 67   | 75   | 84   | 92   | 77   |
| Дифференцировочная касалка . . . . .             | 29     | 52     | 51     | 37     | 22     | 33     | 39     | 34   | 29  | 20   | 47   | 36   | 37   | 54   |
| Положительная касалка (2-е применение) . . . . . | 45     | 70     | 93     | 98     | 64     | 48     | 83     | 47   | 59  | 88   | 78   | 90   | 81   | 70   |

Из табл. 3 видно, что 1) положительный условный рефлекс в первые дни после угашения (18 и 19/XII) был значительно меньше нормы (около 80), в то время как тормозный раздражитель давал значительно больший эффект, чем в норме (16—30 дел.), 2) в течение более одного месяца положительный рефлекс как при первом, так и при втором применении касалки представлял весьма непостоянную величину и 3) действие дифференцировочного раздражителя стало гораздо менее сильным, чем в норме, и весьма непостоянным от опыта к опыту, несмотря на дальнейшую постоянную практику торможения (к моменту первого угашения дифференцировочный раздражитель насчитывал 26, а через месяц после него — 45 применений). При этом необходимо отметить, что в этот период времени дифференцировочный раздражитель весьма часто вызывал также и двигательную пищевую реакцию, которая до угашения положительного рефлекса уже была прочно заторможена. Таким образом мы видим, что однократное острое нарушение еще не вполне прочных индукционных отношений, произведенное путем возникновения торможения в пункте положительного

рефлекса, ведет к значительным и стойким расстройствам соответственной условно-рефлекторной деятельности, причем в первые дни после угашения могут наблюдаться значительное падение положительного условного рефлекса и заметное замедление двигательной пищевой реакции при одновременном значительном увеличении слюнного рефлекса и появлении двигательной пищевой реакции на отрицательный раздражитель, т. е. наступить то явление, которое в несколько более отчетливом проявлении носит название ультрапарадоксальности. Необходимо отметить, что на прочих условных рефлексах угашение касалки не сказалось, т. е. что все нарушение было ограничено в кожно-механическом анализаторе.

ТАБЛИЦА 4

Состояние условнорефлекторной деятельности перед вторым угашением условного рефлекса на положительную касалку при ежедневном бромировании „МАРС“. Опыт 83. 21 февраля 1934 г.

| Условные раздражители через 5-мин. интервалы | Латентный период условных рефлексов (в сек.) | Величина усл. рефлексов за 30 сек. действия раздражителей в дел. шкалы | Примечания            |
|----------------------------------------------|----------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|-----------------------|
| Телефон . . . . .                            | 1                                            | 106                                                                    | Пищевая реакция сразу |
| Касалка положит. . .                         | 2                                            | 97                                                                     | „ „ со 2-й сек.       |
| Свет . . . . .                               | 1                                            | 84                                                                     | „ „ сразу             |
| Касалка дифер. . . .                         | 1                                            | 10                                                                     | „ „ отсутствует       |
| „ положит. . . . .                           | 1                                            | 94                                                                     | „ „ с 3-й сек.        |
| Свет . . . . .                               | 1                                            | 92                                                                     | „ „ сразу             |
| Телефон . . . . .                            | 1                                            | 101                                                                    | „ „ с 3-й сек.        |

Опыт 84. 22 февраля 1934 г.

Угашение условного рефлекса на положительную касалку при продолжающемся бромировании

|                   |   |     |                                    |
|-------------------|---|-----|------------------------------------|
| Свет . . . . .    | 1 | 80  | Сильная пищевая реакция с 8-й сек. |
| Телефон . . . . . | 1 | 100 | Пищевая реакция сразу              |

## У г а ш е н и е

|                      |   |     |                                   |
|----------------------|---|-----|-----------------------------------|
| Касалка положит. . . | 1 | 105 | Пищевая реакция сразу             |
| „ „ . . .            | 1 | 48  | „ „ с 4-й сек.                    |
| „ „ . . .            | 1 | 43  | Слабая пищевая реакция с 7-й сек. |
| „ „ . . .            | 7 | 16  | Пищевая реакция отсутствует       |
| „ „ . . .            | 6 | 17  | „ „ „                             |
| „ дифер. . . . .     | 7 | 9   | „ „ „                             |
| Свет . . . . .       | 7 | 51  | „ „ сразу                         |
| Телефон . . . . .    | 3 | 70  | „ „ с 4-й сек.                    |
| Касалка положит. . . | 2 | 77  | „ „ сразу                         |



В виду того, что отмеченные после угашения нарушения оказались весьма стойкими и тормозный раздражитель не приобретал сколько-нибудь стойкого соответствующего действия, было решено испытать действие бромистого натрия, который, как известно на основании ряда работ сотрудников акад. И. П. Павлова (М. К. Петрова, В. В. Яковлева и др.), способствует усилению и концентрированию торможения, с тем, чтобы в дальнейшем снова испытать влияние угашения после упрочнения дифференцировки под влиянием брома и длительной тренировки. Ежедневные дачи бромистого натрия в количестве 3 г в день были начаты с 29/I—1934 г.; после первых пяти дней бромирования наступило значительное улучшение, — дифференцировочный раздражитель снова приобрел тормозное действие и слюноотделение равнялось ок. 20—22 дел. (против 80—90 при положительной касалке); после 15—24 применений брома оно равнялось 10—14 дел.; после укрепления дифференцировки снова было при всех прочих равных условиях испробовано влияние угашения положительной касалки (22 февраля 1934 г.) при продолжающемся ежедневном применении бромистого натрия (табл. 4). Угасание рефлекса началось после первого неподкрепления касалки, и при пятом применении этого раздражителя условное слюноотделение равнялось 17 дел.; двигательная пищевая реакция отсутствовала с четвертого применения; ход угасания был правильным (105—48—43—16—17). Испробованный вслед за тем дифференцировочный раздражитель вызвал слабый слюнный рефлекс (9 дел.) при отсутствии двигательной пищевой реакции; и в этой пробе выступила, хотя и в более слабой степени, суммация торможения. Вместе с тем последствия этого были на этот раз гораздо менее значительными, чем при первом угашении, что видно из прилагаемых табл. 5 и 6.

ТАБЛИЦА 5

Состояние условно рефлекторной деятельности после второго угашения условного рефлекса на положительную касалку при продолжающемся ежедневном бромировании  
„МАРС“. Опыт 85. 23 февраля 1934 г.

| Условные раздражители<br>через 5-мин. интервалы | Латентный<br>период<br>условных<br>рефлексов<br>(в сек.) | Величина<br>усл. реф-<br>лексов за<br>30 сек. дей-<br>ствия раздр.<br>в дел.<br>шкалы | Примечания            |
|-------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------|
| Телефон . . . . .                               | 1                                                        | 86                                                                                    | Пищевая реакция сразу |
| Касалка положит. . . .                          | 2                                                        | 93                                                                                    | „ „ с 6-й сек.        |
| Свет . . . . .                                  | 1                                                        | 100                                                                                   | „ „ сразу             |
| Касалка дифер. . . . .                          | 4                                                        | 26                                                                                    | „ „ отсутствует       |
| Касалка положит. . . .                          | 1                                                        | 97                                                                                    | „ „ с 5-й сек.        |
| Свет . . . . .                                  | 1                                                        | 100                                                                                   | „ „ сразу             |
| Телефон . . . . .                               | 1                                                        | 102                                                                                   | „ „ „                 |

| Условные раздражители<br>через 5-мин. интервалы | Латентный<br>период<br>условных<br>рефлексов<br>(в сек.) | Величина<br>усл. реф-<br>лексов за<br>30 сек. дей-<br>ствия раздр.<br>в дел.<br>шкалы | Примечания |
|-------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|------------|
|-------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|------------|

## Опыт 86. 26 февраля 1934 г.

|                         |   |    |                               |
|-------------------------|---|----|-------------------------------|
| Телефон . . . . .       | 1 | 84 | Сильная пищевая реакция сразу |
| Касалка положит . . .   | 2 | 68 | Пищевая реакция с 7-й сек.    |
| Свет . . . . .          | 2 | 63 | Сильная пищевая реакция сразу |
| Касалка дифер . . . .   | 2 | 20 | Пищевая реакция отсутствует   |
| Касалка положит . . . . | 3 | 53 | " " с 14-й сек.               |
| Свет . . . . .          | 2 | 63 | " " с 18-й "                  |
| Телефон . . . . .       | 2 | 89 | " " с 4-й "                   |

## Опыт 87. 27 февраля 1934 г.

|                         |   |    |                                    |
|-------------------------|---|----|------------------------------------|
| Телефон . . . . .       | 2 | 90 | Сильная пищевая реакция сразу      |
| Касалка положит. . . .  | 2 | 87 | Пищевая реакция с 5-й сек.         |
| Свет . . . . .          | 1 | 88 | Сильная пищевая реакция с 8-й сек. |
| Касалка дифер . . . . . | 1 | 30 | Пищевая реакция на 22-23 сек.      |
| Касалка положит . . . . | 1 | 83 | " " с 5-й сек.                     |
| Свет . . . . .          | 1 | 91 | " " сразу                          |
| Телефон . . . . .       | 1 | 88 | Сильная пищевая реакция сразу      |

ТАБЛИЦА 6

Величины условных рефлексов после второго угашения  
условного рефлекса на положительную касалку  
(в периоде бромирования)

| Наименование<br>раздражителя                  | Дата    |       |       |       |       |       |       |       |        |        |        |        |        |
|-----------------------------------------------|---------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|
|                                               | 1934 г. |       |       |       |       |       |       |       |        |        |        |        |        |
|                                               | 23/II   | 26/II | 27/II | 1/III | 5/III | 6/III | 7/III | 8/III | 12/III | 13/III | 14/III | 15/III | 16/III |
| Положительная касалка<br>(первое применение). | 93      | 68    | 87    | 92    | 66    | 75    | 90    | 86    | 64     | 63     | 75     | 61     | 60     |
| Дифференцировочная ка-<br>салка . . . . .     | 26      | 20    | 30    | 19    | 22    | 29    | 45    | 21    | 20     | 16     | 19     | 29     | 17     |
| Положительная касалка<br>(второе применение). | 97      | 53    | 83    | 73    | 64    | 73    | 86    | 105   | 68     | 72     | 65     | 73     | 69     |

Из сопоставления табл. 5 и 6 видно, что при втором угашении положительной касалки нарушение отношений между положительным и тормозным кожно-механическими рефлексами было значительно меньше: в то время как после первого угашения дифференцировочный раздражитель один раз дал эффект, равный 80% положительного, и несколько раз — равный 50%, после второго угашения он ни разу не дал более 50%, а в большинстве случаев не более 30%; в этом случае процедура угашения условного рефлекса также не оказала влияния на прочие условные пищевые рефлексы.

На основании сообщенных экспериментальных данных можно сделать следующие выводы:

1. В начальных стадиях образования дифференцировки, когда индукционные отношения между положительным и тормозным рефлексом еще не являются прочными и не вполне установившимися, однократное прерывистое угашение соответствующего положительного условного рефлекса, в результате возникновения торможения в клетках коры, связанных с этим рефлексом, ведет к значительному и длительному нарушению реакций животного на эту пару раздражителей; в ближайшие после этого угашения дни может наблюдаться значительное падение величины условного рефлекса на положительный раздражитель, причем тормозный раздражитель приобретает значительное (равное положительному) положительное действие, т. е. могут наблюдаться отношения, близкие к тем, которые носят название ультрапарадоксальных отношений. Нарушения нормальной условно-рефлекторной деятельности ограничиваются при этом лишь этой парой рефлексов, не затрагивая других анализаторов.

2. По мере укрепления дифференцировки и по мере усиления и упрочнения индукционных отношений упомянутое воздействие ведет к гораздо менее значительным последствиям.

3. Бромистый натрий, играя роль фактора, усиливающего и концентрирующего процесс активного торможения, и ведя тем самым к укреплению дифференцировки, также уменьшает последствия этого воздействия.

Поступило в редакцию  
8 марта 1936 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1929, 3, вып. 2—3.—  
Купалов П. С. Там же. — Линдберг А. А. Докл. Ак. наук СССР, 1935 1. № 6. —  
Павлов И. П. Последн. сообщ. по физиол. и патол. высш. нерв. деят., 1933 вып. 2.—  
Петрова М. К. Цит. по Павлову И. П., доклад на I Междунар. невролог. конгрессе в Берне, 1931.—  
Фурсиков Д. С. Арх. биол. н., 1923, 23. № 1—3.

### AKUT BEWIRKTE STÖRUNG DER INDUKTIONSBEZIEHUNGEN ZWISCHEN DEM POSITIVEN UND NEGATIVEN BEDINGTEN REFLEX UND IHRE FOLGEN BEIM HUNDE DES LEICHT ERREGBAREN TYPUS

Von *Alexander Lindberg*

Aus dem Physiologischen Institut (Vorstand — Prof. Dr. I. P. Pavlov) der Akademie  
der Wissenschaften der U. d. S. S. R.

Die Differenzierung von zwei ähnlichen bedingten Reizen (wie z. Metronomschläge verschiedener Frequenz, Töne verschiedener Höhe, mechanische Hautreizungen verschiedener Frequenz oder verschiedener Hautstellen u. w. m.), von denen einer stets vom unbedingten Reiz (Futter, Säure oder elektrische Hautreizung) gefolgt wird, während der andere von diesem nicht gefolgt wird und auf diese Weise zu einem Hemmreiz wird, kommt, wie es gut bekannt, dadurch zustande, dass zwischen den betreffenden Nervelementen des Gehirnteils des entsprechenden Analysators Induktionsbeziehungen sich einstellen.



Im Zusammenhang mit dem Interesse, das die sogen. ultraparadoxe Phase oder ultraparadoxalen Beziehungen (I. P. Pavlov, Journal de Psychol. norm. et pathol., 30, 9—10, 1933) z. Z. erweckt haben, die, wie es viele Untersuchungen zeigten, dann beobachtet werden, wenn die kortikale Hemmung über die Grosshirnrinde irradiiert, deren Mechanismus des Zustandekommens aber nicht genügend klargestellt ist, wurden meine Versuche wie folgt ausgeführt: 1. bei einem erregbaren Hunde, bei dem positive Reflexe auf verschiedene Reize bereits ausgebildet waren, wurde eine Differenzierung von zwei mechanischen Hautreizen in üblicher Weise ausgearbeitet; 2. darauf wurde im Punkte des positiven Reflexes ein akutes Eintreten der Hemmung hervorgebracht, und 3. die Folgen dieses funktionellen Eingriffs wurden im Laufe einer längeren Zeit (bis zur völligen Wiederherstellung der normalen Verhältnisse) verfolgt.

Der positive Speichelreflex auf einen mechanischen Hautreiz (linke Schulter—28 Berührungen in 1 Min.) erreichte etwa 80 Teilstriche der Messröhre ( $100 = 1 \text{ cm}^3 = 20$  Tropfen Speichel), während 30 Sek. der isolierten Wirkung des Reizes. Der negative Reflex (Hautreizung, linke Körperhälfte, etwa die Mitte des Brustkorbes, dieselbe Frequenz) war nach 25 Applikationen dieses Reizes 16—30. Nun wurde in einem Versuch der positive Hautreiz in Zeitabständen von 5 Min. wiederholt appliziert und nicht durch Futter bekräftigt (unterbrochenes Erlöschen des Reflexes), bis eine bedeutende Verringerung des Speichelreflexes eingetreten war (84—52—28—28—12), die vom Eingreifen der Hemmung in diesem Punkte zeugte. Darauf wurde die Differenzierung ausversucht; der negative Reflex war stark herabgesetzt (8 Teilstr.). Die Folgen des einmaligen Erlöschens des positiven Reflexes hielten sehr lange an (Tab. 1) 1. Der Reflex auf den positiven mechanischen Hautreiz war in den darauffolgenden Tagen (18. und 19. Dezember) gegen die Norm (80) stark herabgesetzt, während der negative Reflex gegen die Norm (16—30) bedeutend grösser war; 2. im Laufe eines Monats wiesen die positiven Reflexe, sowohl bei der ersten Applikation im Versuch (erste Zeile), als auch bei der zweiten (dritte Zeile) sehr unbeständige Werte auf; 3. die Wirkung des Hemmreflexes wurde bedeutend schwächer und der negative Reflex wies sehr unbeständige Werte auf (zweite Zeile). Es sei bemerkt, dass andere positive Reflexe (akustische, optische) unbeeinträchtigt blieben.

Da diese Störungen so lange anhielten, wurde zur Brombehandlung gegriffen, um das normale Gleichgewicht zwischen den Erregungs— und Hemmungsprozessen wiederherzustellen. Vom 29. 1. 34 wurde NaBr täglich in einer Menge von 3,0 peroral verabreicht; nach 15—24 Applikationen dieses Mittels trat tatsächlich eine Wiederherstellung ein: der positive Reflex = 80—90, der negative = 10—14. Bei fortdauernder Bromverabreichung wurde das Erlöschen des Reflexes auf den positiven mechanischen Hautreiz bei denselben Versuchsbedingungen wie das erste Mal wiederholt (20. 2. 1934). Gang des Erlöschens: 105—48—43—16—17; bei der Applikation des Differenzierungsreizes = 9. Die Folgen dieses Eingriffs waren diesmal bedeutend geringer (Tab. 5).

Auf Grund der erhaltenen Versuchsergebnisse können nachstehende Schlussfolgerungen gemacht werden:

1. Im Anfangsstadium der Ausbildung einer Differenzierung von zwei ähnlichen bedingten Reizen (in diesem Falle Hautreizen) wird durch ein einmaliges unterbrochenes Erlöschen des positiven Reflexes eine bedeutende und langanhaltende Störung der Reaktionen des Versuchstieres auf diese beiden Reize bewirkt; in den ersten Tagen nach dem Erlöschen des positiven Reflexes kann eine bedeutende Herabsetzung des positiven Reflexes eintreten, während der negative Reiz eine beträchtliche (manch-

mal dem positiven Reiz gleichkommende) positive Wirkung erhält; d. h. es können Beziehungen beobachtet werden, die als ultraparadoxe Beziehungen bezeichnet werden. Die eintretenden Störungen beschränken sich nur auf das betreffende Paar der Reflexe, während Reflexe von anderen Rezeptoren unverändert bleiben.

2. Nachdem die Differenzierung vollkommener und fester wird und sich haltbare Induktionsbeziehungen zwischen den beiden Reflexen einstellen, werden durch diesen funktionellen Eingriff bedeutend geringere Störungen bewirkt.

3. Durch Bromnatrium, das zu einer Verstärkung und Konzentrierung des Prozesses der aktiven Hemmung führt und dadurch die Differenzierungshemmung und die Induktionsbeziehungen vollkommener macht, werden die Folgen dieses Eingriffs ebenfalls abgeschwächt.

## СЛУЧАЙ ИЗОЛИРОВАННОГО ПОРАЖЕНИЯ ТОРМОЗНОГО ПРОЦЕССА В ОГРАНИЧЕННОМ ПУНКТЕ ЗВУКОВОГО АНАЛИЗАТОРА МОЗГОВОЙ КОРЫ

А. А. Линдберг

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

В процессе изучения высшей нервной деятельности у собак, в результате которого были установлены и сформулированы основные закономерности этой деятельности, целому ряду сотрудников лабораторий академика И. П. Павлова пришлось столкнуться с весьма нередкими случаями нарушения нормального протекания высшей нервной деятельности, с патологическими состояниями ее. Все наблюдаемые случаи патологических нарушений, развивающиеся в результате разнообразных чисто функциональных воздействий на кору больших полушарий головного мозга, могут быть в самых общих чертах разделены на две большие группы. С одной стороны, наблюдаются резкие нарушения всей совокупности высшей нервной деятельности подопытного животного; при этом нередко оказывается измененной не только изучаемая в условиях специального эксперимента нервная деятельность, но также и общее поведение животного вне экспериментальной комнаты. С другой стороны, отмечаются случаи, когда нарушения нормальной деятельности ограничиваются узкими, строго отграниченными пунктами или районами мозговой коры; при этом в ряде случаев вся остальная высшая нервная деятельность, осуществляемая всей остальной массой коры, остается совершенно нормальной, т. е. не представляет никаких отклонений от тех основных закономерностей, которыми характеризуется нормальная деятельность. Первая группа нарушений, подробно изученная И. П. Разенковым, М. К. Петровой и другими сотрудниками лабораторий, известна под названием экспериментальных неврозов; вторые случаи трактуются как результат изолированного поражения отдельных пунктов или районов мозговой коры (М. К. Петрова, В. В. Рикман и др.). В первом случае речь идет о резком нарушении нормального равновесия между раздражительным и тормозным процессами в коре, причем на известное время и при известных условиях преобладание получает или тот или другой процесс, охватывая всю кору и распространяясь на всю высшую нервную деятельность; во втором случае речь идет главным образом о следующих двух основных отклонениях от нормы: либо в деятельности определенного пункта коры оказывается нарушенной нормальная зависимость между силой условного раздражителя и величиной условного эффекта (так называемая парадоксальность), либо же наблюдается нарушение нормального взаимодействия между



раздражительным и тормозным процессами, ограничивающееся в чистом виде лишь одним каким-либо пунктом коры, т. е. патологическое состояние выражается либо в том, что ослабление условного раздражителя ведет к увеличению условного рефлекса, а усиление, наоборот, к уменьшению его, в то время как нормальное состояние характеризуется как-раз обратным отношением, либо же в том, что происходит иногда полное извращение действия положительного и тормозного раздражителя, несоответствующее условиям и требованиям опыта; в последнем случае тормозный раздражитель обуславливает эффект равный положительному или даже значительно превосходящий последний (ультрапарадоксальность). В некоторых случаях повторяемое изо дня в день раздражение патологически измененного пункта коры не влечет за собой никаких изменений во всей остальной условнорефлекторной деятельности животного, в других же случаях это раздражение заметно отражается на последней: все условные рефлексы, представляющие совершенно правильные отношения в тех опытах, когда не производится раздражения большого пункта, претерпевает резкие нарушения, как только в одном или нескольких последующих опытах последний подвергается раздражению.

Если мы обратимся теперь к тем условиям, при которых наблюдаются те и другие нарушения высшей нервной деятельности, то в этом отношении можно отметить известные, однако не принципиальные различия. Экспериментальные неврозы, наблюдаемые преимущественно у собак, принадлежащих к слабому нервному типу, а также у собак с ослабленной в результате определенных воздействий (например кастрации) нервной системой, могут быть обусловлены весьма многочисленным функциональным воздействием; сюда относятся выработка условного пищевого рефлекса на электрокожное раздражение (М. Н. Ерофеева, 1912; М. К. Петрова, 1924), выработка трудной дифференцировки (Н. Р. Шенгер-Крестовникова, 1921; М. К. Петрова, 1924; Е. М. Крепс, 1924; А. Г. Иванов-Смоленский, 1927 и др.), ошибка тормозного и раздражительного процессов (И. П. Разенков, 1924; М. К. Петрова и др.), неренапряжение тормозного процесса (М. К. Петрова, 1932) и применение сверхсильного раздражителя (М. К. Петрова, 1932). В основе всех тех случаев, когда наблюдаются изолированные поражения отдельных пунктов коры, встречающиеся преимущественно у собак с достаточно сильной нервной системой, но отличающиеся отсутствием стойкого равновесия между раздражительным и тормозным процессами, которое может быть либо конституциональным, либо же явиться результатом специального ослабления тормозного процесса под влиянием известных воздействий (например кастрация), лежит главным образом одна причина, а именно трудность выработки дифференцировки, в основе которой в свою очередь лежит ошибка между процессами возбуждения и торможения; результатом этого при известных условиях является нарушение деятельности в соответственном пункте того или иного анализатора [звукового — в случае В. В. Рикман (1927); кожно-механического — в случае М. К. Петровой (1927)].

Особенно демонстративные и интересные случаи патологических изменений в отдельных пунктах коры были отмечены в лабораториях в самое последнее время; эти случаи были подробно изучены М. К. Петровой и разобраны академиком И. П. Павловым в одном из последних опубликованных сообщений.

В этих случаях изолированные патологические пункты появились у некоторых подопытных животных, которым предлагалась весьма трудная для решения задача, — так называемая переделка условного действия двух противоположных по своему значению схожих раздражителей: старый положительный условный раздражитель (удары метронома определенной частоты), который всегда сопровождался подкармливанием животного, таким образом приобрел значение пищевого сигнала и вызывал очень стойкий и постоянный пищевой рефлекс, с определенного момента переставал подкрепляться пищей и должен был в соответствии с новым условием опыта стать тормозным раздражителем, а соответствующий дифференцировочный раздражитель (удары метронома другой частоты), который ранее никогда не сопровождался едой и в соответствии с этим стал тормозным раздражителем, с того же момента стал подкрепляться пищей. Таким образом при этих новых условиях первый раздражитель, ранее бывший положительным, должен был постепенно утратить свое раздражающее действие и на него должен был образоваться тормозный рефлекс, а второй раздражитель, прежний дифференцировочный, должен был лишиться своего тормозного

действия и стать сигналом пищевой деятельности. В то время как собаки с достаточно сильной и до известной степени уравновешенной нервной системой (в том числе и ряд кастратов, принадлежавших к сильному уравновешенному типу) с этой задачей более или менее быстро справились, у некоторых собак отчетливо выступили определенные патологические изменения нервной деятельности в метрономном районе коры; эти изменения были поняты как результат патологической инертности раздражительного процесса. В условнорефлекторной деятельности этих подопытных собак это явление выражалось в том, что прежний положительный условный раздражитель, который теперь не подкреплялся пищей, не утрачивал положительного действия, а прежний тормозный раздражитель, теперь постоянно подкреплявшийся, либо совершенно не приобретал положительного действия, либо же давал очень нестойкий и слабый положительный эффект. Детальный экспериментальный анализ этих случаев показал, во-первых, что это состояние является результатом упомянутого особого свойства раздражительного процесса, патологической инертности его, во-вторых, что индукционные отношения между раздражительным и тормозным процессами играют при этом весьма большую роль и, наконец, в третьих, что общее ослабление тормозного процесса (в результате кастрации) является моментом, благоприятствующим развитию патологической инертности раздражительного процесса при разбираемых условиях.

В этих случаях, как показал экспериментальный анализ, имелось патологическое изменение раздражительного процесса в узком районе коры при одновременном общем ослаблении тормозного процесса. Вследствие того что учение об изолированных больных пунктах привлекает за последние годы особенное внимание в связи с тем значением, которое принадлежит этому учению в выяснении тех механизмов, которые лежат в основе определенной группы патологических состояний у человека, подробное ознакомление со всеми наблюдаемыми в лабораторной обстановке случаями изолированных поражений, со свойственными некоторым из этих случаев особенностями, а также с условиями, которые лежат в основе этих случаев, является весьма желательным; с этой точки зрения может представить известный интерес и тот несколько особенный случай нарушения нормальной нервной деятельности в узко-ограниченном районе коры борющихся полушарий головного мозга, который мне пришлось наблюдать у одного из исследованных мною подопытных животных. Своеобразие этого случая заключалась в том, что у этой собаки выступило отчетливое поражение тормозного процесса в ограниченном пункте коры при отсутствии изменений раздражительного процесса.

Настоящее исследование произведено на старом лабораторном животном, на собаке с кличкой „Пингель“; она была оперирована в марте 1924 г. и до октября 1931 г. когда она перешла ко мне, служила для опытов И. Н. Журавлеву и И. О. Нарбутовичу. Эта собака принадлежала, как показало специальное исследование И. О. Нарбутовича, к сильному, хорошо уравновешенному нервному типу и отличалась большим постоянством положительных пищевых условных рефлексов и полнотой дифференцировок. Среди других раздражителей у нее был выработан положительный условный рефлекс на удары метронома частотой 76 в 1 мин. и дифференцировка к нему — удары метронома частотой в 200 в 1 мин., которая не применялась с 1929 г. При переходе „Пингеля“ в мои руки в возрасте 9—10 лет, я начал применять у него следующую систему положительных раздражителей: шум, метроном — 100 уд. в 1 мин., касалка (на правом бедре) — 28 прикосновений в 1 мин., шум, метроном — 100 уд. в 1 мин., касалка — 28 прикосновений в 1 мин.; все условные раздражители были отставлены на 15 сек., интервалы между условными раздражителями равнялись 5 мин. Как видно, положительный метроном — 76, на который у „Пингеля“ был ранее выработан пищевой условный рефлекс, был мною заменен метрономом — 100. Все рефлексы оказались налицо, причем отмечалась вполне хорошая зависимость между силой раздражителей и величиной условного эффекта — шум и метроном давали в среднем около 45—50 дел. слюны за 15 сек. (100 дел. = 1 см<sup>3</sup>), а касалка — около 25 дел.; необходимо отметить, что до введения дифференцировочного метронома падения положительных условных рефлексов при втором применении раздражителей не отмечалось. С 11 ноября 1931 г. была начата выработка дифференцировки на удары метронома частотой 50 в 1 мин.; дифференцировочный раздражитель применялся в середине системы раздражителей. Необходимо при этом отметить,

что ранее у „Пингеля“ удары метронома меньшей частоты (76 в 1 мин.) были положительным условным раздражителем, а удары большей частоты (200 в 1 мин.) — тормозным; мною же по техническим условиям метроном-100 применялся как положительный раздражитель, а на метроном-50 была начата выработка дифференцировки; так как эта собака отличалась в прошлом вполне хорошим торможением, можно было ожидать, что выработка столь простой дифференцировки произойдет крайне быстро, однако мы столкнулись как-раз с обратным: дифференцировочный метроном был применен по 1 разу в день в течение 15 опытных дней, а развития торможения не последовало, как видно из табл. 1, на которой представлены величины условных рефлексов на положительный метроном (при первом и втором применениях) и на дифференцировочный.

ТАБЛИЦА 1

Применение дифференцировочного метронома-50 в середине системы раздражителей

| <div>Дата</div> <div>Условный раздражитель</div> |  | Величина условных рефлексов в делениях шкалы |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
|--------------------------------------------------|--|----------------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                                                  |  | 1931 г.                                      |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
|                                                  |  | 11/XI                                        | 12/XI | 13/XI | 14/XI | 16/XI | 17/XI | 18/XI | 19/XI | 20/XI | 21/XI | 23/XI | 24/XI | 25/XI | 26/XI | 27/XI |
| Метроном - 100 . . .                             |  | 43                                           | 44    | 46    | 34    | 41    | 44    | 40    | 40    | 53    | 55    | 45    | 48    | 63    | 63    | 43    |
| " - 50 . . .                                     |  | 32                                           | 30    | 42    | 38    | 25    | 42    | 43    | 21    | 43    | 39    | 34    | 35    | 43    | 37    | 26    |
| " - 100 . . .                                    |  | 28                                           | 30    | 32    | 28    | 37    | 35    | 28    | 30    | 32    | 35    | 35    | 41    | 45    | 30    | 28    |

Примечание. За 30 сек., следующие после прекращения дифференцировочного раздражителя, всегда отмечалось слюноотделение, равное 20—35 дел.; как правило, оно прекращалось по прошествии 1 мин.

Эти опыты с попыткой выработки простой метрономной дифференцировки показали, что у „Пингеля“, отличавшегося ранее сильным активным торможением, отмечается совершенно определенное ослабление торможения, и необходимо было в первую очередь решить вопрос, является ли это ослабление результатом старости собаки, которая, как известно из работ Соловейчика и Л. А. Андреева, характеризуется именно слабостью тормозного процесса, т. е. распространяется ли она на все анализаторы или же является в какой-то мере ограниченным одним метрономным районом. Последующие опыты показали, что ослабление тормозного процесса не является общим: на касалку по месту (дифференцировочная касалка на правой лопатке—28 прикосновений в 1 мин.) дифференцировка образовалась с 3-го применения и была весьма прочной. Испробованный в течение следующих пяти опытных дней дифференцировочный метроном-50 вызывал слюнный рефлекс, равный 80—85% положительного.

В дальнейшем мы продолжали настаивать на образовании дифференцировки на более редкий ритм метронома и применили некоторые специальные мероприятия, которые, как показали опыты многих сотрудников лабораторий, могут в известных случаях благоприятствовать выработке дифференцировки.

1. В течение некоторого времени дифференцировочный метроном применялся не ежедневно, а через день. Соответствующие величины представлены в табл. 2.



ТАБЛИЦА 2

Применение дифференцировочного метронома через день

| Условный раздражитель \ Дата    | Величина условных рефлексов в делениях шкалы |        |        |        |        |        |                              |     |     |     |     |     |
|---------------------------------|----------------------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|
|                                 | 1931 г.                                      |        |        |        |        |        | 1932 г.                      |     |     |     |     |     |
|                                 | 24/XII                                       | 25/XII | 26/XII | 28/XII | 29/XII | 30/XII | 2/I (после двух дней отдыха) | 4/I | 5/I | 6/I | 7/I | 8/I |
| Метроном - 100 (1-е применение) | 48                                           | 42     | 41     | 50     | 49     | 49     | 49                           | 42  | 55  | 43  | 48  | 49  |
| Метроном - 50                   | 21                                           | —      | 28     | 21     | —      | 34     | 22                           | —   | 26  | —   | 26  | —   |
| Метроном - 100 (2-е применение) | 25                                           | 31     | 46     | 46     | 40     | 39     | 30                           | 30  | 34  | 33  | 36  | 34  |

Примечание. 21—27-е применение дифференцировочного метронома-50

2. В течение ряда опытных дней дифференцировочный метроном применялся в опыте на первом месте, а не в середине системы раздражителей, однако и это не повлияло на выработку тормозного рефлекса (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Применение дифференцировочного метронома на первом месте

| Условный раздражитель \ Дата    | Величина условных рефлексов в делениях шкалы |      |      |      |      |      |      |      |
|---------------------------------|----------------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|
|                                 | 1932 год                                     |      |      |      |      |      |      |      |
|                                 | 11/I                                         | 12/I | 13/I | 15/I | 16/I | 18/I | 19/I | 21/I |
| Метроном - 50 (дифференц.)      | 27                                           | 33   | 38   | 16   | 28   | 30   | 12   | 30   |
| Метроном - 100 (1-е применение) | 45                                           | 48   | 58   | 36   | 54   | 37   | 41   | 62   |
| Метроном - 100 (2-е применение) | 33                                           | 44   | 44   | 30   | 35   | 35   | 43   | 40   |

Примечание. 28—35-е применение дифференцировочного метронома-50.

3. В дальнейшем было прекращено применение всех прочих условных раздражителей, а положительный (М - 100) и дифференцировочный (М - 50) метрономы применялись в ритмическом порядке, что должно было облегчить развитие и уточнение индукционных отношений между этими рефлексами и во многих случаях действительно заметным образом ускоряло образование дифференцировки, выработки которой при обычных условиях не происходило; соответствующие данные видны из табл. 4.

ТАБЛИЦА 4

Применение положительного (М-100) и отрицательного (М-50) метрономов в ритмическом порядке

| Условный раздражитель \ Дата | Величина условных рефлексов в делениях шкалы |      |      |      |      |
|------------------------------|----------------------------------------------|------|------|------|------|
|                              | 1932 г.                                      |      |      |      |      |
|                              | 23/I                                         | 25/I | 26/I | 27/I | 28/I |
| М-100 . . . . .              | 40                                           | 43   | 47   | 46   | 48   |
| М-50 . . . . .               | 32                                           | 32   | 23   | 31   | 21   |
| М-100 . . . . .              | 41                                           | 33   | 40   | 50   | 33   |
| М-50 . . . . .               | 21                                           | 12   | 13   | 20   | 34   |
| М-100 . . . . .              | 27                                           | 30   | 30   | 44   | 40   |
| М-50 . . . . .               | 24                                           | 15   | 18   | 19   | 17   |
| М-100 . . . . .              | 23                                           | 41   | 40   | 37   | 31   |

На основании этих опытов можно было прийти к заключению что выработки дифференцировки на более редкий ритм ударов метронома, чем частота положительного метрономного раздражителя, не происходит: несмотря на то, что дифференцировочный метроном (М-50) был применен за этот период времени 53 раза без подкрепления пищевым раздражителем, он не стал тормозным раздражителем; дальнейшая задача заключалась в том, чтобы испытать действие старого метрономного дифференцировочного раздражителя (М-200) и попытаться восстановить эту бывшую ранее (в 1929 г.) полную и прочную дифференцировку, т. е. восстановить прежние отношения, когда более редкий ритм метронома был положительным пищевым раздражителем, от которого более частый ритм был отдифференцирован и вызывал тормозный рефлекс. В соответствии с этим с 30/I 1932 г. вместо М-50 был введен М-200. В прилагаемой табл. 5 представлены данные, полученные при 18—25 применениях этого старого дифференцировочного раздражителя, а также величины условных рефлексов на положительный М-100.

ТАБЛИЦА 5

Применение дифференцировочного метронома-200 в 18—25 раз

| Условный раздражитель \ Дата | Величины условных рефлексов в делениях шкалы |       |       |       |       |       |       |       |
|------------------------------|----------------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                              | 1932 г.                                      |       |       |       |       |       |       |       |
|                              | 11/II                                        | 12/II | 13/II | 16/II | 17/II | 18/II | 19/II | 20/II |
| Метроном-100 . . .           | 35                                           | 46    | 51    | 50    | 51    | 50    | 55    | 50    |
| Метроном-200 . . .           | 15                                           | 22    | 32    | 17    | 22    | 31    | 31    | 28    |
| Метроном-100 . . .           | 38                                           | 46    | 39    | 40    | 37    | 42    | 49    | 41    |

Как видно из таблицы, на дифференцировочный метроном - 200 тормозной рефлекс не удалось восстановить, а это давало право заключить, что неуспех выработки новой дифференцировки на М-50 зависел не от того, что в качестве тормозного агента был взят более редкий ритм ударов метронома, чем частота ударов положительного раздражителя (М-100), а от ослабления тормозного процесса в метрономном районе; это свидетельствовало о поражении этого района. Вместе с тем причина, которая лежала в основе ослабления тормозного процесса именно в метрономном районе коры, могла быть усмотрена в том, что при работе Нарбутовича с этой собакой у нее было произведено большое количество сшибок.

Дальнейшие опыты были направлены на выяснение следующих вопросов: 1) ограничивается ли это патологическое состояние метрономным пунктом или распространяется на весь звуковой анализатор и 2) не представляет ли и раздражительный процесс в метрономном районе каких-либо отклонений от нормы?

1. Для разрешения первого вопроса была начата выработка дифференцировки на слабый шум; соответствующий положительный условный раздражитель — сильный шум — применялся ежедневно 2 раза с октября 1931 г. и давал очень постоянные по величине рефлексы. Этот дифференцировочный раздражитель применялся в середине системы, как это имело место и с прочими тормозными агентами: выработка этой дифференцировки произошла весьма быстро, и дифференцировка была полной и прочной, что видно из табл. 6.

ТАБЛИЦА 6

Применение (в 13-й — 18-й раз) в качестве дифференцировочного раздражителя слабого шума

| Условный<br>раздражитель \ Дата | Величина условных рефлексов в делениях шкалы |       |       |        |        |        |
|---------------------------------|----------------------------------------------|-------|-------|--------|--------|--------|
|                                 | 1932 г.                                      |       |       |        |        |        |
|                                 | 7/III                                        | 8/III | 9/III | 10/III | 11/III | 12/III |
| Шум сильный<br>(1-е применение) | 47                                           | 53    | 50    | 51     | 55     | 52     |
| Шум слабый                      | 4                                            | 3     | 2     | 3      | 2      | 2      |
| Шум сильный<br>(2-е применение) | 41                                           | 44    | 32    | 30     | 34     | 34     |

Полученные данные с несомненностью свидетельствуют о том, что ослабление тормозного процесса не распространялось на весь звуковой анализатор, а было ограничено метрономным районом.

2. Для разрешения второго вопроса необходимо было испытать, сохранена ли в метрономном районе зависимость между силой условного раздражителя и величиной условного эффекта, отсутствие которой является, как на это указывалось, весьма характерным в случае изолированных больных пунктов. Соответственные опыты показали, что раздражительный процесс никаких отклонений от нормы не представляет. В ряде опытов при первом или втором применении положительного метронома (М-100) производилось ослабление раздражителя путем заглушения звука; для этой цели метроном



помещался в обитый войлоком ящик; было отмечено, что ослабление положительного метронома каждый раз неизменно сопровождалось заметным уменьшением условного рефлекса, которое имело место и тогда, когда элемент новизны прошел, т. е. когда нельзя было сделать ответственным за это уменьшение внешнее торможение в результате ориентировочной реакции. В другом ряде опытов при прочих равных условиях производилось усиление положительного метронома; это достигалось тем, что метроном помещался на резонирующую поверхность (на положенную на пол скрипку); это вело к некоторому, но весьма небольшому усилению ударов метронома. При этом мы отметили лишь очень незначительное увеличение условного рефлекса; при этом, однако, совершенно отсутствовало падение рефлекса. Эти опыты показали, что столь часто встречаемая в случае изолированных больных пунктов парадоксальность в данном случае не имела места, т. е. что существенные нарушения затрагивали только тормозный процесс в пораженном метрономном районе.

Дальнейшая задача заключалась в разрешении вопроса, заключается ли невозможность выработки метрономной дифференцировки только в невозможности разграничения различных частот этого раздражителя, или же она распространяется и на невозможность различения других свойств этого ритмического раздражителя. Для этого у „Пингеля“ было приступлено к выработке дифференцировки на заглушенный метроном - 100, причем метроном - 100 обычной силы был оставлен положительным условным раздражителем.

Несмотря на то, что М - 100, заглушенный перед началом применения, в качестве дифференцировочного агента на протяжении предшествовавших трех дней был четыре раза подкреплён пищей, образование этой дифференцировки произошло весьма быстро; соответствующие данные представлены в табл. 7.

ТАБЛИЦА 7

Выработка дифференцировки на заглушенный метроном - 100 положительный раздражитель — метроном - 100 обычной силы)

| Условный<br>раздражитель           | Дата | Величина условных рефлексов в делениях шкалы |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |
|------------------------------------|------|----------------------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
|                                    |      | 1932 г.                                      |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |
|                                    |      | 14/III                                       | 15/III | 16/III | 17/III | 18/III | 19/III | 21/III | 22/III | 23/III | 24/III | 25/III | 26/III |
| Метроном - 100<br>(1-е применение) |      | 47                                           | 49     | 46     | 45     | 52     | 43     | 48     | 50     | 46     | 44     | 50     | 43     |
| Метроном - 100<br>заглушенный      |      | 13                                           | 8      | 8      | 3      | 5      | 2      | 5      | 14     | 4      | 2      | 1      | 5      |
| Метроном - 100<br>(2-е применение) |      | 41                                           | 35     | 45     | 31     | 31     | 45     | 43     | 36     | 32     | 35     | 42     | 35     |

Примечание. Метроном - 100 (заглушенный) поставлен в камере на то же самое место, на котором стояли применявшиеся ранее М - 50 и М - 200.

Как видно из этой таблицы, образование дифференцировки на силу метрономных раздражителей протекало вполне правильно и быстро, причем положительный метрономный рефлекс в период выработки дифференцировки никаких существенных изменений не пре-

терпевал: при первом применении положительного метронома величина условного рефлекса колебалась в сравнительно узких границах от 43 до 52 дел. шкалы, при втором применении величины рефлекса также не представляли сильных колебаний (31—45 дел. шкалы) и отсутствовало резкое уменьшение рефлекса по сравнению с первым применением в данном опытном дне, которое весьма часто встречается при отсутствии концентрации тормозного процесса; а также и при ослаблении раздражительного процесса; таким образом можно было считать, что обусловливаемое дифференцировочным раздражителем торможение является в достаточной мере концентрированным и что раздражительный процесс заметных отклонений от нормы не представляет. Далее оставалось выяснить вопрос о том, распространяется ли трудность дифференцирования при том условии, если в качестве отрицательного раздражителя берется раздражитель более сильный, чем соответствующий положительный условный раздражитель, на другие анализаторы, исходя из того соображения, что ритмический раздражитель является в известных пределах тем сильнее, чем чаще ритм раздражений, или же это отношение имело силу лишь в случае ритмических звуковых раздражителей. В соответствии с этим при наличии прочного положительного рефлекса на ритмическое механическое раздражение кожи правого бедра (28 прикосновений в 1 мин.) была начата выработка дифференцировки на частоту раздражений, причем частота отрицательного раздражения была взята гораздо большей (60 прикосновений в 1 мин.) дифференцировочный раздражитель применялся в середине системы. Ход образования дифференцировки на это новое раздражение кожи представлен в табл. 8.

ТАБЛИЦА 8

Выработка дифференцировки на частоту кожно-механического раздражения

| Условный<br>раздражитель                | Дата   |        | Величина условных рефлексов в делениях шкалы |        |      |      |      |      |      |      |      |      |
|-----------------------------------------|--------|--------|----------------------------------------------|--------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|                                         |        |        | 1932 г.                                      |        |      |      |      |      |      |      |      |      |
|                                         | 28/III | 29/III | 30/III                                       | 31/III | 1/IV | 2/IV | 4/IV | 5/IV | 6/IV | 7/IV | 8/IV | 9/IV |
| Касалка - 28 (1-е применение) . . . . . | 24     | 17     | 28                                           | 22     | 27   | 23   | 22   | 30   | 19   | 23   | 22   | 22   |
| Касалка - 60 . . . . .                  | 16     | 11     | 18                                           | 7      | 6    | 5    | 2    | 9    | 2    | 2    | 0    | 2    |
| Касалка - 28 (2-е применение) . . . . . | 20     | 21     | 24                                           | 15     | 22   | 20   | 19   | 21   | 16   | 19   | 17   | 18   |

Примечание. Положительная касалка — 28 прикосновений в 1 мин.; дифференцировочная касалка — 60 прикосновений в 1 мин. к коже правого бедра; обе на одном и том же месте.

Эти опыты, как видно из табл. 8, показали, что образование дифференцировки на частоту кожно-механического раздражения оказалось у „Пингеля“ при указанных условиях вполне возможным. Все перечисленные пробы не оставляли сомнений, что ослабление тормозного процесса ограничивается звуковой областью и именно метрономным районом, при полном отсутствии возможности выработки торможения

на отличные от положительной частоты ритмы метрономных раздражений и при сохранности способности к различению одного и того же раздражителя (М-100) в зависимости от силы его.

Дальнейшие опыты показали, что торможение, развиваемое при применении заглушенного метронома-100, не представляло исключительной степени слабости, а могло считаться в достаточной мере сильным; об этом свидетельствовала также, как уже упоминалось, достаточная концентрация торможения, выражавшаяся в отсутствии сколько-нибудь заметного последовательного торможения. Окончательное же решение вопроса дала проба с так называемым перенапряжением тормозного процесса; эта проба заключается в том, что в один из опытных дней дифференцировочный раздражитель применялся не в течение обычного времени, а в продолжение нескольких (3—5) минут, и ведет у собак, принадлежащих к особому нервному типу, т. е. характеризующихся слабостью активного торможения к глубоким нарушениям высшей нервной деятельности, как это известно из опытов М. К. Петровой.<sup>1</sup> Для этой цели снова был введен заглушенный дифференцировочный метроном-100, который не применялся в течение почти 2 мес.; дифференцировка оказалась вполне сохранившейся; положительные условные рефлексы не представляли никаких отклонений от нормы (табл. 9).

ТАБЛИЦА 9

Условно-рефлекторная деятельность перед пробой с перенапряжением тормозного процесса

„Пингель“

| Условный раздражитель — время изолированного действия<br>1 = 15 сек. | Опыт 16 мая 1932 г.          |                                                 | Опыт 17 мая 1932 г.          |                                              |
|----------------------------------------------------------------------|------------------------------|-------------------------------------------------|------------------------------|----------------------------------------------|
|                                                                      | Латентный период<br>(в сек.) | Величина условного рефлекса<br>в делениях шкалы | Латентный период<br>(в сек.) | Величина условного рефлекса в делениях шкалы |
| Шум . . . . .                                                        | 2                            | 51                                              | 2                            | 49                                           |
| М-100 . . . . .                                                      | 3                            | 48                                              | 3                            | 41                                           |
| Касалка-28 . . . . .                                                 | 3                            | 32                                              | 3                            | 29                                           |
| М-50 (заглушен.) . . .                                               | 10                           | 3                                               | 3                            | 3                                            |
| Шум . . . . .                                                        | 3                            | 32                                              | 3                            | 38                                           |
| М-100 . . . . .                                                      | 3                            | 38                                              | 4                            | 33                                           |
| Касалка-28 . . . . .                                                 | 3                            | 27                                              | 3                            | 26                                           |

Примечание. Интервалы между раздражителями = 5 мин.

На следующий день было произведено продление действия дифференцировочного раздражителя до 5 мин.; ход слюнной реакции на этот раздражитель виден из табл. 10; на примененных после этих положительных условных рефлексах эта проба не дала себя знать совершенно, — все условные рефлексы были вполне нормальной величины.

<sup>1</sup> Неопубликованная работа, см. статью Акад. И. П. Павлова „Последние сообщения по физиол. и патол. в. н. д.“, вып. 1, 1933.



ТАБЛИЦА 10

Продление действия дифференцировочного метронома-100 (заглушенный) до 5 мин. Ход слюноотделения за время действия и в течение 2 мин. после прекращения

| По четвертям<br>минуты<br>Минуты | Слюнный рефлекс в делениях шкалы |            |            |            | Итого за<br>каждую<br>минуту |
|----------------------------------|----------------------------------|------------|------------|------------|------------------------------|
|                                  | 1—15 сек.                        | 16—30 сек. | 31—45 сек. | 45—60 сек. |                              |
| 1                                | 2                                | 3          | 4          | 7          | 16                           |
| 2                                | 3                                | 0          | 0          | 0          | 3                            |
| 3                                | 0                                | 0          | 0          | 0          | 0                            |
| 4                                | 0                                | 0          | 0          | 0          | 0                            |
| 5                                | 0                                | 5          | 12         | 1          | 18                           |
| 6                                | 0                                | 0          | 0          | 0          | 0                            |
| 7                                | 0                                | 0          | 0          | 0          | 0                            |

Как видно из табл. 10, дифференцировочный раздражитель, проявив за первые 15 сек., т. е. за обычное время своего действия, вполне соответствующее действие, оказал в течение 2, 3 и 4 мин. еще более глубокое тормозное действие, которое на 5-й мин. сменилось некоторым перевесом возбуждения; это последнее обстоятельство могло быть объяснено вмешательством так наз. рефлекса на время, так как конец пятиминутного действия дифференцировочного раздражителя при пробе совпадал с концом интервала между раздражителями, вслед за которым всегда следовал следующий положительный звуковой раздражитель.

Необходимо, однако, отметить, что ход слюнной реакции при необычном продлении действия дифференцировочного раздражителя сам по себе является сравнительно мало показательным; гораздо более интересными являются обычно те нарушения условнорефлекторной деятельности, которые имеют место в последующие дни, если это перенапряжение оказывается для испытуемого животного непосильным. Последствия перенапряжения тормозного процесса были у „Пингеля“ крайне незначительными: в течение следующих двух дней действие дифференцировочного раздражителя несколько ослабло, а все положительные рефлексы сохранили свою обычную величину (табл. 11).

ТАБЛИЦА 11

Условнорефлекторная деятельность после перенапряжения „Пингель“ тормозного процесса

| Условный раздражитель — время изолированного действия = 15 сек. | Опыт 19/I 1932 г.         |                                          | Опыт 20/IV 1932 г.        |                                          | Опыт 21/V 1932 г.         |                                          |
|-----------------------------------------------------------------|---------------------------|------------------------------------------|---------------------------|------------------------------------------|---------------------------|------------------------------------------|
|                                                                 | Латентный период (в сек.) | Величина условного рефлекса в дел. шкалы | Латентный период (в сек.) | Величина условного рефлекса в дел. шкалы | Латентный период (в сек.) | Величина условного рефлекса в дел. шкалы |
| Шум . . . . .                                                   | 2                         | 57                                       | 2                         | 48                                       | 2                         | 51                                       |
| М - 100 . . . . .                                               | 4                         | 40                                       | 3                         | 49                                       | 3                         | 45                                       |
| Касалка - 28 . . . .                                            | 2                         | 36                                       | 3                         | 27                                       | 3                         | 30                                       |
| М - 100 (заглушен). .                                           | 7                         | 17                                       | 8                         | 9                                        | 4                         | 1                                        |
| Шум . . . . .                                                   | 3                         | 46                                       | 3                         | 40                                       | 3                         | 34                                       |
| М - 100 . . . . .                                               | 5                         | 30                                       | 3                         | 30                                       | 3                         | 27                                       |
| Касалка - 28 . . . .                                            | 2                         | 28                                       | 3                         | 27                                       | 3                         | 27                                       |

Примечание. Интервалы между раздражителями = 5 мин.

Таким образом данные этой пробы свидетельствовали о том, что выработанное в метрономном районе в результате дифференцировки метрономных раздражителей в зависимости от силы торможение нельзя было считать очень слабым.

На основании всех перечисленных результатов исследования условнорефлекторной деятельности „Пингеля“ можно было установить, что 1) у него метрономный район являлся изолированным болезненным районом; 2) на протяжении продолжительного периода исследования (около 7 мес.) в этом пункте отмечалось исключительное поражение тормозного процесса при вполне нормальном процессе возбуждения; ослабление тормозного процесса сказывалось при этом в отсутствии анализа частоты ритмических раздражений; 3) в остальной части звукового района, а также участках мозговой коры, которые участвуют в осуществлении рефлексов на кожно-механические раздражения, способность к анализу раздражений была в полной мере сохранена.

В заключение мне хотелось бы указать на то, что установленные у „Пингеля“ нарушения нормальной высшей нервной деятельности являются лишним доказательством справедливости положения о мозаичном характере коры больших полушарий, а также указывают на то, что, несмотря на теснейшую взаимную связь, которая имеет место между процессами возбуждения и торможения, имеются веские возражения против полного отождествления этих процессов.

Поступило в редакцию  
8 марта 1936 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

Андреев Л. А. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1925, I, вып. 1. — Журавлев И. Н. Там же, 1928, 3, вып. 1. — Иванов-Смоленский А. Г. Там же, 1927, 2, вып. 1. — Крепс Е. М. Там же, 1925, I, вып. 1. — Нарбутович И. О. Там же, 1928, 3, вып. 1. — Петрова М. К. Там же, 1925, I вып. 1. — Павлов И. П. Послед. сообщ. по физиол. и патол. в. н. д. 1933. — Петрова М. К. Неопубл. работа, цит. по докладу акад. И. П. Павлова в Копенгагене (сент. 1932). — Петрова М. К. и Рикман В. В. — Неопубл. работы, цит. по И. П. Павлову „Лекц. о работе бол. полуш. гол. мозга“, ГИЗ, 1927, стр. 264—271. — Соловейчик Д. И. — Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1925, I, вып. 1, — Шенгер-Крестовникова Н. Р. Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, 1921, 3, вып. 3.

#### EIN FALL DER ISOLIERTEN STÖRUNG DES HEMMPROZESSES IM ENGBEGRENZTEN BEZIRKE DES GEHOERANALYSATORS

Von *Alexander Lindberg*

Aus dem Physiologischen Institut d. Akad. d. Wissenschaften d. U. d. S. S. R.

Vorstand—Prof. Dr. I. P. Pavlov

In der Einleitung werden die Fälle von pathologischen Störungen der höchsten Nerventätigkeit in engbegrenzten Bezirken der Grosshirnrinde besprochen, die von einigen Mitarbeitern der Pavlovschen Laboratorien beobachtet worden sind (V. V. Rickmann, M. K. Petrova u. a. m.). Es wird hervorgehoben, dass diese Fälle ganz besonders oft beobachtet werden können, wenn man das Umwandeln der Wirkung von zwei ihrer Bedeutung nach einander entgegengesetzten Kesseten vom Versuchstier erfordert (ein fest ausgearbeiteter positiver Reflex wird in einen negativen Reflex umgemacht während der frühere negative Reiz durch Futter bekräftigt wird und auf diesen Reiz, entsprechend den neuen Versuchsbedingungen, ein positiver Reflex sich ausbilden muss) und dass in diesen Fällen unter bestimmten Bedingungen die sogen. „pathologische Unbeweglichkeit“ (inertia) des Erregungsprozesses im Punkte des positiven Reflexes beobachtet wird.

Verf. berichtet über einen alten Hund, der im Laufe von vielen Jahren zu Versuchszwecken gedient hatte; dieses Tier zeichnete sich in früheren Untersuchungen durch sehr grosse und beständige positive Reflexe aus und beantwortete die negativen Reize mit vollkommener Hemmung. Als das Tier im Jahre 1931 in die Hände des Verf. gelangte, nachdem

es etwa 1½ Jahre für Versuche mit bedingten Reflexen nicht gebraucht worden war, erwies es sich, dass bei diesem Tier die alte Metronomdifferenzierung zerstört war und von neuem nicht ausgebildet werden konnte, während der positive Metronomreflex sehr beständige und grosse Werte aufwies. Es wurde der Versuch gemacht vom positiven Metronom (Schlagfrequenz 100 in 1 Min.) sowohl Metronomschläge geringerer Frequenz (50 in 1 Min.) als auch grösserer Frequenz (200 in 1 Min.) abzu-differenzieren. Die Ausbildung der Differenzierungen misslang—der negative Reflex betrug etwa 80—50% des positiven obwohl eine Reihe von Massnahmen getroffen wurden, die in Fällen, wenn die Ausbildung erschwert ist, oft gute Dienste geleistet hatten.

Ferner mussten folgende Fragen beantwortet werden: 1. Ob die Abschwächung der Hemmung sich auf die gesamte Grosshirnrinde erstreckte, da, wie es aus Versuchen von Soloveitschik und L. A. Andrejev bekannt, das erste Kennzeichen des Alterns sich in einer bedeutenden Schwächung der Hemmung ausdrückt, und im negativen Falle. 2. Ob die Abschwächung der Hemmung nur im Metronombezirk auftritt oder sich auf den gesamten Gehöranalysator erstreckt. 3. Ob der Erregungsprozess im Metronombezirk normal ist oder ebenfalls irgendwelche Abweichungen von der Norm aufweist.

1 und 2. Die Ausarbeitung von verschiedenen anderen Differenzierungen (zwei mechanische Hautreize, zwei Töne verschiedener Intensität und Höhe, usw.) ging vollkommen normal vonstatten.

3. Die Abhängigkeit der Grösse des Speichelreflexes von der Intensität des positiven Metronomreizes war vollkommen erhalten, wurden die Metronomschläge abgeschwächt, so wurde der Reflex geringer; wurden sie dagegen verstärkt, so wiesen die Reflexe entsprechend grössere Werte auf.

Weitere Versuche waren auf die Klarstellung der Frage gerichtet, ob das Differenzierungsvermögen im Metronombezirk nur hinsichtlich der Schlagfrequenz gestört war oder sich auf andere Eigenschaften erstreckte. Als Differenzierungsreiz wurden nun die Schläge eines bedeutend abgeschwächten Metronoms (im Kasten, der mit Filz beschlagen war) von derselben Frequenz wie der normal starke positive Metronom, d. h. 100 in 1 Min. angewandt. Die Ausbildung der Differenzierung, abhängig von der Intensität, ging vollkommen normal vonstatten.

Auf Grund der erhaltenen Versuchsergebnisse wird die Schlussfolgerung gemacht, dass Fälle vorkommen können, in denen in einem engbegrenzten Bezirke der Grosshirnrinde eine isolierte Störung des Hemmprozesses beobachtet wird, wobei der Erregungsprozess vollkommen erhalten sein kann.

Zum Schluss wird hervorgehoben, dass die beschriebenen Versuchsergebnisse als eine weitere Bestätigung des mosaikartigen funktionellen Baues der Grosshirnrinde gelten können, dass die Spezialisierung der Nervelemente so weit gehe, dass die Differenzierung einiger Eigenschaften eines Reizes nicht zustandegebracht werden könne, während andere Eigenschaften derselben Reize gut unterschieden werden, und dass man schliesslich nicht berechtigt sei zur Behauptung, dass die Erregung und Hemmung ein einheitlicher Prozess seien obwohl zwischen diesen Prozessen tatsächlich sehr enge funktionelle Wechselbeziehungen existieren.

---



## О ВЛИЯНИИ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА НА ТЕЧЕНИЕ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

(Изменения газообмена при внушенной в гипнозе работе)

С. Л. Левин и Я. А. Эголинский

Из Лаборатории возрастной физиологии (завед.—Л. Г. Лейбсон) и Лаборатории высшей нервной деятельности (завед.—проф. Н. И. Красногорский) Института охраны здоровья детей и подростков, Ленинград

Особый интерес привлекает к себе за последнее время вопрос о влиянии коры головного мозга на течение вегетативных процессов. Речь идет, по существу, о значении компонентов высшей нервной деятельности (условные рефлексы, волевая деятельность, эмоции) для таких процессов, прямая зависимость которых от коры не была доказана. Наряду с этим возникает вопрос об экспериментальных путях и изыскании наиболее выгодных объектов для изучения этих проблем.

В числе приемов, пользуясь которыми можно успешно исследовать значение коры головного мозга и психических процессов для течения вегетативных отправлений, — значительной популярностью пользуется метод гипнотического внушения. Положительной стороной его является возможность создания у испытуемых ярких, эмоционально окрашенных представлений и получение состояний, по внешней выразительности своей напоминающих натуральные переживания и реакции. Это заставляет предполагать, что за внешним выражением внушенного состояния кроются и более глубокие изменения вегетативного порядка. Отрицательной стороной метода гипнотического внушения являются особенности нервнопсихической организации самих испытуемых. Они принадлежат в большинстве случаев к категории людей с какими-либо нарушениями в нервнопсихической сфере (истерики, внушаемые субъекты со слабым типом нервной системы и пр.), у которых и вегетативные процессы носят отпечаток лабильности и неустойчивости. Поэтому и материалы опытов с применением гипноза должны оцениваться критически.

Изучению вегетативных функций при гипнотическом внушении посвящен ряд работ. Grafe (1) нашел в состоянии гипноза падение обмена веществ. Neuer (2) с сотрудниками изучал влияние внушения на секреторную и моторную функции желудка, duodeni и тонких кишок. Было обнаружено, что внушение еды вызывает отделение „психического сока“. Langheinrich (3) подтверждает это же для отделения желчи; имеются указания, полученные с помощью рентгена, о влиянии гипнотического внушения на движения желудка и кишечника.

Grafe указывает также, что гипнотически вызванные аффективные состояния сопровождаются повышением обмена до 12%, в то время как гипнотическое представление о мышечной работе остается без влияния. Gessler и Hansen (4) изу-

чали влияние внушений на основной обмен. При внушении холода они наблюдали повышение обмена на 20—30%, хотя испытуемые находились в комнатной температуре. В другой раз лежащим без одежды на снегу испытуемым внушалось, что они находятся в тепле, и обмен их не повышался. Нейер и Гроте (5) получали усиленное выведение фосфатов с мочой после гипнотического возбуждения. Nicholson (6), изучая влияние мышечной работы в гипнозе, отмечает увеличение работоспособности и значительное уменьшение утомляемости, Deutsch и Kauf (3), исследуя реакцию органов кровообращения на внешнюю работу, отмечают легкое повышение сердечной деятельности. Необыкновенная реактивность сердечно-сосудистой системы на гипнозосуггестивные воздействия была особенно ясно показана в исследованиях E. Weber (7). Eichelberg (8) и Berger (9) обнаружили изменения в температуре тела под влиянием внушения. Это же подтверждают Lehmann, Hellich и др.

Особенно интересные наблюдения произведены над „глубоковнушаемыми“ субъектами, у которых удается вызвать трофические изменения кожи. Так Heller и J. Schultz (3) путем внушения вызвали образование кожного пузыря, что возможно было только в том случае, если внушение сопровождалось переживаниями боли и страха. Содержимое такого пузыря, как показало исследование, состоит из светлой, свертывающейся жидкости с отдельными клетками эпителия. Получивший подобные же результаты Kreibich нашел при одном эксудативном, гипнотически вызванном пузыре, частичный некроз эпителия и богатую инфильтрацию папиллярного слоя кожи. Подобные же случаи трофических нарушений описаны Крафт-Эбингом, Финне (10), Сумбаевым (11), Платоновым (19) и др. Влияние со стороны коры полушарий на трофические изменения кожи некоторые авторы считают довольно глубоким. С помощью гипноза Georgi (12) удавалось кожный психогальванический феномен изменить и даже устранить. В тесной связи со способностью сердечно-сосудистой системы реагировать на гипнотическое внушение стоит возможность изменений менструаций, а также случаи гипнотического прерывания беременности в разных стадиях (подтверждается микроскопическим контролем). Эти случаи свидетельствуют об интенсивной связи женского полового аппарата с центральной нервной системой (13).

Несмотря на значительную литературу, посвященную вопросу о вегетативных изменениях под влиянием корковых процессов при гипнотических внушениях, нельзя не согласиться с Schultz (13), что многое должно быть воспринято с внимательным разбором и серьезной критикой.

В отечественной литературе за последнее время также появился ряд интересных и важных работ, относящихся к проблеме влияния коры головного мозга на обмен энергии. Следует отметить работы Ол ь н я н с к о й (из лаборатории проф. К. М. Быкова), указывающей на возможность условнорефлекторного повышения газообмена и изучавшей влияние коры на основной обмен, исследование Ш а т е н ш т е й н а с сотрудниками (20), анализирующими влияние центральной нервной системы на физиологические процессы при работе, а также работу Василевского и Э. Каган (15), пользовавшихся методом гипнозосуггестивного воздействия для выяснения влияния его на функции организма в работе и релаксации. В этой последней работе авторы считают, что вызванные с помощью гипнотического внушения представления о том или ином характере физического напряжения (тяжелая работа, легкая работа) могут определять течение энергетических процессов, то увеличивая, то уменьшая их, без адекватной, реальной мышечной деятельности.

Мы поставили своей задачей изучить течение процессов обмена энергии при гипнотически-внушенной работе, при которой, по нашему мнению, имеется ярко выраженное адекватное реальной работе корковое возбуждение, несопровождающееся действительной мышечной деятельностью.

#### Методика

Опыты ставились на троих испытуемых: Ч. К. — девочке 17 лет; Б. В. — мальчике 12 лет и М. Е. — мальчике 14 лет. Первые двое находились в детской психоневрологической клинике Ин-та ОЗДиП (завед. — проф. А. С. Грибоедов) с диагнозом истерии; третий — М. Е. — ученик нормальной школы. Все трое испытуемых легко впадали посредством словесного внушения и зрительной фиксации молоточка в глубокое гипнотическое состояние с явлениями катаlepsis, анестезии, амнезии и постгипнотического исполнения внушений. При этом у М. Е. (ученика школы) реализация внушений во время гипноза не выступала столь ярко, как у первых двух испытуемых. Для изучения расхода энергии при действительной работе, являющейся исходной мерой сравнения, испытуемые работали на велотрапе (французской фирмы, с указанием проходимого пути) в течение 3 мин. в одинаковом темпе и делали 15 оборотов циферблата-указа-

теля, что приблизительно соответствовало 1500 м пути. Порядок забора проб (в мешки Дугласа) для изучения газообмена был принят следующий: проба за 5 мин. покоя, сидя на велотрабе (или—реже—лежа на кушетке), проба за 3 мин. работы, проба за 10 мин. восстановления. Проведенное исследование на каждом испытуемом состояло из серии опытов следующего содержания:

- 1) опыты с действительной работой на велотрабе в бодрственном состоянии;
- 2) опыты с действительной работой, но в состоянии гипноза;
- 3) опыты, когда та же работа внушалась в гипнозе, но не совершалась в действительности;
- 4) опыты, когда работа совершалась в гипнозе, но испытуемому внушалось, что он не работает (перекрестный опыт);

5) опыты с „имитацией“ состояния работы (по просьбе экспериментатора испытуемые наяву, сидя на велотрабе, старались, не производя движений в действительности, представить себе, что они работают, воссоздавая все переживания работы).

В тех случаях, когда ставились опыты с гипнозом, предварительная проба покоя бралась до гипноза и тотчас после усыпления испытуемого. Это позволяло нам сравнить обмен относительного покоя в бодрственном состоянии и в гипнозе. При внушении работы, но без ее совершения, испытуемый сидел на велотрабе, крепко держась за ручки; гипнотизирующий внушал процесс работы, громко отсчитывая якобы проделываемый путь по указателю. Второй экспериментатор вращал механизмы колес машины, характерный стук которых, как нам казалось, способствовал полному переживаемого представления о работе. Тщательно следили, чтобы действительных движений со стороны испытуемых при этом не было. В случаях действительной работы в гипнозе испытуемый удобно садился на велотрабу, ноги его подвязывались к педалям и в таком положении он гипнотизировался. Таким образом и работа и восстановление протекали в гипнотическом состоянии. Опыты, когда производилась действительная работа в гипнозе, но исследуемому внушалось, что он не работает, — сопровождалась настойчивым повторением фраз: „ты не работаешь, тебе легко“, „ты совершенно не чувствуешь усталости“, „это не ты работаешь, а другой“ и т. п.

Газообмен изучался по Douglas-Haldane; пробы восстановления не фракционировались, а целиком собирались в один мешок за 10 мин. Одновременно внимательно подсчитывались пульс и дыхание.

В табл. 1 (см. стр. 984) приведены данные о газообмене относительного покоя в бодрственном состоянии и в гипнозе.

Если принять во внимание средние данные, то видно, что у всех троих испытуемых обмен относительного покоя в гипнозе ниже, чем в бодрственном состоянии. Понижение потребления  $O_2$  и легочной вентиляции в гипнозе выражается в следующих величинах:

| Испытуемые                                | Ч. К. | Б. В. | М. Е. |
|-------------------------------------------|-------|-------|-------|
| Снижение потребл. $O_2$ на . . . . .      | 8%    | 9%    | 10%   |
| Снижение легочной вентиляции на . . . . . | 7%    | 8%    | 12%   |

Это понижение обмена в гипнозе, повидимому, должно быть отнесено за счет наступления сонного состояния, понижения мышечного тонуса и пр. и в меньшей степени за счет уменьшения сердечно-сосудистой и дыхательной деятельности, так как число ударов пульса и дыханий в гипнозе — мало изменялось (иногда даже повышалось).

В табл. 2 сравниваются данные, полученные при действительной работе в бодрственном состоянии и действительной работе в гипнозе. Как уже указывалось, и количество и характер работы в обоих случаях были одинаковы. В этой же таблице приводятся данные, полученные при опыте с действительной работой, но когда одновременно внушалось, что испытуемый не работает (*experimentum cruciatum*).

Как видно из табл. 2 (см. стр. 985), обмен действительной работы в бодрственном состоянии мало чем отличается от обмена при совершении этой же работы в гипнозе. Так же мало от первых двух видов работы



ТАБЛИЦА 1

| Покой в бодрственном состоянии |                                         |         |       |              | Покой в гипнозе                     |       |         |                                         |         |       |                    |                                     |       |         |             |
|--------------------------------|-----------------------------------------|---------|-------|--------------|-------------------------------------|-------|---------|-----------------------------------------|---------|-------|--------------------|-------------------------------------|-------|---------|-------------|
| Дата                           | Легочная вентиляция (в литрах в 1 мин.) | Процент |       | Лыхат. коэф. | Потребл. $O_2$ в 1 мин. (в $cm^3$ ) | Пульс | Лыхание | Легочная вентиляция (в литрах в 1 мин.) | Процент |       | Лыхат. коэффициент | Потребл. $O_2$ в 1 мин. (в $cm^3$ ) | Пульс | Лыхание | Примечание  |
|                                |                                         | $CO_2$  | $O_2$ |              |                                     |       |         |                                         | $CO_2$  | $O_2$ |                    |                                     |       |         |             |
| Испыт. Ч. К. — 17 лет          |                                         |         |       |              |                                     |       |         |                                         |         |       |                    |                                     |       |         |             |
| 6/V                            | 6,80                                    | 3,7     | 4,0   | 0,92         | 272,0                               | 76    | 21      | 5,74                                    | 3,7     | 4,5   | 0,82               | 248,3                               | 70    | 20      | Лежа        |
| 9/V                            | 6,00                                    | 4,0     | 4,1   | 0,97         | 276,0                               | 90    | 16      | 6,30                                    | 3,6     | 4,1   | 0,88               | 258,3                               | 88    | 20      | Сидя        |
| 13/V                           | 6,20                                    | 3,7     | 3,9   | 0,95         | 240,2                               | 68    | 21      | 5,45                                    | 3,6     | 4,4   | 0,82               | 239,8                               | 68    | 21      | "           |
| 18/V                           | 6,41                                    | 3,6     | 4,4   | 0,82         | 282,0                               | 74    | 18      | 6,78                                    | 3,2     | 3,7   | 0,86               | 252,8                               | 75    | 16      | "           |
| 25/V                           | 7,07                                    | 3,7     | 4,2   | 0,88         | 296,8                               | 80    | 17      | 6,62                                    | 3,2     | 3,9   | 0,82               | 258,1                               | 72    | 16      | "           |
| 30/V                           | 8,33                                    | 3,7     | 4,5   | 0,82         | 374,8                               | —     | —       | 7,25                                    | 3,7     | 4,4   | 0,84               | 319,0                               | —     | —       | После ужина |
| Среднее                        | 6,80                                    | 3,7     | 4,2   | 0,89         | 285,0                               | 78    | 18      | 6,40                                    | 3,5     | 4,2   | 0,84               | 263,0                               | 74    | 18      | "           |
| Испыт. Б. В. — 12 лет          |                                         |         |       |              |                                     |       |         |                                         |         |       |                    |                                     |       |         |             |
| 22/V                           | 5,54                                    | 3,7     | 4,4   | 0,84         | 244,6                               | 72    | 16      | 5,60                                    | 3,7     | 4,2   | 0,88               | 235,2                               | 72    | 15      | Сидя        |
| 24/V                           | 6,70                                    | 3,3     | 4,0   | 0,82         | 268,0                               | 82    | 17      | 5,50                                    | 3,3     | 4,2   | 0,79               | 231,0                               | 76    | 16      | "           |
| 27/V                           | 6,08                                    | 3,4     | 4,1   | 0,83         | 249,3                               | 76    | 18      | 5,60                                    | 3,3     | 4,0   | 0,82               | 224,0                               | 72    | 22      | "           |
| 1/VI                           | 5,88                                    | 4,1     | 4,6   | 0,89         | 270,5                               | 78    | 19      | 5,78                                    | 3,5     | 4,5   | 0,78               | 260,1                               | 74    | 20      | "           |
| 3/VI                           | 6,10                                    | 3,7     | 4,5   | 0,82         | 274,5                               | 78    | 20      | 5,80                                    | 3,4     | 4,4   | 0,77               | 255,2                               | 74    | 20      | "           |
| 5/VI                           | 5,48                                    | 3,6     | 4,6   | 0,80         | 252,1                               | 72    | 22      | 5,28                                    | 3,6     | 4,4   | 0,82               | 232,1                               | 78    | 21      | "           |
| 6/VI                           | 6,38                                    | 3,7     | 4,5   | 0,82         | 287,1                               | 76    | 20      | 5,12                                    | 3,6     | 4,4   | 0,82               | 225,3                               | 76    | 18      | "           |
| 9/VI                           | 5,70                                    | 3,5     | 4,7   | 0,75         | 267,9                               | 76    | 19      | 5,46                                    | 3,4     | 4,7   | 0,72               | 236,6                               | 76    | 18      | "           |
| Среднее                        | 6,0                                     | 3,6     | 4,4   | 0,82         | 264,0                               | 76    | 19      | 5,50                                    | 3,5     | 4,35  | 0,80               | 240,0                               | 75    | 19      | "           |
| Испыт. М. Е. — 14 лет          |                                         |         |       |              |                                     |       |         |                                         |         |       |                    |                                     |       |         |             |
| 30/VI                          | 5,40                                    | 3,6     | 4,1   | 0,88         | 223,0                               | 72    | 16      | 5,28                                    | 3,6     | 4,1   | 0,88               | 216,5                               | 84    | 16      | "           |
| 1/VII                          | 6,20                                    | 3,3     | 4,0   | 0,80         | 248,0                               | 84    | 16      | 4,50                                    | 2,9     | 4,7   | 0,62               | 211,5                               | 84    | 14      | "           |
| 3/VII                          | 5,94                                    | 3,5     | 4,0   | 0,89         | 237,6                               | 84    | 16      | 5,74                                    | 3,1     | 3,8   | 0,82               | 218,1                               | 92    | 18      | "           |
| Среднее                        | 5,84                                    | 3,5     | 4,0   | 0,87         | 236,0                               | 80    | 16      | 5,20                                    | 3,2     | 4,2   | 0,77               | 215,0                               | 85    | 16      | "           |

### Действительная работа в гипнозе

| Действительная работа в норме |                                        |                 |                |                   |                                                                        |                                                                    |       |         |         | Действительная работа в гипнозе |                                        |                 |                |                                                   |                                                                    |       |         |     |    |
|-------------------------------|----------------------------------------|-----------------|----------------|-------------------|------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|-------|---------|---------|---------------------------------|----------------------------------------|-----------------|----------------|---------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|-------|---------|-----|----|
| Дата                          | Легочная вен-тиляция в 1 мин. (в лит.) | Прог.           |                | Лыхат. коэф.циент | Среднее по-треба. O <sub>2</sub> за 1 мин. работы (в см <sup>3</sup> ) | Нетто — O <sub>2</sub> за 1 мин. работы (без O <sub>2</sub> поков) | Пульс | Лыхание | Дата    | Наименование опыта              | Легочная вен-тиляция в 1 мин. (в лит.) | Прог.           |                | Среднее по-треба. O <sub>2</sub> за 1 мин. работы | Нетто — O <sub>2</sub> за 1 мин. работы (без O <sub>2</sub> поков) | Пульс | Лыхание |     |    |
|                               |                                        | CO <sub>2</sub> | O <sub>2</sub> |                   |                                                                        |                                                                    |       |         |         |                                 |                                        | CO <sub>2</sub> | O <sub>2</sub> |                                                   |                                                                    |       |         |     |    |
| Испыт. Ч. К.                  |                                        |                 |                |                   |                                                                        |                                                                    |       |         |         |                                 |                                        |                 |                |                                                   |                                                                    |       |         |     |    |
| 19/IV .                       | 16,0                                   | 4,4             | 5,1            | 0,86              | 816,0                                                                  | 588,8                                                              | 90    | 18      | 18/V    | Работа в гип-нозе               | 21,0                                   | 4,3             | 4,7            | 0,91                                              | 986,9                                                              | 734,1 | 116     | 30  |    |
| 26/IV .                       | 21,1                                   | 4,7             | 4,2            | 1,12              | 885,0                                                                  | 655,8                                                              | 78    | 22      | 15/VI   |                                 | 16,8                                   | 4,2             | 5,0            | 0,84                                              | 841,7                                                              | 543,7 | 88      | 20  |    |
| 28/IV .                       | 16,7                                   | 4,6             | 4,9            | 0,94              | 818,3                                                                  | 605,9                                                              | 90    | 26      | Среднее |                                 | 19,0                                   | 4,2             | 4,8            | 0,88                                              | 914,3                                                              | 640,0 | 100     | 25  |    |
| 4/V .                         | 18,9                                   | 4,5             | 4,8            | 0,94              | 910,4                                                                  | 647,7                                                              | 108   | 21      | 25/V    | Experiment. cruciat.            | 18,8                                   | 4,6             | 5,0            | 0,92                                              | 943,3                                                              | 685,2 | 90      | 14  |    |
| 7/V .                         | 16,8                                   | 4,6             | 4,7            | 0,98              | 792,7                                                                  | 541,2                                                              | 84    | 20      | 30/V    |                                 | 19,2                                   | 4,4             | 4,9            | 0,90                                              | 942,4                                                              | 623,4 | 128     | 16  |    |
| 14/V .                        | 17,9                                   | 4,1             | 5,0            | 0,82              | 895,0                                                                  | 618,1                                                              | 130   | 18      | Среднее | —                               | 19,0                                   | 4,5             | 4,9            | 0,91                                              | 942,8                                                              | 654,3 | 109     | 15  |    |
| Среднее                       | 17,9                                   | 4,5             | 4,8            | 0,94              | 851,0                                                                  | 610,0                                                              | 96    | 21      | Среднее | —                               | 19,0                                   | 4,5             | 4,9            | 0,91                                              | 942,8                                                              | 654,3 | 109     | 15  |    |
| Испыт. Б. В.                  |                                        |                 |                |                   |                                                                        |                                                                    |       |         |         |                                 |                                        |                 |                |                                                   |                                                                    |       |         |     |    |
| 17/IV .                       | 18,3                                   | 4,2             | 4,5            | 0,93              | 823,0                                                                  | 579,5                                                              | 95    | 26      | 24/V    | Работа в гипнозе                | 20,2                                   | 3,9             | 4,2            | 0,93                                              | 847,0                                                              | 616,0 | 102     | 24  |    |
| 19/IV .                       | 15,8                                   | 4,0             | 4,4            | 0,90              | 693,7                                                                  | 469,0                                                              | 88    | 28      | 27/V    |                                 | 18,0                                   | 3,9             | 4,4            | 0,89                                              | 790,5                                                              | 566,5 | 96      | 28  |    |
| 10/VI .                       | 15,1                                   | 4,0             | 5,0            | 0,80              | 753,3                                                                  | 487,7                                                              | 90    | 21      | Среднее |                                 | 19,1                                   | 3,9             | 4,3            | 0,91                                              | 819,0                                                              | 590,0 | 99      | 26  |    |
| Среднее                       | 16,4                                   | 4,0             | 4,5            | 0,90              | 757,0                                                                  | 512,0                                                              | 91    | 25      | 6/VI    | Experiment. cruciat.            | 19,2                                   | 4,3             | 4,4            | 0,98                                              | 843,3                                                              | 618,0 | 108     | 24  |    |
| Среднее                       | 16,4                                   | 4,0             | 4,5            | 0,90              | 757,0                                                                  | 512,0                                                              | 91    | 25      | 19/VI   | —                               | 16,3                                   | 4,0             | 4,8            | 0,83                                              | 780,0                                                              | 524,4 | 112     | 30  |    |
| Среднее                       | 16,4                                   | 4,0             | 4,5            | 0,90              | 757,0                                                                  | 512,0                                                              | 91    | 25      | Среднее | —                               | 17,8                                   | 4,1             | 4,6            | 0,90                                              | 812,0                                                              | 571,0 | 110     | 27  |    |
| Испыт. М. Е.                  |                                        |                 |                |                   |                                                                        |                                                                    |       |         |         |                                 |                                        |                 |                |                                                   |                                                                    |       |         |     |    |
| 21/VI .                       | 12,3                                   | 4,0             | 4,9            | 0,82              | 605,9                                                                  | 394,7                                                              | 108   | 20      | 2/VII   | Experiment. cruciat.            | 12,8                                   | 3,9             | 4,8            | 0,81                                              | 617,0                                                              | 420,8 | 100     | 16  |    |
| 22/VI .                       | 13,3                                   | 4,0             | 4,4            | 0,91              | 587,1                                                                  | 385,7                                                              | 70    | 20      | Среднее |                                 | —                                      | 12,8            | 3,9            | 4,8                                               | 0,81                                                               | 617,0 | 420,8   | 100 | 16 |
| Среднее                       | 12,8                                   | 4,0             | 4,6            | 0,87              | 596,5                                                                  | 390,0                                                              | 88    | 20      | Среднее | —                               | 12,8                                   | 3,9             | 4,8            | 0,81                                              | 617,0                                                              | 420,8 | 100     | 16  |    |

отличается обмен при действительной работе, сопровождавшейся внушением, что эта работа не совершается (*experiment. cruciatum*). У двух наших испытуемых мы получили лишь замедление дыхания. Несмотря на внушение, что „работа не совершается“, что „ничего не чувствуется“, „усталости никакой нет“ и т. п. — реальность производимой работы оказалась сильнее внушения и процессы расхода энергии протекали соответственно величине действительного мышечного напряжении. Наибольший для нас интерес представляла та серия опытов, когда во время гипноза испытуемым внушалось, что они с необходимой долей усилия производят обычную работу на велотрабе (1 500 м в 3'), в то время как они сидели спокойно. Как указывалось, это сопровождалось шумом одновременно вращающегося в холостую велотраба, настойчивыми внушениями экспериментатора, громким отсчетом по указателю якобы уже пройденных кругов и т. п. В редких случаях (1—2 опыта) опыт внушения работы проводился лежа на кушетке, в большинстве же испытуемые сидели на велотрабе в гипнотическом состоянии. В этой серии опытов мы наблюдали, что при подаче команды: „начинай работу“ — испытуемый делает попытку нажимать ногами на педали и вертеть их. Одновременно ускоряется дыхание, учащается пульс, розовеет лицо, напрягается тело. Чтобы исключить эти усложняющие эффект внушения попытки к действию, ноги подопытного укреплялись к неподвижной опоре, и напряжение тела возможно умерялось. Данные этой серии опытов приведены в табл. 3, где для сравнения приведены и цифры покоя в гипнозе, полученные в этот же день.

Сравнение величин обмена в гипнозе, внушенной и действительной работы (табл. 2 и 3) показывает, что 1) обмен при внушенной работе отличается от покоя; 2) обмен при внушенной работе существенно отличается от обмена при реальной работе.

Первое, что бросается в глаза при внушенной работе, повышенная легочная вентиляция, размерам которой не соответствует повышение величины потребления  $O_2$ , второе — низкий процент выделения  $CO_2$  и потребления  $O_2$ ; и третье — высокий дыхательный коэффициент. Эти особенности обмена, впрочем, имели место не у всех испытуемых; у мальчика М. Е., имеющего наиболее здоровую нервно-психическую организацию, обмен при внушенной работе мало чем отличается от обмена покоя; можно отметить только некоторое учащение дыхания, не сопровождавшееся гипервентиляцией.

Сравнивая же величину и характер процессов обмена энергии при внушенной и реальной работе, в гипнозе мы видим существенную между ними разницу. При внушенной работе наиболее резкие сдвиги в величине легочной вентиляции, которая с каждым днем эксперимента имела тенденцию увеличиваться, и иногда достигала размеров вентиляции при реальной работе в гипнозе. Что касается увеличения потребления  $O_2$ , то оно наблюдалось, но далеко не в такой мере, как это было при реальной работе, и даже не так, как это должно было бы соответствовать размаху вентиляции. Проценты выделения  $CO_2$ , потребления  $O_2$  и величины Д. К. — обнаружили значительные различия. При внушенной работе процент  $CO_2$  и  $O_2$  оказался чрезвычайно низким, но вследствие относительно большего выделения  $CO_2$ , чем потребления  $O_2$  — дыхательный коэффициент был очень высоким. Совершенно не то было при реальной работе (как наяву, так и в гипнозе). Как и должно быть в случаях усиленной мышечной деятельности, повышению легочной вентиляции соответствовало как абсолютное увеличение выведения  $CO_2$  и потребления



ТАБЛИЦА 3

| Внутренняя в гипнозе работа |                                         |         |       |                    |                                              |                                             |       |         |         | Гипноз — покой               |         |       |       |                                              |       |         |
|-----------------------------|-----------------------------------------|---------|-------|--------------------|----------------------------------------------|---------------------------------------------|-------|---------|---------|------------------------------|---------|-------|-------|----------------------------------------------|-------|---------|
| Дата                        | Легочная вентиляция в 1 мин. (в литрах) | Процент |       | Лыхат. коэффициент | Потребл. $O_2$ в 1 мин. (в см <sup>3</sup> ) | Дополн. сверх покоя потребл. $O_2$ в 1 мин. | Пульс | Лыхание | Дата    | Легочная вентиляция в 1 мин. | Процент |       | Д. К. | Потребл. $O_2$ в 1 мин. (в см <sup>3</sup> ) | Пульс | Лыхание |
|                             |                                         | $CO_2$  | $O_2$ |                    |                                              |                                             |       |         |         |                              | $CO_2$  | $O_2$ |       |                                              |       |         |
| Испыт. Ч. К.                |                                         |         |       |                    |                                              |                                             |       |         |         |                              |         |       |       |                                              |       |         |
| 6 V . . .                   | 9,3                                     | 3,4     | 3,1   | 1,10               | 290,3                                        | 42,5                                        | 88    | 24      | 6 V     | 5,7                          | 3,7     | 4,5   | 0,82  | 248,3                                        | 70    | 20      |
| 9 V . . .                   | 16,5                                    | 2,9     | 2,0   | 1,45               | 330,0                                        | 71,7                                        | 110   | 34      | 9 V     | 6,3                          | 3,6     | 4,1   | 0,88  | 258,3                                        | 88    | 20      |
| 13 V . . .                  | 18,3                                    | 2,8     | 2,1   | 1,33               | 383,6                                        | 143,8                                       | 98    | 40      | 13 V    | 5,5                          | 3,6     | 4,4   | 0,82  | 239,8                                        | 68    | 21      |
| 8 VI . . .                  | 23,6                                    | 2,4     | 2,0   | 1,20               | 472,7                                        | 184,7                                       | 100   | 32      | 8 VII   | 6,0                          | 3,6     | 4,8   | 0,75  | 288,0                                        | 76    | 20      |
| Среднее . .                 | 17,0                                    | 2,8     | 2,2   | 1,27               | 370,0                                        | 112,0                                       | 100   | 32      | Среднее | 5,9                          | 3,6     | 4,4   | 0,82  | 258,0                                        | 75    | 20      |
| Испыт. Б. В.                |                                         |         |       |                    |                                              |                                             |       |         |         |                              |         |       |       |                                              |       |         |
| 22 V . . .                  | 12,6                                    | 2,9     | 2,7   | 1,07               | 341,1                                        | 105,9                                       | 78    | 42      | 22 V    | 5,6                          | 3,7     | 4,2   | 0,88  | 235,2                                        | 72    | 15      |
| 1 VI . . .                  | 25,3                                    | 1,9     | 1,8   | 1,05               | 455,0                                        | 196,0                                       | 92    | 28      | 1 VI    | 5,8                          | 3,5     | 4,5   | 0,78  | 260,0                                        | 74    | 20      |
| 3 VI . . .                  | 24,2                                    | 2,1     | 2,1   | 1,00               | 508,2                                        | 253,0                                       | 84    | 28      | 3 VI    | 5,8                          | 3,4     | 4,4   | 0,77  | 255,2                                        | 74    | 20      |
| 5 VI . . .                  | 19,8                                    | 2,2     | 1,8   | 1,22               | 356,4                                        | 124,3                                       | 92    | 100     | 5 VI    | 5,3                          | 3,6     | 4,4   | 0,82  | 232,1                                        | 78    | 21      |
| Среднее . .                 | 21,0                                    | 2,2     | 2,0   | 1,10               | 413,0                                        | 170,0                                       | 87    | 42      | Среднее | 5,6                          | 3,6     | 4,4   | 0,82  | 246,0                                        | 74    | 20      |
| Испыт. М. Е.                |                                         |         |       |                    |                                              |                                             |       |         |         |                              |         |       |       |                                              |       |         |
| 30 VI . . .                 | 5,7                                     | 3,1     | 3,8   | 0,82               | 216,6                                        | —                                           | 84    | 24      | 30 VI   | 5,3                          | 3,6     | 4,1   | 0,88  | 216,5                                        | 84    | 16      |
| 1 VII . . .                 | 5,1                                     | 2,8     | 4,0   | 0,70               | 204,0                                        | —7,5                                        | 88    | 16      | 1 VII   | 4,5                          | 2,9     | 4,7   | 0,62  | 211,5                                        | 84    | 14      |
| 3 VII . . .                 | 5,6                                     | 2,9     | 3,8   | 0,76               | 211,5                                        | —6,6                                        | 96    | 27      | 3 VII   | 5,7                          | 3,1     | 3,8   | 0,82  | 218,1                                        | 92    | 18      |
| Среднее . .                 | 5,5                                     | 2,9     | 3,8   | 0,76               | 211,0                                        | 0                                           | 88    | 23      | Среднее | 5,2                          | 3,2     | 4,2   | 0,76  | 216,0                                        | 86    | 16      |

ТАБЛИЦА 4

| Реституция после действительной работы |                                   |                 |                |       | Реституция после вынужденной работы |                                   |                 |                |                                        |
|----------------------------------------|-----------------------------------|-----------------|----------------|-------|-------------------------------------|-----------------------------------|-----------------|----------------|----------------------------------------|
| Дата                                   | Среднее за 1 мин.                 |                 |                |       | Дата                                | Среднее за 1 мин.                 |                 |                |                                        |
|                                        | Легочная<br>вентил.<br>(в литрах) | Процент         |                | Д. К. |                                     | Легочная<br>вентил.<br>(в литрах) | Процент         |                | Д. К.                                  |
|                                        |                                   | CO <sub>2</sub> | O <sub>2</sub> |       |                                     |                                   | CO <sub>2</sub> | O <sub>2</sub> |                                        |
| Испытуемая Ч. К.                       |                                   |                 |                |       |                                     |                                   |                 |                |                                        |
| 19/IV . . . . .                        | 8,6                               | 3,3             | 3,2            | 1,03  | 6/V                                 | 5,5                               | 3,6             | 4,4            | 0,82                                   |
| 28/IV . . . . .                        | 8,1                               | 3,3             | 3,2            | 1,03  | 9/V                                 | 5,6                               | 3,6             | 4,4            | 0,82                                   |
| 7/V . . . . .                          | 7,3                               | 3,9             | 4,0            | 0,98  | 13/V                                | 5,8                               | 3,1             | 4,0            | 0,78                                   |
| 18/V . . . . .                         | 8,6                               | 3,2             | 3,5            | 0,91  | 8/VI                                | 6,3                               | 2,8             | 4,2            | 0,67                                   |
| Среднее . . .                          | 8,2                               | 3,4             | 3,5            | 0,99  | Среднее                             | 5,6                               | 3,3             | 4,2            | 0,79                                   |
| Испытуемый Б. В.                       |                                   |                 |                |       |                                     |                                   |                 |                |                                        |
| 17/V . . . . .                         | 7,2                               | 3,8             | 3,9            | 0,97  | 20/V                                | 5,2                               | 3,6             | 4,4            | 0,82                                   |
| 19/V . . . . .                         | 6,1                               | 3,7             | 4,0            | 0,92  | 1/VI                                | 4,9                               | 3,6             | 5,1            | 0,71                                   |
| 24/V . . . . .                         | 6,5                               | 3,5             | 4,0            | 0,88  | 3/VI                                | 4,7                               | 3,7             | 5,4            | 0,68                                   |
| 27/V . . . . .                         | 7,4                               | 3,5             | 3,6            | 0,97  | 5/VI                                | 4,5                               | 3,6             | 5,3            | 0,68                                   |
| Среднее . . .                          | 6,8                               | 3,6             | 3,9            | 0,92  | Среднее                             | 4,8                               | 3,6             | 5,0            | 0,72                                   |
| Испытуемый М. Е.                       |                                   |                 |                |       |                                     |                                   |                 |                |                                        |
| 21/VI . . . . .                        | 6,5                               | 3,1             | 3,2            | 0,97  | 30/VI                               | 5,2                               | 3,4             | 4,1            | 0,82                                   |
| 22/VI . . . . .                        | 5,7                               | 3,5             | 3,6            | 0,97  | 1/VII                               | 5,0                               | 3,2             | 4,1            | 0,78                                   |
|                                        |                                   |                 |                |       | 3/VII                               | 6,5                               | 3,1             | 3,5            | 0,88                                   |
| Среднее . . .                          | 6,1                               | 3,3             | 3,4            | 0,97  | Среднее                             | 5,5                               | 3,2             | 3,9            | 0,82                                   |
|                                        |                                   |                 |                |       |                                     |                                   |                 |                | + 12,0                                 |
|                                        |                                   |                 |                |       |                                     |                                   |                 |                | — 37,0<br>— 124,0<br>— 72,0<br>— 228,0 |

O<sub>2</sub> — дольг. за 10 мин. (в см<sup>3</sup>)

$O_2$  (табл. 2), так и высокий процент  $CO_2$  и  $O_2$ . В результате этого Д. К. столь значительно не повышался, а был на уровне свойственном обмену работы.

Соответственно с обнаруженными различиями между обменом реальной работы и обменом при внушении работы, мы должны сделать вывод, что под влиянием вербального внушения работы, первым механизмом, изменившим свою деятельность, оказалась произвольная легочная вентиляция. Соответственно содержанию суггестивного воздействия возникает усиленное дыхание, не подкрепленное соответствующими работе изменениями в экономике организма. Это приводит к тому, что „холостое“ усиленное дыхание превращается в обычную гипервентиляцию, сопровождающуюся вымыванием  $CO_2$ , падением процента потребления  $O_2$  и соответственно этому повышением Д. К. Во всех случаях внушенной работы у двух испытуе-

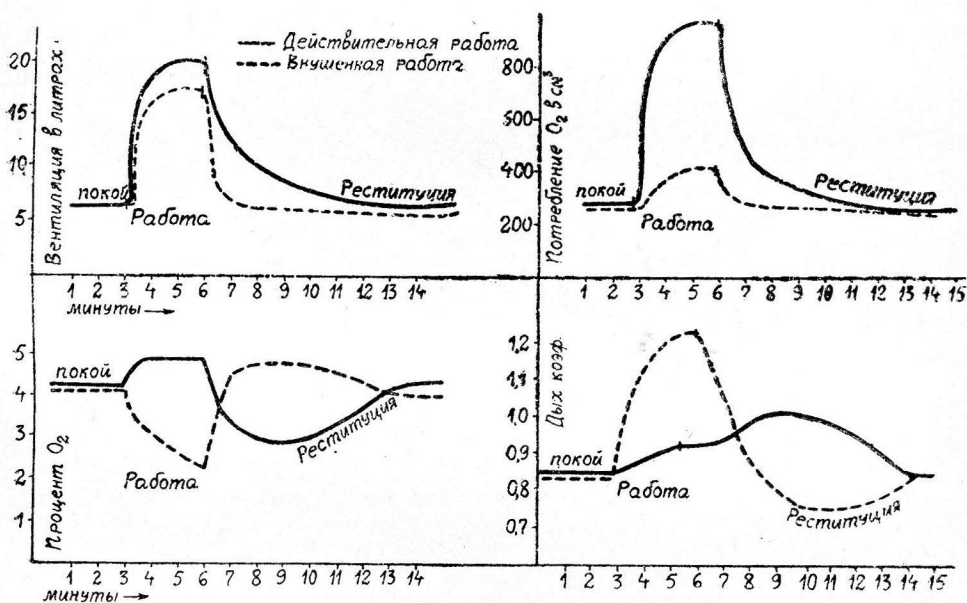


Рис. 1.

мых (с диагнозом — истерия) это можно было наблюдать. Такое внешнее выражение эмоциональной реакции при внушении подтверждается и данными восстановительного периода (табл. 4).

Из данных этой таблицы видно, что во всех случаях действительной работы в периоде реституции  $O_2$ -задолженность, хотя и не достигающая больших величин, покрывается. Поэтому и легочная вентиляция продолжает оставаться несколько повышенной и Д. К. относительно высок. Что касается внушенной работы, то восстановительного периода и  $O_2$ -задолженности при ней не наблюдается, есть только признаки ликвидации предыдущего состояния гипервентиляции (низкий Д. К. и некоторое понижение потребления  $O_2$ ). Приводимые на рис. 1 кривые легочной вентиляции, величины потребления  $O_2$ , Д. К., и процент потребления  $O_2$  при реальной и внушенной работе, также иллюстрируют это положение.

Все же, как было отмечено, течение энергетических процессов при внушенной работе сопровождалось некоторым повышением потреб-

ления  $O_2$ . Возникал вопрос, все ли избыточное потребление  $O_2$  в этом случае шло только на обеспечение деятельности дыхательной мускулатуры и усиленной работы сердца, или оставался все же излишек потребления  $O_2$ , появившийся непосредственно в результате влияния внушения на течение окислительных процессов в клетках и тканях. Для этого необходимо прежде всего оценить соответствие между размахом дополнительной при внушении вентиляции и увеличением потребления  $O_2$  (табл. 5)

ТАБЛИЦА 5

| Испытуемая<br>Ч. К.                | Легочная<br>вентиляция<br>в мин. (в лит.) | Процент<br>увеличения<br>по сравне-<br>нию с по-<br>коем | Потребле-<br>ние $O_2$ в<br>1 мин. в $см^3$ | Процент<br>увеличения | Пuls | Процент<br>увеличения | Дыхание | Процент<br>увеличения |
|------------------------------------|-------------------------------------------|----------------------------------------------------------|---------------------------------------------|-----------------------|------|-----------------------|---------|-----------------------|
| Покой-гипноз . .                   | 5,9                                       | —                                                        | 258,0                                       | —                     | 75   | —                     | 20      | —                     |
| Действительная<br>работа . . . . . | 17,9                                      | 203                                                      | 851,0                                       | 230                   | 96   | 28                    | 21      | 5                     |
| Внушенная работа                   | 17,0                                      | 188                                                      | 370,0                                       | 43                    | 100  | 33                    | 32      | 60                    |
| Испытуем. Б. В. .                  |                                           |                                                          |                                             |                       |      |                       |         |                       |
| Покой-гипноз . .                   | 5,6                                       | —                                                        | 246,0                                       | —                     | 74   | —                     | 20      | —                     |
| Действительная<br>работа . . . . . | 16,4                                      | 200                                                      | 757,0                                       | 207                   | 91   | 23                    | 25      | 25                    |
| Внушенная работа                   | 21,0                                      | 275                                                      | 413,0                                       | 68                    | 87   | 18                    | 42      | 110                   |

Из табл. 5, где даны средние данные испытуемых Ч. К.—17 лети Б. В.—12 лет, видно, что при действительной работе легочная вентиляция повышается по сравнению с покоем на 203—200%, а потребление  $O_2$ —на 230—207%, в то время как при внушенной работе вентиляция повышается на близкую цифру в 188—275%, а потребление  $O_2$ —только на 43—68%. Что касается реакции со стороны сердца и дыхания на внушенную работу, то она оказывается даже более выраженной, чем при действительной работе (увеличение числа ударов пульса на 33—18% и числа дыханий на 60—110%).

Литературные данные о дополнительном потреблении  $O_2$  при гипервентиляции весьма разноречивы. По Loewy, на каждый литр дополнительной (против покоя) легочной вентиляции приходится от 3 до 7  $см^3$  дополнительного потребления  $O_2$ ; по Zuntz и Hagemann—6  $см^3$   $O_2$ ; по Speck—10  $см^3$ . Пользоваться этими данными мы могли с осторожностью, так как помимо различия приводимых отдельными авторами величин мы имели дело с подростками.

Однако, данные этих авторов все же дают возможность судить о порядке величин добавочно потребленного кислорода на каждый литр дополнительной легочной вентиляции. Если мы произведем расчет этой величины при внушенной работе (табл. 6), то увидим, что полученные числа примыкают к верхней границе приведенных выше данных. При действительной же работе мы имеем, примерно, 45—50  $см^3$  добавочно потребленного кислорода на каждый литр дополнительной вентиляции. Таким образом несомненно возросшая потребность в кислороде при внушенной работе в значительной степени объясняется усиленной деятельностью дыхательной мускулатуры. За то, что главная часть добавочно потребленного при вну-



шенной работе кислорода падает на дыхательную мускулатуру и обеспечение деятельности сердца, говорят так же наши опыты с „имитацией“ работы. Эти опыты, как указывалось выше, заключаются в том, что мы просили испытуемых сидя на велотрапе не совершать работы, но наиболее ярко представить себе, что они эту работу проделывают. Это сопровождалось усилением дыхания, некоторым напряжением мускулатуры и пр. Данные получились следующие (табл. 6).

ТАБЛИЦА 6  
(Средние данные)

| Испытуемый    | Дата  | Легочная вентиляция в 1 мин. | Процент |       | Д. К. | Потребление $O_2$ в 1 мин. в $см^3$ | Пuls | Дыхание |
|---------------|-------|------------------------------|---------|-------|-------|-------------------------------------|------|---------|
|               |       |                              | $CO_2$  | $O_2$ |       |                                     |      |         |
| Ч. К. . . . . | 19/VI | 22,0                         | 2,3     | 1,4   | 1,64  | 308,0                               | 96   | 28      |
| Б. В. . . . . | 10/VI | 17,3                         | 2,3     | 2,8   | 0,82  | 485,3                               | 84   | 30      |
| М. Е. . . . . | 7/VII | 12,0                         | 2,3     | 2,2   | 1,04  | 264,7                               | 104  | 28      |

Таким образом у испытуемой Ч. К. легочная вентиляция увеличилась с 8,0 до 22,0 л, т. е. на 14,0 л; потребление  $O_2$  — увеличилось на 68  $см^3$ , т. е. 4,8  $см^3$   $O_2$  на литр дополнительной вентиляции. У Б. В. — увеличение вентиляции на 12,0 л; потребление  $O_2$  — на 219  $см^3$ , т. е. по 18  $см^3$   $O_2$  на литр дополнительной вентиляции. У М. Е. вентиляция увеличилась на 6,4 л, потребление  $O_2$  на 36,7  $см^3$ , что составляет 5,7  $см^3$  на каждый литр.

ТАБЛИЦА 7

| Испытуемые  | Легочная вентиляция |                   |                      | Потребление $O_2$ |                   |                          | Колич. $O_2$ на 1 литр доп. вентиляции в $см^3$ | Пuls при внутренней работе. | Дыхание при внутренней работе |
|-------------|---------------------|-------------------|----------------------|-------------------|-------------------|--------------------------|-------------------------------------------------|-----------------------------|-------------------------------|
|             | Покой               | Внутренняя работа | Дополнит. вентиляция | Покой             | Внутренняя работа | Дополнит. потребл. $O_2$ |                                                 |                             |                               |
| Ч. К. . . . | 5,9                 | 17,0              | 11,1                 | 258,0             | 370,0             | 112,0                    | 10,1                                            | 100                         | 32                            |
| Б. В. . . . | 5,6                 | 21,0              | 15,4                 | 246,0             | 413,0             | 167,6                    | 10,8                                            | 87                          | 42                            |

Мы не имеем, конечно, возможности и при этой форме опыта исключить наличие некоторых сдвигов в газообмене тканей, помимо дыхательной и сердечной мускулатуры, однако, если эти сдвиги и имеют место, то, как нам кажется, они должны отставать от таковых при внутренней в гипнозе работе. Между тем у одного из испытуемых мы имеем даже большее потребление кислорода на каждый литр добавочной вентиляции. Наиболее естественно предположить, что в обоих случаях (и при „имитации“ и при внутренней работе), главная часть добавочного расхода энергии падает на покрытие усиленной деятельности сердца и дыхательных мышц. За это говорит и тот параллелизм, который наблюдается в изменениях легочной вентиляции и потреблении кислорода у разных лиц и у одного

и того же лица в разных опытах. Так, у испытуемого М. Е. при внушении работы мы не имели увеличения легочной вентиляции; не имеем мы также увеличения газообмена. При „имитации“ же, где усиленная деятельность дыхательной мускулатуры была им произвольно вызвана, мы имеем и соответственное увеличение газообмена и при этом на величину того же порядка, что и у других испытуемых. У испытуемых Ч. К. и Б. В. мы в разных опытах имеем при внушенной работе различное увеличение газообмена, которое всегда сопровождалось параллельным ему усилением легочной вентиляции. Этот параллелизм, как нам кажется, легче объяснить именно непосредственной зависимостью увеличения газообмена от усиленной деятельности дыхательной мускулатуры, чем иными условиями.

Принимая во внимание все высказанные нами соображения, мы склоняемся к мысли, что главная часть увеличенного потребления кислорода падает на долю усиленно работающих дыхательных мышц и сердца. В какой мере другие органы, в том числе и остальная часть поперечно-полосатой мускулатуры, реагируют на внушение работы увеличением окислительных процессов, мы, конечно, сказать не можем. Отсутствие точных данных о потребности дыхательных мышц и колебания, наблюдаемые нами в различных опытах, поставленных в одних и тех же условиях, не дают возможности произвести точные расчеты. Но как бы то ни было, доля участия этих тканей в изучаемом явлении не может быть значительной и ни в какой степени не идет в сравнение с изменениями, происходящими при действительной работе.

Мы считаем далее нужным указать, что как при внушенной работе, так и при „имитации“ ее могут иметь место некоторые изменения мышечного тонуса и что некоторая часть добавочного потребленного кислорода может быть связана с этим изменением. То, что повышение мышечного тонуса связано с добавочным потреблением кислорода, показано рядом авторов [Dusser-de Barenne (16), Жуков и др.].

Таким образом мы приходим к выводу, что при внушении работы, т. е. при создании суммы каких-то процессов в коре, сопровождающихся моторной реакцией, со стороны дыхательной мускулатуры, увеличением тонуса поперечно-полосатых мышц и усилением деятельности сердца, увеличение обмена не идет выше пределов обеспечения этих реакций. Если сверх того имеет место некоторое усиление энергетических процессов над уровнем покоя, то это усиление чрезвычайно незначительно, не выходит за пределы наблюдаемых в отдельных опытах колебаний и не может быть в условиях наших экспериментов строго доказано.

Приведенный материал далее показывает, что при интерференции различно направленных раздражений, например, когда испытуемым внушалось, что они не работают, в то время как они в действительности совершали дозированную работу (перекрестный опыт) — „победа“ оставалась на стороне реального раздражения, а не внушенных представлений, и течение энергетических процессов определялось величиной и характером производимой работы. Несмотря на противоположно направленное внушение, обмен энергии в этом случае не отличался заметно от такового при обычной работе. Во всяком случае нам не удалось наблюдать какие-либо изменения, выходящие за пределы обычно наблюдаемых колебаний.

Мы полагаем, что процессы обмена веществ, если они не связаны с соответственной моторной реакцией, как и вообще вегета-

тивные процессы, не столь податливы для корковой регуляции. Не отрицая, конечно, наличие этой регуляции вообще, следует иметь ввиду ограниченную амплитуду вмешательства коры в вегетативные функции, значительную автономность этих функций, особенно в тех случаях, когда мы имеем дело с нормально развитым организмом.

И если возникают такие состояния — временные или более длительные, когда вегетативный аппарат организма оказывается чрезмерно податливым для корковых воздействий — встает вопрос, прогрессивное это явление или регрессивное. Широкая зависимость вегетативных функций от адекватных и неадекватных стимуляций со стороны коры (что характерно для невротиков), лабильность этих функций постоянно нарушала бы устойчивость организма, являющуюся результатом длительной эволюции. И то обстоятельство, что опыты с воздействием внушения на вегетативные функции удаются главным образом на истеричных субъектах, имеющих неустойчивый вегетативный аппарат, подтверждает это положение.

### В ы в о д ы

1) Обмен относительного покоя в гипнозе — несколько ниже обмена покоя в бодрственном состоянии.

2) Течение энергетических процессов при работе в состоянии гипноза мало чем отличается от работы в бодрственном состоянии.

3) Величина и характер обмена энергии при реальной работе в гипнозе не изменяются, если одновременно производится внушение отсутствия этой работы или легкости проведения ее.

4) Изменения в обмене при внушенной работе (в то время когда она в действительности не производится) по размерам и характеру своему существенно отличаются от изменений, свойственных реальной работе. Гипнотическое внушение работы вызывает повышенную легочную вентиляцию типа „холостой“ гипервентиляции, усиленную деятельность сердца и пр., что заставляет предполагать возникновение соответствующих внушению корковых процессов.

5) Прделанная испытуемыми в бодрственном состоянии „имитация“ работы обнаружила изменения в течении энергетических процессов, очень близкие к изменениям при внушенной работе.

6) Более подробное изучение характера изменений в обмене при таком внушении показывает, что увеличение газообмена может быть полностью или почти полностью объяснено усилением деятельности дыхательных мышц, тахикардией, изменением тонуса скелетных мышц.

7) При наблюдавшихся в отдельных опытах, поставленных при одних и тех же условиях, колебаниях газообмена и отсутствии точных данных относительно потребности в кислороде со стороны дыхательных мышц, нет возможности определить, в какой мере кора влияет на течение энергетических процессов помимо обеспечения указанных функций. Во всяком случае, если это влияние и имеет место, то оно чрезвычайно ограничено.

8) Приведенные выводы, основанные на результатах поставленных нами опытов, свидетельствуют, что с теми испытуемыми и в такой форме опыта, как это было у нас, мы не получили бесспорных доказательств влияния коры на течение энергетических процессов (если исключить перечисленные выше явления).

Не входя в оценку иных данных, полученных другими авторами, мы должны отметить, что важность этой проблемы требует дальнейшего и более углубленного ее изучения.

Поступило в редакцию

11 февраля 1936 г.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Grafe. Zeidschr. f. d. ges. Neurol. u. Psych., 52. 1920. — 2. Heyer. Arch. f. Verdauungskrankh., 27, 1921, 29, 1922, Münch. med. Woch., 1922. — 3. Цитир. по I. Schulte. — 4. Gessler u. Hansen. Deutsch. Arch. f. klin. Med., 1927. — 5. Heyer u. Grote. Schweiz. med. Woch. 1923. — 6. Nicholson. Ref. Neurolog. Zentralbl., 1920. — E. Weber. Einflüss psichischer Vorgänge auf den Körper. Berlin. 1910. — 8. Eichelberg. Deutsch. Zeitschr. f. Nervenheilk., 1921. — 9. Berger. I. f. Psych. u. Neurolog. 1922. — 10. Финне. Журн. усоверш. врачей № 3, 1928. — 11. Сумбаев И. Сибирск. Арх. Теор. и Клин. Мед. 3., 1928. — 12. Georgi. Arch. f. Psych. u. Nervenheilk., 63. 1921. — 13. Schultz I. H. Hypnose u. Suggestion beim Menschen. — Bethes Handb. 17. — 14. Ольянская Р. П. Физиол. ж. СССР, Архив. биол. наук, 15, № 4, 1932, 34, № 1—3, 1934. — 15. Василевский В. М. и Каган. Э. М. Физиол. ж. СССР, 19, № 1, 1935. — 16. Dusser-de Varenne. Arch. heerl de physiol, 1925. — 17. Павлов И. П. Проба физиологического понимания симптоматиологии истерии, 1932. — 18. Быков К. М. Влияние коры мозга на тканевые процессы. Физ. Ж. СССР, 17, № 6. 1934. — 19. Платонов. Слово как физиологич. и лечебный фактор, 1931. — 20. Шатенштейн. Тезисы XV Международного физиологического конгресса, 1935.

## ÜBER DEN EINFLUSS DER HIRNRINDE AUF DEN ABLAUF ENERGETISCHER PROZESSE

(Änderung des Gaswechsels bei einer in Hypnose eingeübten Arbeit)

Von S. L. Lewin und J. A. Egolinski

Aus dem Laboratorium für Wachstumsphysiologie (Leiter. — L. G. Leibson) und dem Laboratorium für höhere Nerventätigkeit (Leiter — Prof. N. I. Krasnogorski), des Institutes zur Erhaltung der Gesundheit von Kindern und Erwachsenen. Leningrad.

### Zusammenfassung

1. Der Umsatz bei relativer Ruhe in Hypnose ist etwas niedriger als der Umsatz bei Ruhe im Wachzustand.

2. Der Ablauf energetischer Prozesse bei der Arbeit in Hypnose unterscheidet sich nur wenig von der Arbeit im Wachzustand.

3. Die Grösse und der Charakter des Energiwechsels bei wirklicher Arbeit in Hypnose ändert sich nicht, wenn gleichzeitig der Eindruck hervorgerufen wird, dass diese Arbeit nicht vorhanden oder ihre Durchführung leicht ist.

4. Die Umsatzänderungen bei eingeübter Arbeit, wenn in Wirklichkeit kein Schlafzustand vorhanden ist, unterscheiden sich in ihrem Ausmass und in ihrer Art ganz wesentlich von den Änderungen, welche bei wirklicher Arbeit auftreten. Eine hypnotische Einbildung von Arbeit ruft erhöhte Lungenventilation vom Typ einer „leeren“ Hyperventilation sowie verstärkte Herztätigkeit u. s. w. hervor. Dies lässt vermuten, dass „Rinden“ — prozesse entstehen, welche dieser Einbildung entsprechen. Eine ausführlichere Untersuchung der Art der Veränderungen, welche im Umsatz bei einer solchen Einbildung auftreten, zeigt, dass es sich um „rindenmotorische“ Prozesse und ihren Einfluss auf den Umsatz handelt. (Hyperventilation, Tachykardie, Änderungen im Muskeltonus u. s. w.).

5. Eine von der Versuchsperson im Wachzustand vorgenommene „Imitation“ der Arbeit zeigt, dass hierbei Änderungen im Ablauf der energetischen Prozesse auftreten, welche sehr ähnlich denen bei eingeübter Arbeit sind.

6. Die mitgeteilten Ergebnisse, welche sich auf die Resultate der von uns angestellten Versuche stützen, zeigen, dass sich an den von uns untersuchten Versuchspersonen und bei der von uns benutzten Versuchsanordnung ein Einfluss der Hirnrinde auf den Ablauf energetischer Prozesse (falls man die rindenmotorischen Erscheinungen ausschliesst,) nicht nachweisen lässt. Ohne auf entgegengesetzte Angaben anderer Autoren einzugehen, möchten wir nur erwähnen, dass dieses Problem wichtig genug ist, um weiter und tiefergehend untersucht zu werden.



## ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИИ И РАБОТА ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

Сообщение 4<sup>1</sup>. Влияние силы условного раздражителя и нарушения стереотипа на характер желчевыделения

М. А. Усиевич

Из физиологической лаборатории (зав. — М. А. Усиевич) Горьковского с.-х. института

Практика физиологических лабораторий, руководимых акад. И. П. Павловым, знает не мало примеров тому, какое значение имеют раздражители различной силы.

Уже начиная с работ Кашерининовой (1), Соломонова (2), Шишло (3) и др. было известно, что одним из свойств слабых раздражителей являются их снотворные свойства.

Прекрасно выполненные с методической стороны опыты Рикмана (4) показали, что суммация слабых раздражителей, применение последних на фоне „сытого“ или „голодного“ состояния животного, наконец применение этих раздражителей у животных разных по типам нервной системы характеризуют эти слабые раздражители, как отличающиеся во многом от раздражителей средней силы и тем более от чрезмерных по силе раздражителей.

Имея в своем распоряжении собаку с выведенным общим желчным протоком, мы решили выяснить, возможны ли нарушения в характере кривых желчевыделения в связи с введением в систему условных раздражителей слабого раздражителя.

Для этой цели мы стали применять в качестве такого раздражителя приборчик для кожно-механического раздражения — „касалку“ — по терминологии лаборатории И. П. Павлова.

При помощи этой касалки мы ритмически, только путем прикосновения, раздражали 24 раза в одну минуту гладко выстриженное место кожи на середине наружной поверхности левого бедра (Кас<sub>24</sub>). Как известно (Кашерининова), раздражитель этот относится к числу слабых раздражителей; но даже и такой слабый раздражитель обнаружил свое влияние, как на условно секреторной реакции животного, так отчасти и на ходе желчевыделения.

Прежде всего, уже при первом применении касалки, растормозилась имевшаяся дифференцировка на метроном и в первой половине опыта понизилась секреция при действии положительного метронома (табл. 1).

<sup>1</sup> Сообщение 3 напечатано в этом журнале, том XX, № 4. 1936.

ТАБЛИЦА 1

7/V 1935 г. Опыт № 27

| Время<br>дня | Условн.<br>раздраж. | Время<br>изолир.<br>действия | Латентный<br>период | Число<br>капель<br>слюны | П р и м е ч а н и я                                        |
|--------------|---------------------|------------------------------|---------------------|--------------------------|------------------------------------------------------------|
| 10 ч. 53 м.  | M <sub>160</sub>    | 20 сек.                      | 18 сек.             | 2                        | Резко грызет кислот-<br>ный приборчик                      |
| — „ 57 „     | Kac <sub>24</sub>   | 5 „                          | — „                 | 0                        | Слабая ориентировоч-<br>ная реакция                        |
| 11 „ 01 „    | M <sub>160</sub>    | 20 „                         | 18 „                | 2                        | Почти сразу начинает<br>грызть приборчик                   |
| — „ 05 „     | M <sub>80</sub>     | 20 „                         | 10 „                | 1                        | Глощает, отворачивает-<br>ся, облизнулся один<br>раз       |
| — „ 09 „     | M <sub>160</sub>    | 20 „                         | 15 „                | 5                        | Энергично облизы-<br>вается                                |
| — „ 13 „     | Kac <sub>24</sub>   | 5 „                          | — „                 | 0                        | Слабая ориентировоч-<br>ная реакция                        |
| — „ 17 „     | M <sub>160</sub>    | 20 „                         | 4 „                 | 6                        | Несколько раз обли-<br>зывается                            |
| — „ 21 „     | Kac <sub>24</sub>   | 20 „                         | — „                 | 0                        | Никакой реакции                                            |
| — „ 25 „     | M <sub>80</sub>     | 20 „                         | 15 „                | 2                        | Стоит спокойно и не<br>облизывается                        |
| — „ 29 „     | M <sub>160</sub>    | 20 „                         | 10 „                | 5                        | С 9-й секунды резко<br>облизывается и грызет<br>приборчик. |

Одновременно с явлением растормаживания дифференцировки мы могли констатировать такое необычное усиление желчевыделения, какого не было ни разу ни в предыдущих ни в огромном количестве последующих опытов.

Общее количество выведенной за 5 часов наблюдения желчи было вдвое большим по сравнению с обычным количеством в этом периоде работы. Как показывает рис. 1, наибольшее количество желчи выделилось в течение первого часа—34 см<sup>3</sup>, оставаясь до конца наблюдения очень высоким: 21 см<sup>3</sup>—в четвертом часу и 17 см<sup>3</sup>—в пятом.

Изменился также и процесс выхода желчи при отсчете за каждые 15 мин. в течение первого часа. Колебания последнего рода продолжались в течение трех дней подряд, совпадая с имеющимся растормаживанием дифференцировки и с отсутствием секреторной реакции на касалку.

С того дня как дифференцировка вновь стала нулевой, а на касалку выработалась значительная условнорефлекторная реакция, восстановился обычный выход желчи в первом часу после приема еды.

Приводим сравнительные данные за этот период работы в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

| №№ опытов                       | Выделение желчи (в см <sup>3</sup> )<br>за каждые 15 мин. пер-<br>вого часа |   |    |   | Примечания                                                    |
|---------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------|---|----|---|---------------------------------------------------------------|
|                                 | 1                                                                           | 2 | 3  | 4 |                                                               |
| Опыт до касалки . . . . .       | 10                                                                          | 6 | 3  | 2 | Старая система раздра-<br>жителей. Дифференцировка<br>нулевая |
| После касалки:                  |                                                                             |   |    |   |                                                               |
| Первый опыт (№ 27) . . . . .    | 9                                                                           | 7 | 10 | 8 | Введена касалка. Дифе-<br>ренцировка растормозилась           |
| Второй опыт (№ 28) . . . . .    | 5                                                                           | 6 | 4  | 3 | Дифференцировка растор-<br>можена не меньше                   |
| Третий опыт (№ 29) . . . . .    | 4                                                                           | 9 | 0  | 4 | Дифференцировка стала<br>нулевой                              |
| Четвертый опыт (№ 30) . . . . . | 6                                                                           | 4 | 3  | 4 | На касалку выработался<br>рефлекс. Дифференцировка<br>нулевая |
| Пятый опыт (№ 31) . . . . .     | 9                                                                           | 5 | 4  | 3 | Те же отношения.                                              |

Анализируя ход желчевыделения, изображенный на рис. 1, мы должны отметить, что характер кривых в данной серии опытов приблизительно совпадал с той обычной кривой выхода желчи, какую мы считаем нормальной для нашей собаки.

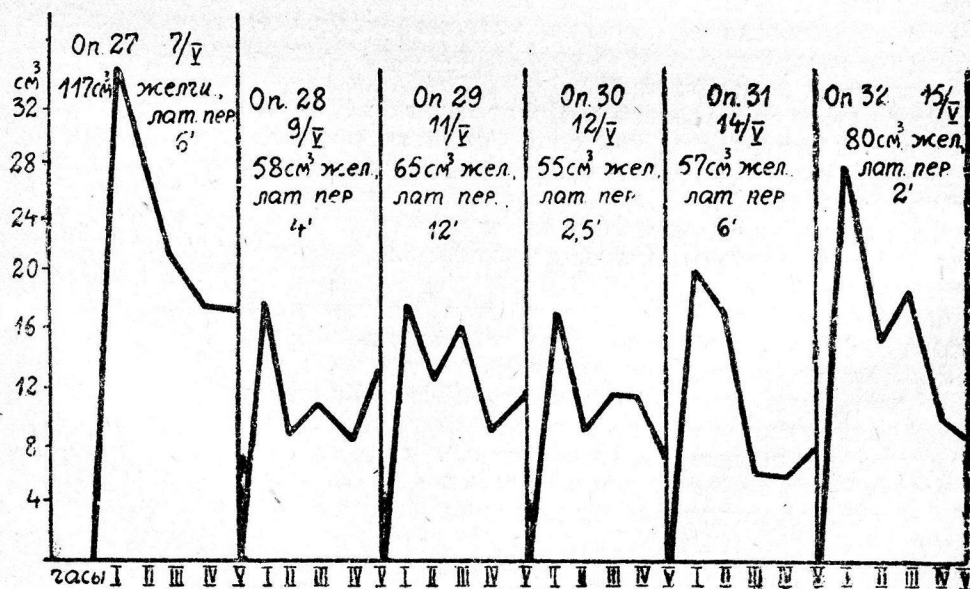


Рис. 1

Действительно, во всех шести представленных опытах, как правило, максимум выхода желчи приходится на первый час, с последующей более или менее выраженной тенденцией к падению в дальнейшие 4 часа наблюдений. Как правило (исключение составляет оп. № 30), минимальное выделение приходится на 4-й час, а в половине опытов — на 5-й час наблюдения.

В трех опытах (№№ 28, 29, 31) мы имеем некоторое увеличение выделения в течение пятого часа, вследствие чего общий характер кривых имеет ломаный вид.

Однако нет ничего похожего на те кривые, какие были нами приведены, когда мы излагали результат опытов с введением первого условного раздражителя и в особенности дифференцировки (сообщ. 3).

В опытах с введением в систему условных раздражителей касалки совершенно нет никаких указаний на явления „дискинезии“: количество желчи ни разу не падает ниже  $55 \text{ см}^3$ , тогда как в предыдущей серии оно падало до  $40 \text{ см}^3$  за 5 часов наблюдения; латентный период в одном лишь опыте (№ 29) равняется двенадцати минутам, тогда как в опытах с введением  $M_{160}$  мы наблюдали задержку выхода желчи до семнадцати — двадцати четырех минут и, наконец, что нами уже подчеркивалось, максимум желчевыделения во всех опытах приходился на первый час после приема еды.

Свое изложение этих опытов мы начали с указания на то значение, какое, повидимому, имеет сила раздражителя. Наши опыты, как нам кажется, являются подтверждением этого значения: слабый кожный раздражитель вызвал у животного лишь небольшую ориентировочную реакцию; на короткое время незначительно растормозилась имевшаяся в системе условных раздражителей дифференцировка и на короткий отрезок времени несколько извратился характер выделения желчи в течение первого часа. В дальнейшем все эти явления исчезли. Таково влияние слабого раздражителя. Оно незначительно, но все же при всей своей незначительности оно может быть констатировано.

Когда общее количество опытов по описанной нами в сообщении 3 методике достигло 35, мы решили выяснить, можно ли получить и в каком количестве выделение желчи в том случае, если собака, будучи поставлена в обычные условия экспериментальной обстановки, не получит обычной порции молока перед началом применения условных раздражителей.

Одновременно нас занимал вопрос, как такое нарушение стереотипа в опыте отразится на условнорефлекторной реакции.

Прежде всего интересен тот факт, что в первом опыте без дачи молока (№ 36) мы получили типичную картину желчевыделения с очень короткими латентным периодом в 3 мин. (начало последнего мы считали от начала применения первого условного раздражителя).

Общее количество выделившейся за 5 часов желчи было, правда, несколько ниже, чем то, которое отмечалось нами в предшествующем периоде работы, однако это количество нельзя было назвать резко пониженным: оно было равно  $47 \text{ см}^3$ . Характерным для этого опыта было очень равномерное выделение желчи в течение первого часа: так, за первые 15 мин. выделилось  $4 \text{ см}^3$ , за вторые —  $3 \text{ см}^3$ , за третьи — также  $3 \text{ см}^3$ , а за четвертые — вновь  $4 \text{ см}^3$ . Во всем остальном — никаких отклонений от нормального характера кривой желчевыделения.

Второй опыт (№ 37), проведенный подобным же образом, дал совершенно иные результаты.



Прежде всего начало выделения желчи оттянулось на 50 мин. от момента применения первого условного раздражителя, а в дальнейшем характер кривой изменился в обратную сторону: в течение последних четырех часов наблюдения — выделение желчи с часу на час возрастало, пока не достигло максимума в пятом часу. Мы продолжали наблюдение еще в течение одного часа и за это время смогли уже констатировать довольно значительное падение выхода желчи; по существу, если не считать выделения за 6-й час, эту кривую можно принять за зеркальное отражение обычной кривой.

Количество выделившейся за 5 часов желчи было уже в значительной степени сниженным —  $36 \text{ см}^3$ . Значит ли это, что мы имели дело с условным выделением желчи? Повидимому это так.

Данные А. В. Риккль (3) из лаборатории К. М. Быкова до некоторой степени могут служить подтверждением нашему предположению. А. В. Риккль представила доказательства возможности образования условных связей на желчеотделение. Наши опыты не совпадают с опытами А. В. Риккль в том отношении, во-первых, что в этих последних наблюдалось отделение желчи из фистулы желчного пузыря, а не желчного протока, что имело место в наших экспериментах, во-вторых, мы не ставили опытов с целью выработать условный рефлекс на автоматический раздражитель. Однако так как вся обстановка с применением условных раздражителей предшествовала выходу желчи, нет ничего невероятного в том, что именно эта обстановка и могла вызвать образование такого условного рефлекса.

Как показывают наши опыты, это действительно было условное желчевыделение еще потому, что уже со второго опыта появилась резкая тенденция к угасанию.

Условнорефлекторная деятельность слюнной железы подверглась настоящему „разгрому“: в обоих описанных выше опытах без дачи молока мы во время применения условных раздражителей имели почти сплошные нули.

Как показывает табл. 3, особенно резкое влияние сказалось в первом опыте, в течение которого мы ни разу не имели выраженной секреции; второй опыт был уже несколько иным: во второй половине на применение положительного метронома и касалки была небольшая секреция (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

| № и дата опыта           | Время дня   | Условный раздражит. | Время изолиров. действия | Латентный период | Число капель | Примечания                                                           |
|--------------------------|-------------|---------------------|--------------------------|------------------|--------------|----------------------------------------------------------------------|
| 23/V 1935 г.<br>Оп. № 36 | 11 ч. 48 м. | $M_{160}$           | 20 сек.                  | —                | Следы        | Опыт ведется без предварительной дачи молока; на метроном облизнулся |
|                          | — „ 52 „    | $Kac_{24}$          | 5 „                      | —                | 0            | Облизывается, отвернулся                                             |
|                          | — „ 56 „    | $M_{160}$           | 20 „                     | —                | Следы        | Несколько раз облизнулся                                             |
|                          | 12 „ 00 „   | $Kac_{24}$          | 20 „                     | —                | 0            | Стоит спокойно                                                       |
|                          | — „ 4 „     | $M_{60}$            | 20 „                     | —                | 0            | Спокоен, не облизывается                                             |

Продолжение

| № и дата<br>опыта | Время<br>дня | Условный<br>раздражит. | Время изо-<br>лиров. дей-<br>ствия | Латентный<br>период | Число ка-<br>пель | Примечания                                       |
|-------------------|--------------|------------------------|------------------------------------|---------------------|-------------------|--------------------------------------------------|
| 23/V 1935 г.      | — ч. 8 м.    | M <sub>160</sub>       | 20 сек.                            | —                   | Следы             | Отворачивается и обли-<br>зывается               |
| Оп. № 36          | — „ 12 „     | Kac <sub>24</sub>      | 5 „                                | —                   | 0                 | В паузе скулит, на ка-<br>салку облизнулся       |
|                   | — „ 16 „     | M <sub>160</sub>       | 20 „                               | —                   | Следы             | Скулит и облизывается<br>сильнее                 |
|                   | — „ 20 „     | Kac <sub>24</sub>      | 20 „                               | —                   | 0                 | Немного спокойнее, но<br>на касалку облизывается |
|                   | — „ 24 „     | M <sub>60</sub>        | 20 „                               | —                   | 0                 | Очень спокоен                                    |
|                   | — „ 28 „     | M <sub>160</sub>       | 20 „                               | —                   | 0                 | Перед концом раздра-<br>жения слабо облизнулся   |

Общее количество желчи в этом опыте за 5 час. наблюдения равнялось 47 см<sup>3</sup>.

|              |             |                   |         |         |       |                                                               |
|--------------|-------------|-------------------|---------|---------|-------|---------------------------------------------------------------|
| 25/V 1935 г. | 10 ч. 13 м. | M <sub>160</sub>  | 20 сек. | —       | 0     | Молока в начале опы-<br>та не дано. На метроном<br>облизнулся |
| Оп. № 37     | — „ 17 „    | Kac <sub>24</sub> | 20 „    | —       | 0     | Облизывается сильно                                           |
|              | — „ 21 „    | M <sub>160</sub>  | 20 „    | —       | Следы | Все время облизы-<br>вается                                   |
|              | — „ 25 „    | Kac <sub>24</sub> | 20 „    | —       | Следы | То же самое                                                   |
|              | — „ 29 „    | M <sub>60</sub>   | 20 „    | —       | 0     | Спокоен, не облизывается                                      |
|              | — „ 33 „    | M <sub>160</sub>  | 20 „    | —       | Следы | Начал облизываться че-<br>рез 5 сек.                          |
|              | — „ 37 „    | Kac <sub>24</sub> | 20 „    | 18 сек. | Следы | Начал облизываться<br>сразу                                   |
|              | — ч. 41 „   | M <sub>160</sub>  | 20 „    | 20 „    | 2     | Отворачивается, ску-<br>лит, подает лапу, облизы-<br>вается   |
|              | — „ 45 „    | Kac <sub>24</sub> | 20 „    | —       | 1     | Слабо облизывается,<br>стоит тихо                             |
|              | — „ 49 „    | M <sub>60</sub>   | 20 „    | —       | 0     | Стоит тихо. Один раз<br>облизнулся                            |
|              | — „ 53 „    | M <sub>160</sub>  | 20 „    | —       | Следы | Отворачивается, слабо<br>облизнулся                           |

Общее количество желчи в этом опыте за 5 час. наблюдения равнялось 36 см<sup>3</sup>.

Такое двукратное нарушение стереотипа, как выяснилось из дальнейших опытов, не прошло бесследно в отношении результатов ближайших четырех опытных дней. Как показывают данные рис. 2, несмотря на возвращение к обычным условиям эксперимента, в первый день общее количество выделившейся за 5 час. желчи при еде молока оставалось таким же уменьшенным до  $36 \text{ см}^3$ , каким оно было во втором опыте без введения молока.

В этих же опытах ход желчевыделения так же совпадает почти во всех своих подробностях, как совпало общее количество вышедшей желчи.

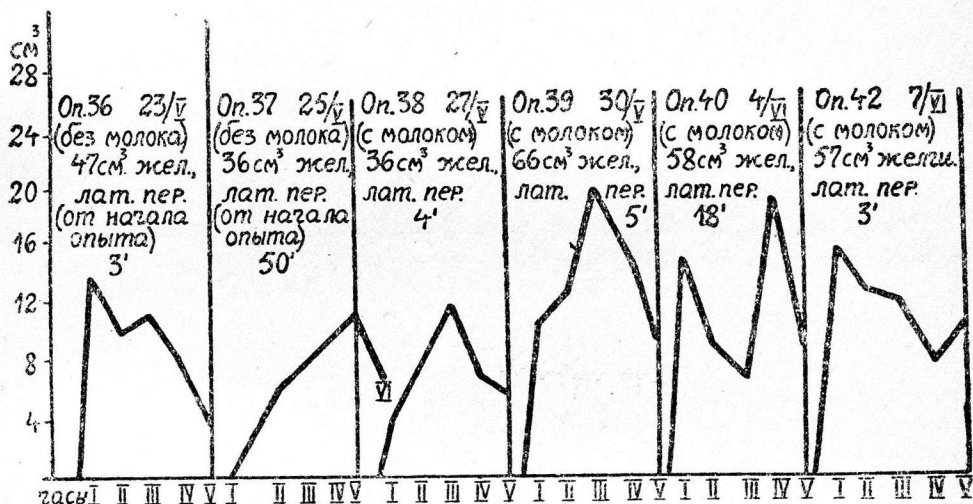


Рис. 2

Несмотря на то, что было дано молоко, несмотря на очень короткий латентный период—всего 4 минуты, мы за первый час получили всего лишь  $3,5 \text{ см}^3$  желчи, причем по 15-минутным периодам в этом часу выделение шло следующим образом:

|             |          |            |                    |
|-------------|----------|------------|--------------------|
| за первые   | 15 минут | выделилось | $0,5 \text{ см}^3$ |
| „ вторые    | 15 „     | „          | $0,5 „$            |
| „ третьи    | 15 „     | „          | $1,0 „$            |
| „ четвертые | 15 „     | „          | $2,5 „$            |

Данные же при почасовых отсчетах показали такое же постепенное возрастание вплоть до третьего часа, какое наблюдалось в сравниваемом опыте. И лишь в последующие — четвертый и пятый — часы началось снижение количества выделяемой желчи.

В более поздних опытах (№№ 39 и 40) (рис. 2) нарушение стереотипных условий опыта нашло свое отражение или в резко извращенном ходе кривой желчевыделения при почасовых отсчетах, или одновременно в значительном удлинении латентного периода с извращенным выходом желчи в течение первого часа.

Так, если во втором опыте (№ 39) мы в общем имеем картину нарастания выделения желчи до третьего часа, то в третьем опыте (№ 40) кривая, наоборот, дает в третьем часу резкое снижение, а максимум выделения приходится на четвертый час.

По 15-минутным периодам за первый час отделение во втором, третьем и четвертом опытах идет по-разному, то напоминая нормаль-

ные отношения, то резко извращаясь, и, лишь начиная с пятого опыта (№ 42), начинает постепенно возвращаться к норме (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

| №№ опытов | Выделение желчи (в см <sup>3</sup> )<br>за каждые 15 мин. пер-<br>вого часа |    |   |     | П р и м е ч а н и я                                                                                                                                    |
|-----------|-----------------------------------------------------------------------------|----|---|-----|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|           | 1                                                                           | 2  | 3 | 4   |                                                                                                                                                        |
| 39        | 7                                                                           | 2  | 1 | 0,5 | Условные рефлексы держатся на низком уровне<br>Величина условных рефлексов возрастает<br>Продолжается восстановление условных рефлексов<br>То же самое |
| 40        | 0                                                                           | 10 | 3 | 1   |                                                                                                                                                        |
| 41        | 0                                                                           | 0  | 2 | 6   |                                                                                                                                                        |
| 42        | 7                                                                           | 2  | 3 | 3,5 |                                                                                                                                                        |

Наша точка зрения о необходимости связать с изучением нарушения функциональной деятельности внутренних органов изменение в стереотипных условиях обстановки (эксперимента) подтвердилась на данном примере самым наглядным образом.

Действительно, то изменение в обычных условиях эксперимента, которое мы внесли двукратной отменой перед опытом кормления собаки обычной порцией молока, отразилось на целом ряде последующих опытов в течение 8—10 дней (опыты, как выше указывалось, мы ставили не ежедневно, а через день), и отразилось настолько серьезно, что мы с полным правом можем говорить о целом ряде „дискинетических“ явлений, которые выступали перед нами в той или иной форме.

Эти „дискинезии“ выражались в форме резкой задержки выделения желчи в течение первых часов после приема пищи (опыты №№ 38 и 39) или в резких колебаниях выхода желчи в поздние часы [резком уменьшении с последующим взмахом, несмотря на то, что в первый час, казалось, желчевыделение по своему количеству напоминало нормальное (опыт № 40)].

Чрезвычайно характерным показателем действительного нарушения стереотипа явилось резкое изменение в условно-секреторной деятельности слюнной железы.

Это изменение, как показывает табл. 3, проявилось в полном исчезновении условных рефлексов, несмотря на постоянное подкрепление влиянием в рот кислоты при действии условных раздражителей, а в дальнейшем—в очень медленном возвращении к нормальным отношениям, о чем могут дать представление те примечания, которыми мы снабдили табл. 3.

### В ы в о д ы

1. Введение в систему условных раздражителей слабого по физической силе нового раздражителя временно и не в очень резкой степени отражается не только на условнорефлекторной деятельности слюнной железы, но и на кривых желчевыделения при еде молока.

2. Это воздействие слабого раздражителя не имеет в качестве последствий расстройств в выходе желчи дискинетического характера.



3. Обстановка опытов, связанных с систематическим введением животному относительно больших количеств молока ( $600 \text{ см}^3$ ), после многократных введений становится повидимому условным раздражителем для желчевыделения.

4. Нарушение стереотипных условий опытов, выразившееся в двукратной отмене в начале опытного дня введения молока, имело своим последствием длительное (в течение 8—10 дней) изменение кривых выхода желчи, напоминающее явление дискинезии.

Поступило в редакцию  
22 января 1936 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Кашеринникова Н. А. Дисс. СПб, 1908. — 2. Соломонов С. С. Дисс. СПб, 1910. — 3. Шишло А. А. Дисс. СПб, 1910. — 4. Рикман В. В. Неопуб. данные. — 5. Риккль А. В. Русск. физ. ж. 1930, т. XIII, вып. 2.

#### THE FUNCTION OF THE CEREBRAL CORTEX AND THE VITAL INTERNAL ORGANS.

Communication 4. Influence of the strength of the conditioned reflexes and of variations in standard tests on the characteristics of bile secretion

By *M. A. Usievich*

Physiological Laboratory, Gorky Agricultural Institute

A weak mechanical stimulation of the skin was applied as a conditioned stimulus. Some slight changes in the function of the salivary glands and some variations of the curves of bile secretion occurred while milk was given to the animal. Suppression of food twice had a still greater effect on the conditioned reflexes and the bile secretion curve.

The question of conditioned bile secretion is still under discussion.

---

## ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ И РАБОТА ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

Сообщение 5: Влияние на желчевыделение искусственно вызванного столкновения тормозного и раздражительного процессов — „сшибки“

М. А. Усиевич

Из физиологической лаборатории (зав.—М. А. У с и е в и ч) Горьковского с.-х. института

Одной из поставленных перед нами задач было добиться упорного нарушения в деятельности высших отделов ц. н. с. с целью сопоставить это нарушение с тем выражением, какое оно примет в изучаемой нами работе печени.

Огромный опыт в лаборатории акад. И. П. Павлова показал, что в известных случаях и у собак определенного типа нервной системы (слабого или крайне возбудимого типа) такое упорное, месяцами и даже годами длящееся нарушение высшей нервной деятельности [М. К. Петрова (1), В. П. Головина (2)] возникает вследствие случайно или нарочно вызванного столкновения раздражительного и тормозного процессов, т. е. „сшибки“ по терминологии лаборатории.

Наши опыты с „Выдрой“, описанные в сообщении 2 (3), являются одним таким лишим подтверждением действительности этого метода для получения у собаки длительного невротического состояния.

Желая добиться аналогичных результатов у „Милорда“, мы на 43 опыте от начала работы в первый раз применили „сшибку“. В этом опыте мы после применения тормозного метронома ( $M_{60}$ ) в течение 20 сек. немедленно затем изменили частоту метронома до 160 ( $M_{160}$ ), продолжая действие последнего еще на 20 сек. Результаты этого опыта и двух последующих приведены в табл. 1.

Приведенные в табл. 1 опыты показывают, как „сшибка“ изменила реакцию животного. Прежде всего непосредственным результатом „сшибки“ было довольно высокое отделение слюны на  $M_{160}$  — явление положительной индукции [Фурсиков (4)], но зато в этом же опыте вторичное применение  $M_{60}$  вызвало через обычный промежуток времени падение эффекта на  $M_{160}$  до нуля и это падение в особенности необходимо отметить потому, что мы весь опыт проводили почти целиком на коротко отставленных (на 5 сек.) раздражителях.

На следующий день после „сшибки“ мы имели, как показывает опыт № 44, резкое повышение рефлекса на  $M_{160}$  до 13 капель — при первом его применении, появление секрета даже при коротком отставлении раздражителей и, наконец, растормаживание дифференцировки. Однако применение  $M_{160}$  дало после первой пробы дифференцировки всего лишь 2 капли, а после второй лишь „следы“. Собака становится сонливой, в паузах и даже во время действия раздражителей виснет на лямках.

ТАБЛИЦА 1

| № и дата опыта                                                     | Время дня         | Условный раздражитель | Время изолир. действия (в сек.) | Латентный период (в сек.) | Число капель | Примечания                                                 |
|--------------------------------------------------------------------|-------------------|-----------------------|---------------------------------|---------------------------|--------------|------------------------------------------------------------|
| 8/VI 1935 г.<br>Опыт № 43                                          | 11 ч. 55 м.       | M <sub>160</sub>      | 20                              | 5                         | 6            | Резко облизывается                                         |
|                                                                    | — „ 59 „          | Kac <sub>24</sub>     | 5                               | —                         | —            | Сразу резко облизывается                                   |
|                                                                    | 12 „ 03 „         | M <sub>160</sub>      | 5                               | —                         | Следы        | Облизывается, отворачивается                               |
|                                                                    | — „ 07 „          | Kac <sub>24</sub>     | 5                               | —                         | „            | Скулит, отворачивается, облизывается                       |
|                                                                    | — „ 11 „          | M <sub>60</sub>       | 20                              | —                         | 0            | Стоит спокойно                                             |
|                                                                    | 11 „ 11 „ 20 сек. | M <sub>160</sub>      | 20                              | 5                         | 6            | Шибка! сразу поднимает голову, облизывается                |
|                                                                    | — „ 15 „          | Kac <sub>24</sub>     | 5                               | —                         | —            | Скулит, на вливание кислоты почти не реагирует             |
|                                                                    | — „ 19 „          | M <sub>160</sub>      | 5                               | —                         | —            | Облизывается сильнее                                       |
|                                                                    | — „ 23 „          | Kac <sub>24</sub>     | 20                              | 7                         | 5            | В паузе спокоен, на касалку облизывается, грызет приборчик |
|                                                                    | — „ 27 „          | M <sub>60</sub>       | 20                              | —                         | 0            | Спокоен, не облизывается                                   |
|                                                                    | — „ 31 „          | M <sub>160</sub>      | 20                              | —                         | 0            | Стоит неподвижно                                           |
| Общее количество желчи в этом опыте за 5 час. — 60 см <sup>3</sup> |                   |                       |                                 |                           |              |                                                            |
| 9/VI 1935 г.<br>Опыт № 44                                          | 11 ч. 43 м.       | M <sub>160</sub>      | 20                              | 1                         | 13           | Резко все время облизывается                               |
|                                                                    | — „ 47 „          | Kac <sub>24</sub>     | 5                               | 2                         | 1            | То же резко облизывается                                   |
|                                                                    | — „ 51 „          | M <sub>160</sub>      | 5                               | —                         | Следы        | Сразу начинает облизываться                                |
|                                                                    | — „ 55 „          | Kac <sub>24</sub>     | 5                               | —                         | „            | В паузе спокоен, на касалку сразу начал облизываться       |
|                                                                    | — „ 59 „          | M <sub>60</sub>       | 20                              | 15                        | 1            | Спокоен, однако один раз облизнулся                        |
|                                                                    | 12 „ 03 „         | M <sub>160</sub>      | 20                              | 17                        | 2            | Облизываться начал через 10 сек.                           |
|                                                                    | — „ 07 „          | Kac <sub>24</sub>     | 5                               | 4                         | 1            | Виснет на лямках, на касалку сразу начал облизываться      |
|                                                                    | — „ 11 „          | M <sub>160</sub>      | 5                               | 4                         | 1            | То же поведение                                            |
|                                                                    | — „ 15 „          | Kac <sub>24</sub>     | 20                              | 7                         | 5            | Вначале энергично облизывается, под конец виснет на лямках |
|                                                                    | — „ 19 „          | M <sub>60</sub>       | 20                              | —                         | 0            | Виснет на лямках, неподвижен                               |
|                                                                    | — „ 23 „          | M <sub>160</sub>      | 20                              | —                         | Следы        | То же поведение                                            |

В этом опыте общее количество желчи за 5 час. равно 67 см<sup>3</sup>

| № и дата опыта             | Время дня   | Условный раздражитель | Время изолир. действия (в сек.) | Латентный период (в сек.) | Число капель | Примечания                                                        |
|----------------------------|-------------|-----------------------|---------------------------------|---------------------------|--------------|-------------------------------------------------------------------|
| 11/VI 1935 г.<br>Опыт № 45 | 11 ч. 22 м. | M <sub>160</sub>      | 20                              | 3                         | 2            | Резко облизывается все время                                      |
|                            | — „ 26 „    | Kac <sub>24</sub>     | 20                              | 9                         | 2            | Резко облизывается все время                                      |
|                            | — „ 30 „    | M <sub>160</sub>      | 20                              | —                         | Следы        | То же поведение                                                   |
|                            | — „ 34 „    | Kac <sub>24</sub>     | 20                              | 5                         | 1            | То же самое                                                       |
|                            | — „ 38 „    | M <sub>60</sub>       | 20                              | —                         | 0            | Виснет на лямках, опускает голову                                 |
|                            | — „ 42 „    | M <sub>160</sub>      | 20                              | —                         | Следы        | Скулит, отворачивается, резко облизывается                        |
|                            | — „ 46 „    | Kac <sub>24</sub>     | 20                              | —                         | „            | Скулит, отворачивается, слабо облизывается                        |
|                            | — „ 50 „    | M <sub>160</sub>      | 20                              | —                         | „            | То же самое                                                       |
|                            | — „ 54 „    | Kac <sub>24</sub>     | 20                              | —                         | „            | Виснет на лямках, слабо облизывается                              |
|                            | — „ 58 „    | M <sub>60</sub>       | 20                              | —                         | 0            | Еще более виснет на лямках                                        |
|                            | 12 „ 02 „   | M <sub>160</sub>      | 20                              | —                         | 0            | На M <sub>160</sub> встает на ноги, отворачивается и облизывается |

В этом опыте общее количество желчи за 5 час. было 57 см<sup>3</sup>

Опыт № 45, поставленный через трое суток после опыта со „сшибкой“, проведенный целиком на отставленных до 20 сек. рефлексах, обнаружил падение эффекта на действие всех раздражителей и до применения дифференцировки и в особенности — после применения последней. Сильнее всего пострадал M<sub>160</sub> — явление, часто констатируемое в таких случаях сотрудниками лаборатории акад. И. П. Павлова.

Дальнейшие опыты показывают постепенное восстановление эффекта на оба наши положительные раздражителя, дифференцировка же растормаживалась немного еще в двух опытах.

Вторично мы испробовали действие „сшибки“, уже в сентябре 1935 г., когда после двухмесячного летнего перерыва были постепенно введены в систему все условные раздражители и когда величина условных рефлексов стала нормальной, а ход желчевыделения принял типичную для нашей собаки форму.

На этот раз нами „сшибка“ была применена в опыте двукратно, (оп. 67). Непосредственным результатом „сшибки“ в этом периоде работы явилось падение рефлексов на M<sub>160</sub>, а в двух последующих опытах — кратковременное их повышение с растормаживанием (всего полкапли в одном опыте) дифференцировки. Падение рефлексов было на этот раз несколько менее длительным, вновь особенно пострадавшим был положительный метроном (M<sub>160</sub>) и уже с пятого опыта после „сшибки“ все пришло в норму.

Сопоставляя те явления, какие нами наблюдались у животного в связи с произведенными „сшибками“, с теми сдвигами, какие были отмечены в ходе выделения желчи, мы должны отметить, что „сшибка“,



произведенная в первый раз, была резко отражена на изучаемом нами объекте по сравнению с теми изменениями, которые были вызваны „сшибкой“, произведенной вторично.

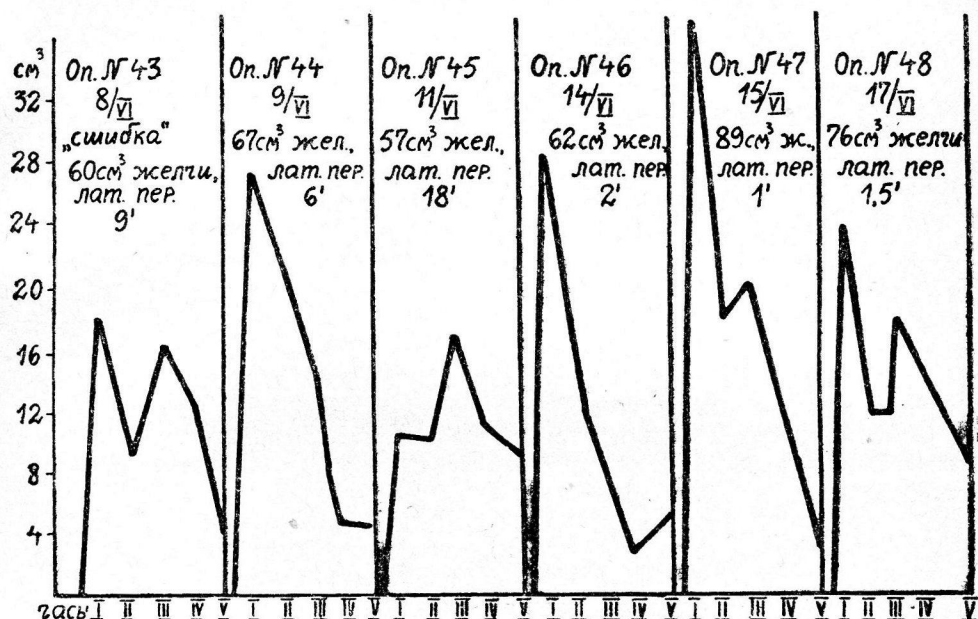


Рис. 1

Результаты указанных нарушений в выходе желчи изображены на рис. 1 и 2.

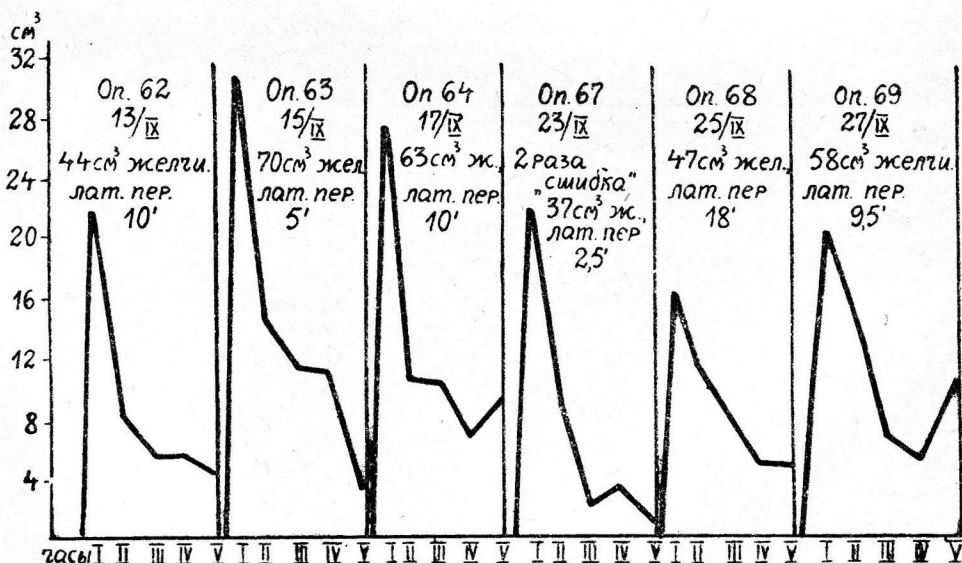


Рис. 2

Весьма характерным для приведенных в рис. 1 кривых выхода желчи является отсутствие сходства между ними, резкое различие в величине латентного периода между первыми тремя опытами

(№№ 43, 44, 45) и последующими тремя (№№ 46, 47, 48) и стремительное падение почасового выделения желчи в 44-м, 45-м и в особенности в 47-м опытах, наконец необходимо отметить некоторое нарастание в количестве выделяемой желчи почти из опыта в опыт. Кроме изложенного, опыт № 45 характеризуется задержкой выхода желчи в первые часы и максимумом в 3-й час наблюдения, а 48-й опыт, напротив, дает резкое снижение выхода желчи во второй и третий часы по сравнению с 46-м опытом.

Если же мы сравним эти данные с теми, какие изображены на рис. 2, то увидим значительное расхождение в результатах.

В рис. 2 мы привели вначале три опыта, предшествовавшие опыту со „сшибкой“, на которых можно уяснить себе картину желчевыделения, бывшего во время установившегося стереотипа в экспериментальной обстановке. В результате двукратной „сшибки“ мы получили некоторое снижение в течение двух первых опытов (№№ 67 и 68) количества выделения, да кроме того удлинение латентного периода до 18 мин. в первом опыте, поставленном после опыта со „сшибкой“. Никаких других существенных отклонений от обычной картины желчевыделения мы на этот раз не имели.

В особенности поражает это удивительное сходство друг с другом кривых в течение всего пятичасового периода наблюдения с максимумом в первый час и с более или менее равномерным снижением в последующие.

Если мы теперь сопоставим количества желчи, выделившиеся по 15-минутным периодам в течение первого часа, то и в данном случае различие в том воздействии, какое было произведено „сшибкой“, оказалось отличным при первом применении от повторного. Из приводимой ниже табл. 2 мы видим, что влияние первой „сшибки“ было и более глубоким и более длительным, чем второй. Этот факт имеет немаловажное значение, так как указывает на известную степень зависимости рефлекторной деятельности желчевыводящих путей от состояния коры больших полушарий (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

| № опыта        | Выделение желчи за каждые 15 мин.<br>(в см <sup>3</sup> ) |    |    |   | Примечания                                                          |
|----------------|-----------------------------------------------------------|----|----|---|---------------------------------------------------------------------|
|                | 1                                                         | 2  | 3  | 4 |                                                                     |
| 43<br>(сшибка) | 7                                                         | 3  | 2  | 4 | Условный рефлекс на $M_{160}$ в конце опыта упал до нуля            |
| 44             | 6                                                         | 8  | 7  | 6 | Дифференцировка растормозилась, рефлекс поднялся                    |
| 45             | 0                                                         | 3  | 5  | 2 | Рефлексы значительно упали, в особенности на $M_{160}$              |
| 46             | 10                                                        | 8  | 6  | 5 | Рефлексы поднялись в первой половине опыта, а во второй упали       |
| 47             | 9                                                         | 12 | 7  | 9 | Рефлексы поднялись, но дифференцировка снова немного растормозилась |
| 48             | 2                                                         | 5  | 12 | 5 | Дифференцировка вновь немного растормозилась                        |

Продолжение

| № опыта                   | Выделение желчи за каждые 15 мин.<br>(в см <sup>3</sup> ) |     |     |     | Примечания                                                                                                                    |
|---------------------------|-----------------------------------------------------------|-----|-----|-----|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                           | 1                                                         | 2   | 3   | 4   |                                                                                                                               |
| 49                        | 3                                                         | 0   | 4   | 3   | Дифференцировка стала нулевой, рефлексы достигли почти нормального уровня                                                     |
| 67<br>(сшибка двукратная) | 13                                                        | 4,5 | 0,5 | 1   | Величина условного рефлекса остается неизменной                                                                               |
| 68                        | 0                                                         | 7   | 4,5 | 4,5 | Уровень условного рефлекса резко колеблется, падение рефлекса на M <sub>160</sub> в некоторых случаях (после дифференцировки) |
| 69                        | 3                                                         | 6,5 | 6,5 | 4   | Дифференцировка немного растормозилась, рефлексы менее резко колеблются                                                       |
| 70                        | 12                                                        | 7   | 4,5 | 6,5 | Дифференцировка нулевая                                                                                                       |
| 71                        | 7                                                         | 3   | 2,5 | 3,5 | Нормальная картина условно-рефлекторной деятельности                                                                          |

Вышеприведенные данные показали нам, что по результатам „сшибок“ нашу собаку необходимо причислить к сильному, уравновешенному типу и что получение длительного невротического состояния у такого животного явится трудным делом. Некоторое отклонение в условнорефлекторной деятельности, обнаруженное вслед за „сшибками“, не говорит против нашего заключения, так как даже такое сильное и уравновешенное животное, каким был „Валет“ П. С. Купалова (5), все же при известных трудных условиях обнаруживало некоторые нарушения в условнорефлекторной работе с последующим восстановлением нормальных отношений без каких-либо признаков невротического характера.

Зато тем более интересными являются те длительные отклонения в картине выхода желчи, какие вызвало применение „сшибки“ в особенности в первый раз.

Нет никаких сомнений в том, что мы эти отклонения имели в связи с произведенными „сшибками“, потому что сравнение опытов до и после „сшибок“ всякий раз убеждало нас в наличии этой связи.

Поэтому приведенные данные делают для нас возможным прийти к выводу о том, что нарушение стереотипа, вызванное „сшибкой“, помимо отклонения в условно-рефлекторной деятельности, имеет своим последствием ряд дискинетических явлений в характере выделения желчи на еду молока.

Поступило в редакцию  
22 января 1936 г.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Петрова М. К. Архив биологических наук, 1925, т. XXV. — 2. Головина В. П. Неопубликованные данные. — 3. Введенский В. И., Рысс С. М. и Усиевич М. А. Физ. ж. СССР, 1935, т. XIX, № 6. — 4. Фурсиков Д. С. Архив биол. наук., 1923, т. XXIII, в. 1—3. — 5. Купалов П. С. Физ. ж. СССР, 1935, т. XIX, в. 5.

## THE FUNCTION OF THE CEREBRAL CORTEX AND THE VITAL INTERNAL ORGANS.

5-th communication. The influence of artificial collision of the excitation and inhibition process („Clash“) on the secretion of bile

By *M. A. Usievich*

Physiological Laboratory, Gorky' Agricultural Institute

One author investigated the relation between the collisions of excitation and inhibition in the cerebral cortex and the characteristics of bile secretion on presentation of milk.

The interaction has proved to be quite obvious. The effect was particularly marked for the first collision tried.

The curve of bile secretion during some of the tests showed a clear tendency toward discynesia.

---



## УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МЕЛКИХ ПТИЦ И ГОЛУБЕЙ

*Н. С. Харченко*

Из физиологической лаборатории (зав. — проф. В. М. Архангельский) Днепропетровского медицинского института

В связи с разрабатываемой в нашей лаборатории проблемой эволюции функции коры больших полушарий мне было предложено проф. В. М. Архангельским приступить к изучению высшей нервной деятельности птиц.

Поповым были отмечены следующие особенности условнорефлекторной деятельности голубей:

1. Пищевые условные рефлексы вырабатываются быстрее оборонительных.
2. Условные рефлексы никогда не устанавливаются сразу после появления; отмечаются периоды появления их и исчезновения.

Пищевые рефлексы дают менее выраженную волнообразность.

3. В период появления условного рефлекса индифферентные ранее раздражители даже с других анализаторов начинают вызывать эффект — иногда очень сильный.

4. Дифференцировка звука дается голубю довольно легко. Однако прочность дифференцировки не всегда надежная. Наблюдается волнообразность течения. Условный тормоз вырабатывается сравнительно легко. В угасании наблюдается существенное различие по сравнению с собаками, — сонного торможения не наблюдается.

Удаление коры уничтожает все ранее выработанные рефлексы и не дает возможности выработки новых. Удаление как задних, так и передних половин большого мозга не уничтожает способности образовывать рефлексы с разных анализаторов.

Завадовский и Рохлина вырабатывали условные пищевые рефлексы у петухов на метроном, звонок и свет. Петух помещался в клетке с окошечками, регистрировались в секундах латентный период и двигательная реакция петуха по направлению к кормушке. У петуха условные рефлексы (в противоположность данным Попова на голубях) вырабатывались очень быстро — с 3—10-го дня работы. В дальнейшем они очень устойчивы. Угасание давалось с трудом, даже сорока применений раздражителя без подкрепления не было достаточно для полного угашения. Удавалось вырабатывать также пространственную дифференцировку на разные окна клетки, беря различные слуховые раздражители. Вырабатывалась дифференцировка на метроном-40, при положительном рефлексе на метроном-100. В этих случаях получается точная, но не вполне устойчивая дифференцировка.

Рохлина отмечает, что у кур после 6-месячного перерыва в работе — с первого же дня возобновления опытов появилась активная двигательная реакция на все сигналы, но дифференцировки большей частью были нарушены. Применение сильного раздражителя — метронома — и образование на него второго условного рефлекса усиливали и уточняли первый условный рефлекс на свет. Условные рефлексы у кур носят волнообразный характер и значительно менее устойчивы, чем условные рефлексы у петухов.

Неопубликованные данные Воронина (из нашей лаборатории), работавшего на голубях, в существенных чертах совпадают с результатами Попова.

Тюмянцевым в нашей лаборатории получен ряд рефлексов на звук у голубей, лишенных глаз. Он считает, что у таких голубей рефлексы вырабатываются в более короткий срок.

Желая выявить, существуют ли характерные особенности условнорефлекторной деятельности у различных видов птиц, мы поставили опыты с рядом видов певчих птиц и голубей.

## Методика

Для исследования мы пользовались собственной методикой, отличающейся от методики предыдущих авторов и имеющей, на наш взгляд, значительные преимущества (рис. 1). Подопытная птица находилась в камере и была изолирована от экспериментатора. В камере устанавливалась кормушка, прикрепленная на плоском резиновом баллоне. Открытие и закрытие кормушки отмечались с помощью электроотметчика. Усаживание птицы на кормушку или соскакивание с нее отмечались также на барабане с помощью воздушной передачи.

В качестве раздражителей мы употребляли звук (метроном) и свет (электролампы) в 200, 100, 40 и 25 ватт при 120 вольтх переменного тока в сети. Лампы укреплялись на стенке камеры. Кормушка стояла перед ними. Лампы через разные промежутки времени переставлялись. Вся остальная аппаратура, — регистрирующие приборы, электропроводка, ключи, реостаты и прочее, — находилась вне камеры.<sup>1</sup> Наблюдения за птицей велись через окошечко в стенке

камеры. Латентный период измерялся в секундах. После дачи условного раздражителя регистрировалось время, через которое птица вскакивала на кормушку. Время изолированного действия условного раздражителя всегда равнялось 10 секундам, по истечении его кормушка открывалась и давалось подкрепление. Все эти моменты, как указывалось выше, автоматически отмечались на кимографе.

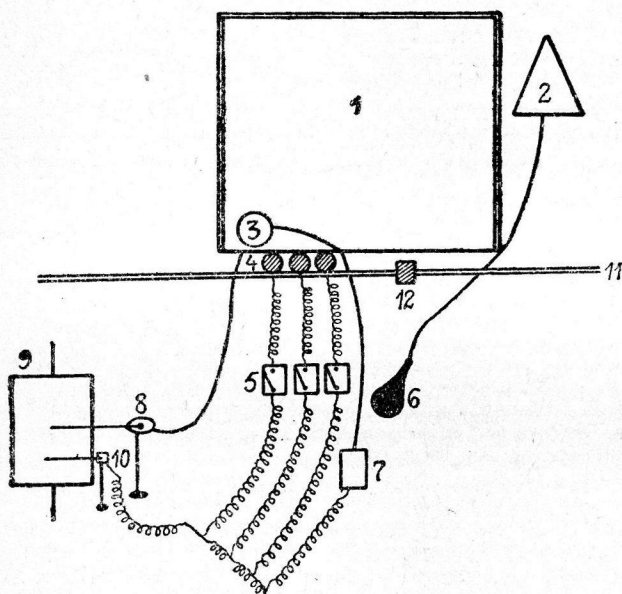


Рис. 1. Схема установки: 1 — камера; 2 — метроном; 3 — кормушка; 4 — лампы; 5 — ключи; 6 — груша к метроному; 7 — ключ к кормушке; 8 — мареевская капсула; 9 — кимограф; 10 — отметчик времени; 11 — стена, отделяющая экспериментатора; 12 — окно для наблюдения.

Под наблюдением у нас находилось 5 щеглов (две самки и 3 самца), 3 воробья (самцы), 2 дубоноса (самец и самка), 2 чижа (самцы) и 3 голубя (2 самца и 1 самка).

## Певчие птицы и воробьи

Произведя исследования с разными видами зерноядных птиц, мы вопреки нашим ожиданиям не получили на птицах, легче привыкающих к неволе, как щегол и чиж более быстрого образования рефлексов по сравнению с воробьями, которые плохо приручаются, хотя и хорошо переносят неволю.

В среднем мы работали с отдельными экземплярами птиц от 2 до 6 мес. Начали мы выработку рефлексов со светового раздражителя — лампы в 60 ватт. Рефлексы вырабатывались всего быстрее у воробьев (на 30—40-м сочетании), затем у чижей и дубоносов (на 40—50 сочетании) и наконец у щеглов (на 70—80-м сочетании). Но во всех случаях необходимо отметить явления „волнообразности“ появления рефлекса, — момент, отмеченный Поповым при выработке им условных рефлексов у голубей. Вначале рефлексы были очень непостоянны, более или менее устойчивыми они становились, начиная

<sup>1</sup> Камера не защищала от звука и света в комнате, но экспериментатор и его движения для птицы не были видны.

с 100—120-го сочетания. Однако при перерыве в работе в течение нескольких дней устойчивость рефлексов нарушалась, латентный период удлинялся (с 2—3 до 8—10 сек.) и возвращался к норме после 10—12 сочетаний.

Раз установившийся рефлекс не исчезал даже и после длительного перерыва. Однако восстанавливался он не так быстро. Так, например, после перерыва в 2—3 мес. восстановление наблюдалось через 18—20 сочетаний. Если мы начинали с выработки рефлекса, беря за условный раздражитель лампу в 20 ватт, то рефлекс вырабатывался с 18—20 сочетания у чижей и дубоносов, и с 24—30 у щеглов.

На резкое изменение силы света можно было сравнительно легко выработать дифференцировку; например при положительном условном рефлексе на силу света в 60 ватт, выработка дифференцировки на 25 ватт обычно не удавалась, в то время как при положительном условном рефлексе на 200 ватт дифференцировка на 100 ватт получалась сравнительно легко, хотя и была не особенно устойчивая и прочная (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1  
Опыт № 8 4/X 1935 г. Чиж-В

| Время опыта         | Число сочетаний | Сила электро- лампы (в ваттах) | Время действия раздраж. (в сек.) | Время реакции (в сек.) |
|---------------------|-----------------|--------------------------------|----------------------------------|------------------------|
| 15 ч. 45 с. . . . . | 31              | 200                            | 10                               | 7                      |
| 15 „ 50 „ . . . . . | 32              | 200                            | 10                               | 4                      |
| 15 „ 56 „ . . . . . | 4               | 100                            | 10                               | 0                      |
| 16 „ 05 „ . . . . . | 33              | 200                            | 10                               | 3                      |
| 16 „ 15 „ . . . . . | 5               | 100                            | 10                               | 0                      |
| 16 „ 22 „ . . . . . | 34              | 200                            | 10                               | 3                      |

Затем мы попробовали перейти к звуковому раздражителю (метроному). Метроном устанавливался вблизи клетки. Вначале получалось значительное возбуждение птиц, выражавшееся в том, что они начинали метаться по клетке, биться о прутья и пр. На воробьях это было менее заметно. Вследствие этого нам пришлось удалить метроном от клетки на расстояние метра, но несмотря на это звук метронома вызывал сильное двигательное возбуждение птиц. Интересно отметить, что после применения метронома наблюдалось отсутствие ранее установленного рефлекса на свет; правда, после первых немногих сочетаний он вновь появлялся и постепенно возвращался к норме. В дальнейшем птицы привыкали к шуму метронома, быстро успокаивались при его действии, но все же, несмотря на большое число сочетаний, нам не удалось получить устойчивого рефлекса.

Таким образом мы можем констатировать, что у ряда мелких птиц могут быть выработаны устойчивые положительные условные рефлексy и что отрицательные условные рефлексy (дифференцировки) вырабатываются с трудом и не отличаются четкостью и устойчивостью.

## Голуби

Аналогичные опыты мы поставили также на голубях. Метод регистрации был видоизменен. Отметка на кимографе производилась путем воздушной передачи с баллона, стоящего перед кормушкой. У голубей вырабатывались положительные условные рефлексы на свет электроламп в 40 и 200 ватт. Дифференцировками к ним был свет в 25 и 100 ватт. При положительном условном рефлексе на свет в 40 ватт, дифференцировка на свет в 25 ватт не вырабатывалась, на свет в 100 ватт вырабатывалась, но не была стойкой. Дифференцировка на свет в 100 ватт, при положительном условном рефлексе на свет в 200 ватт, вырабатывалась легче, но устойчивостью также не отличалась (табл. 2).

При сравнении данных, полученных на голубях, с предыдущими, получается впечатление, что у голубей дифференцировки вырабатываются с большей легкостью. Здесь мы должны отметить, в противоположность тому что наблюдается у собак, что при длительных перерывах у всех исследованных нами видов птиц условные рефлексы нарушаются чрезвычайно сильно до полного исчезания; их приходится вырабатывать вновь, причем, повидимому, выработка требует значительно меньше усилий, чем вначале. Особых различий в скорости выработки рефлекса и стойкости его у самцов и самок нам установить не удалось.

ТАБЛИЦА 2

Опыт № 23 31/V 1935 г. Голубь-А

| Время                | Число сочетаний | Сила лампы (в ваттах) | Время действия раздраж. (в сек.) | Время реакции (в сек.) |
|----------------------|-----------------|-----------------------|----------------------------------|------------------------|
| 18 ч. — мин. . . . . | 97              | 40                    | 10                               | 10                     |
| 18 „ 5 „ . . . . .   | 15              | 100                   | 10                               | 0                      |
| 18 „ 12 „ . . . . .  | 98              | 40                    | 10                               | 10                     |
| 18 „ 20 „ . . . . .  | 16              | 100                   | 10                               | 0                      |
| 18 „ 28 „ . . . . .  | 99              | 40                    | 10                               | 3                      |
| 18 „ 35 „ . . . . .  | 3               | 200                   | 10                               | 4                      |
| 18 „ 42 „ . . . . .  | 100             | 100                   | 10                               | 0                      |

Затем нами были поставлены опыты с условным раздражителем на звук — метронома (120 ударов в минуту). При пуске метронома вначале, в течение первых пяти-шести сочетаний, получалась очень бурная реакция со стороны голубя, который суетился, бегал по клетке, хлопал крыльями и пр. Птица находилась в таком возбужденном состоянии, пока действовал раздражитель. Интересно, что как и у певчих птиц, при применении после этого раздражителя, на который уже был выработан рефлекс (например на свет), не получалось обычной реакции. Голубь сидит, нахохлившись, в углу клетки и совершенно не реагирует на раздражитель. Это надо приписать тормозному влиянию метронома. В дальнейшем, по мере привыкания голубя к звуку метронома, такое состояние постепенно



проходило. Реакция на метроном становилась меньше, голубь вел себя спокойнее и, начиная с 12—16-го сочетания, устанавливался рефлекс. В то же время исчезало тормозное влияние метронома на световой рефлекс.

ТАБЛИЦА 3  
Опыт № 38 4/X 1935 г. Голубь-А

| Время                 | Число сочетаний | Сила лампы (в ваттах) | Метроном | Время действия раздражений (в сек.) | Время реакции (в сек.) |
|-----------------------|-----------------|-----------------------|----------|-------------------------------------|------------------------|
| 16 ч. 59 мин. . . . . | 151             | 40                    | —        | 10                                  | 3                      |
| 17 „ 5 „ . . . . .    | 152             | 40                    | —        | 10                                  | 2                      |
| 17 „ 15 „ . . . . .   | 13              | —                     | 120      | 10                                  | 6                      |
| 17 „ 25 „ . . . . .   | 153             | 40                    | —        | 10                                  | 7                      |
| 17 „ 36 „ . . . . .   | 11              | 200                   | —        | 10                                  | 3                      |
| 17 „ 41 „ . . . . .   | 154             | 40                    | —        | 10                                  | 2                      |
| 17 „ 50 „ . . . . .   | 11              | 100                   | —        | 10                                  | 0                      |
| 18 „ 00 „ . . . . .   | 14              | —                     | 120      | 10                                  | 5                      |
| 18 „ 8 „ . . . . .    | 12              | 100                   | —        | 10                                  | 0                      |

Таким образом у голубей и на звук рефлекс получается легче, чем у мелких птиц.

### Опыты с хроматическими раздражителями

Исследований реакций птиц на хроматические<sup>1</sup> и ахроматические цвета имеется немного.

Наиболее ранние исследования Köhler над реакциями кур на ахроматические цвета касались вопроса об образовании рефлексов на соотношение оттенков.

Он давал курам клевать корм на двух разного ахроматического цвета бумагах (темно-серой, светло-серой и др.).

Беритов и Чичинадзе также изучали реакции кур на ахроматические раздражители, давая корм в разных ящиках одного ахроматического ряда. Оказалось, что куры легко приучаются брать корм из ящика определенного оттенка. Абуладзе изучал реакцию голубей на различные хроматические цвета. В камере через отверстие, устроенное так, что пучок света от лампы в 100 свечей мог проходить через различно окрашенные стекла: на противоположной стороне ящика получалось цветное пятно диаметром в 10 см, служившее раздражителем. Перед ним помещалась кормушка. Рефлекс на красный цвет получался с 45—50-го сочетания. Дифференцировка на фиолетовый цвет получалась с 15—17-го сочетания; так же легко получалась дифференцировка и на другие цвета. Абуладзе считает, что разно окрашенные стекла дают у голубей точно соответствующую реакцию, хотя здесь, как он указывает, возможно, дело не в различной преломляемости лучей, а в действии разной интенсивности освещения.

Нами была поставлена серия опытов для выяснения возможности различения цветов певчими птицами и голубями.

Методика наших исследований была следующая: перед клеткой мы ставили электролампочки разных цветов, силой каждая в 60 ватт. Места лампочек через произвольные и всегда разные сроки менялись. Перед лампочками находилась кормушка, которая открывалась при включении нужного цветового раздражителя, что регистрировалось на кимографе, с помощью воздушной передачи, как и в предыдущей серии опытов.

<sup>1</sup> Хроматическими цветами мы называем, согласно предложению Американской комиссии изучения вопросов колориметрии, цвета спектра, а ахроматическими — комплекс бело-серо-черных цветов.

Певчие птицы. Вначале мы взяли в качестве положительного раздражителя желтый цвет. При первых сочетаниях получалось легкое вздрагивание птицы, она оборачивалась на источник света, затем успокаивалась. Через 10—12 сочетаний получалась положительная реакция, но закрепить данный рефлекс, несмотря на большое число сочетаний, не удавалось. По отношению к другим цветам выработать стойких рефлексов также не удавалось. К сожалению, опытов этого рода нами было поставлено сравнительно мало, и поэтому делать выводы считаем преждевременным.

Голуби. На голубях мы начали с положительного раздражителя на зеленый цвет. Рефлекс появился на 13—15-м сочетании и укрепился на 17—18-м сочетании. В дальнейшем мы вырабатывали диффе-

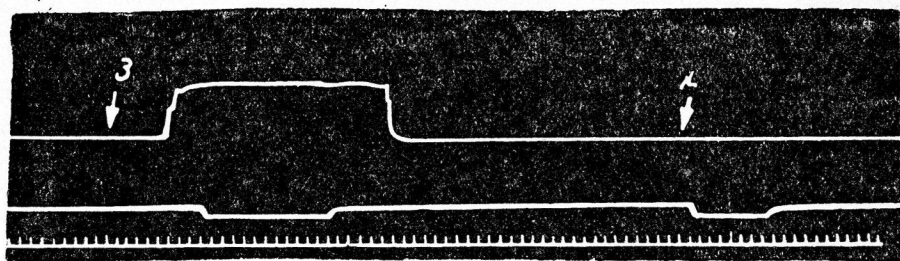


Рис. 2. Опыт № 31. з—зеленый цвет (активный раздражитель), к—красный цвет (дифференцированный раздр.).

ренцировки на синий и красный цвета. На красный цвет дифференцировка появлялась с 17—18-го сочетания и укреплялась с 22—24-го сочетания, на синий появлялась на 15—16-м сочетании и укреплялась на 19—20-м сочетании (табл. 4, рис. 2).

ТАБЛИЦА 4

Опыт № 31 7/XII 1935 г. Голубь-С

| Время        | Число сочетаний              | Активный раздражитель | Дифференцированный раздражитель | Время действия раздражителя (в сек.) | Реакция раздражения (в сек.) |
|--------------|------------------------------|-----------------------|---------------------------------|--------------------------------------|------------------------------|
| 11 ч. 2 мин. | 49 <sup>3</sup> <sub>4</sub> | —                     | Синий                           | 12                                   | 0                            |
| 11 „ 10 „    | 109                          | Зеленый               | —                               | 20                                   | 7                            |
| 11 „ 17 „    | 32                           | —                     | Красный                         | 13                                   | 0                            |
| 11 „ 23 „    | 110                          | Зеленый               | —                               | 28                                   | 3                            |
| 11 „ 31 „    | 50                           | —                     | Синий                           | 14                                   | 0                            |
| 11 „ 40 „    | 111                          | Зеленый               | —                               | 26                                   | 4                            |
| 11 „ 45 „    | 51                           | —                     | Синий                           | 10                                   | 0                            |
| 11 „ 51 „    | 112                          | Зеленый               | —                               | 20                                   | 5                            |
| 11 „ 59 „    | 33                           | —                     | Красный                         | 8                                    | 0                            |
| 12 „ 07 „    | 52                           | —                     | Синий                           | 12                                   | 0                            |
| 12 „ 20 „    | 113                          | Зеленый               | —                               | 21                                   | 7                            |
| 12 „ 27 „    | 34                           | —                     | Красный                         | 7                                    | 0                            |

Таким образом мы видим, что рефлексy на цветовые раздражители вырабатываются сравнительно легко, причем дифференцировки получают также быстро. Хотя мы не исследовали всю гамму цветов, но все же наш материал дает нам известную возможность подтвердить заключение Абуладзе.

Наши данные не дают решения вопроса о способности птиц различать специальные цвета. Возможность образования дифференцировок на разные цвета можно объяснить различием в их интенсивности, и мы скорее склоняемся к мысли, что главную роль здесь играет именно интенсивность, а не длина волны (цвет).

### Выводы

1. Условные рефлексy у певчих птиц (щеглов, чижей и дубоносов) и воробьев на световой раздражитель (электролампу в 60 ватт) вырабатываются довольно хорошо, причем у воробьев они вырабатываются на 30—40-м сочетании, у чижей и дубоносов на 40—50-м и у щеглов на 70—80-м сочетании.

2. Дифференцировки у мелких птиц образуются, но не отличаются стойкостью, что указывает на слабость тормозного процесса.

3. У голубей образуются рефлексy на свет и на звук, причем образующиеся дифференцировки, как и у мелких птиц, не отличаются особой точностью.

4. Опыты с хроматическими цветными раздражителями на певчих птицах дали отрицательный результат, но в виду недостаточного количества опытов мы не можем сделать окончательного вывода относительно способности указанных птиц различать хроматические цвета.

5. У голубей получается различение хроматических цветов, но остается невыясненным, не зависит ли это в действительности от разности интенсивности освещения.

6. У птиц (в пределах исследованных нами видов) реакции возбуждения преобладают над реакциями торможения.

В заключение выражаю искреннюю благодарность глубокоуважаемому проф. В. М. Архангельскому за предоставление темы и ценное руководство при выполнении работы.

Поступило в редакцию  
7 февраля 1936 г.

### ЛИТЕРАТУРА

- Абуладзе. Русск. физ. журн., 1929, т. XII, в. 1. — Беритов и Чичинадзе. Труды биол. сектора Закавказского филиала Акад. наук, 1934, т. I. — Воронин А. Г. Неопубл. данные. — Завадовский и Рохлина Мед.-биол. журн., 1927, в. 3, 53. — Köhler. Optische Untersuch. am Schimp und Haushuhn. Abhdlg. d. Preuss. Ak. d. Wiss. — Sahrg. 1915, Phys. Mathr. Kcl. № 2. — Попов. Труды II Всесоюзного съезда физиол., 1926; Труды II Всесоюзного съезда физиол., 1928. — Рохлина. Журн. экспер. биол. и мед., 1929, т. XIII, № 35—36; 1928, XX, № 25, Журн. экспер. биол. и мед., 1928, т. X, № 25. — Тюмянцев. Днепронетр. мед. журн., 1930, № 5—6; Труды IV. Всесоюзного съезда физиол. 1930.

## DIE BEDINGT-REFLEKTORISCHE TÄTIGKEIT BEI KLEINEN VÖGELN UND TAUBEN

*Von N. S. Chartschenko*

Aus dem physiologischen Laboratorium (Leiter — Prof. W. M. Archangelski), des medizinischen Institutes in Dnjepropetrowsk

1. Bedingte Reflexe auf Lichtreize (elektrische 60-Watt-Lampe) lassen sich bei Singvögeln (Stieglitz, Zeisig und Gränfink) und Sperlingen recht gut ausarbeiten, und zwar bei Sperlingen nach 30—40 Proben, bei Zeisigen und nach 40—50 und bei Stieglitzen nach 70—80 Proben.

2. Differenzierungen lassen sich bei kleinen Singvögeln ausbilden, sie sind aber nicht sehr beständig, was auf Schwäche des Hemmungsprozesses hinweist.

3. Bei Tauben lassen sich Reflexe auf Licht und Ton ausarbeiten, die gebildeten Differenzierungen sind aber ebenso wie bei kleinen Singvögeln nicht sehr genau.

4. Versuche mit chromatischen, farbigen Reizen gaben bei Singvögeln negative Resultate; da die Zahl der Versuche jedoch nicht gross genug ist, lässt sich noch kein endgültiger Schluss ziehen, wie weit die genannten Vögel in der Lage sind, verschiedene chromatische Farben zu unterscheiden.

5. Bei Tauben lässt sich ein Unterschied der chromatischen Farben erhalten; es ist jedoch noch nicht geklärt, ob das nicht vielleicht von verschiedener Bestrahlungsintensität abhängt.

6. Bei Vögeln oder wenigstens bei den von uns untersuchten Arten überwiegt die Erregungsreaktion gegenüber der Hemmungsreaktion.

---



ОПЫТ ВЫРАБОТКИ СЕНСОРНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ  
У ЧЕЛОВЕКА

А. И. Богословский

Из лаборатории психофизиологии ощущений Гос. ин-та психологии. Москва.

Мы наблюдали в течение нескольких дней за изменением в ходе кривой электрической чувствительности темноадаптированного глаза под влиянием светового раздражения другого глаза. „Засвет“ яркостью около 250 люксов на белом фоне производился всегда на протяжении 50-мин. бинокулярной темновой адаптации. Из нашей совместной с проф. С. В. Кравковым и Е. Н. Семеновской работы (7) уже известно, что „засвет“ в один из темноадаптированных глаз влечет за собой значительное повышение электрической чувствительности не только в „засвеченном“, но и в „незасвеченном“ глазу. На рис. 1 изображена обычная для такого опыта картина. <sup>1</sup>

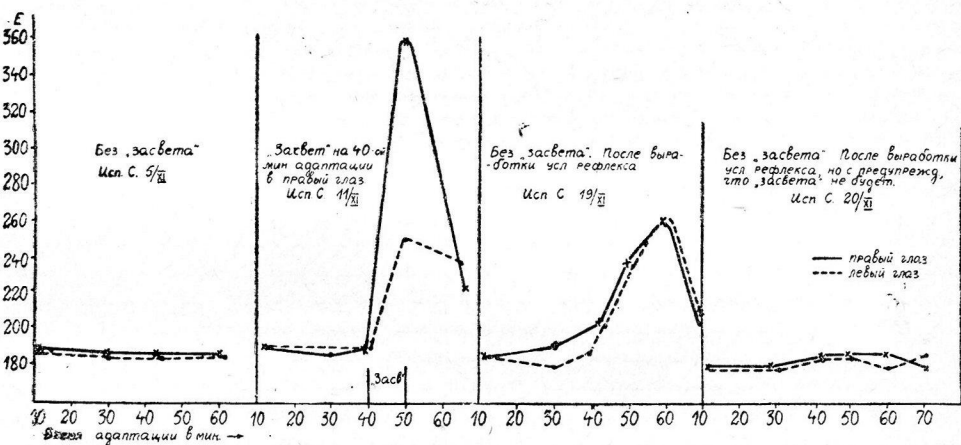


Рис. I

После нескольких подобных экспериментов мы обратили внимание на то, что ясное повышение электрочувствительности обнаруживается в обоих темноадаптированных глазах испытуемого уже за несколько минут до начала „засвета“.

Этот факт противоречил всему, что мы знали до сих пор о ходе электрической чувствительности глаза в процессе темновой адаптации. Из работ Achelis и Merkilow (2), Богословского (4, 5), Шика (15) и других известно, что электрическая чувствительность при темновой адаптации достигает минимума уже через 15—20 мин. после погружения в темноту, на этом уровне (или даже несколько снижаясь) она продолжает оставаться и при дальнейшем пребывании испытуемого в темноте (рис. 1).

<sup>1</sup> Во всех наших рисунках по оси ординат отложена чувствительность ( $E$ ) в условных единицах, по оси абсцисс — время в минутах. Чувствительность вычислена везде как величина обратная порогам, выраженным в микроамперах ( $1 \cdot 10^{-6}$  амп.) по формуле  $E = \frac{1}{S}$ , где  $S$  — величина порога, причем чувствительность, соответствующая порогу в  $10 \cdot 10^{-6}$  амп., принята за 1000.

Мало вероятно было допустить, что здесь мы имеем дело со случайными колебаниями чувствительности, так как при хорошей тренированности испытуемых мы добивались того, что все точки электрочувствительности, определенные после достижения полной темновой адаптации, т. е. через 10—15 мин. после погружения в темноту, укладывались на прямой без сколько-либо значительных отклонений. Против допущения случайности говорило также и то, что повышение чувствительности до „засвета“ наблюдалось у двоих испытуемых.

Допуская, что в нашем случае обнаружена некоторая „условная“ реакция электрической чувствительности глаза, связанная с „засветом“ производящимся всегда на 50-й мин. от начала темновой адаптации, мы и подвергли наблюдаемый факт более тщательной проверке.

### Методика

Методика измерения абсолютных порогов электрической чувствительности глаза применяемая нами, уже неоднократно подробно описана (4, 5, 6). В качестве источника тока нами применялась аккумуляторная батарея в 4 вольта. Сила тока регулировалась движковым реостатом в 26  $\Omega$  и реостатом, включенным как потенциометр в 80  $\Omega$ .

Измерения производились стрелочным гальванометром, позволявшим определять силу тока, проходящего через глаз испытуемого, с точностью до  $1,3 \cdot 10^{-6}$  ампера.

В качестве электродов применялись серебряные трубочки; одна из них была вделана в стеклянную ванночку (глазной электрод). Оба электрода для опытов наполнялись смоченной в воде ватой. Во время определения порогов электрической чувствительности первый электрод прикладывался к закрытому глазу, второй одевался на палец руки. Раздражения давались экспериментатором — ритмическим трехкратным включением и выключением тока. Эксперимент производился в комнате с черными стенами; в этой комнате испытуемый находился до начала опыта около 45—50 мин. адаптируясь к слабому свету (освещенность около 3—4 люксов).

В момент измерения свет в комнате тушили, — таким образом всегда определялись абсолютные пороги электрической чувствительности. Все испытуемые, принимавшие участие в опытах, были предварительно хорошо тренированы.

Повышение электрической чувствительности темноадаптированного глаза, как условный рефлекс на время, протекающее от начала темновой адаптации до обычного момента „засвета“.

После того как у одной испытуемой через 10 опытных дней с „засветом“, а у других через 7 таких же дней стало наблюдаться в ходе темновой адаптации повышение электрической чувствительности к тому времени, когда производился „засвет“, т. е. к 50-й мин. после погружения в темноту, мы, не предупредив испытуемых, на протяжении нескольких экспериментов в обычное время „засвета“ не производили.

Оказалось, однако, что и при таких условиях в минуты, когда обычно делали „засвет“, происходило совершенно определенное и значительное повышение электрической чувствительности, которая по прошествии некоторого времени вновь снижалась до прежнего уровня.

После нескольких опытных дней без „засвета“ обнаружилось явное уменьшение этой индивидуально-приобретенной реакции. Раньше повышение чувствительности прошло у П., потом у С. После пяти дней без „засвета“ у П. и после шести дней таких же опытов у С. повышение чувствительности на 40—60-й мин. без „засвета“ уже больше не наблюдалось, кривые темновой адаптации приняли прежний характер.

На табл. 1 и 2 даны сводные результаты этой серии опытов.

Выработка условно-рефлекторного повышения электрической чувствительности глаза на 50-й мин. от начала темновой адаптации

Испыт. П., 34 л.

| Дата<br>опытов  | Время от начала темновой адаптации (в мин.) |            |            |            |            |            |        |            |            |            |        |            |            |            |            |            |        |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|-----------------|---------------------------------------------|------------|------------|------------|------------|------------|--------|------------|------------|------------|--------|------------|------------|------------|------------|------------|--------|--|---|--|---|--|--|---|--|--|---|--|--|---|--|--|---|--|--|---|--|
|                 | 1                                           | 10         | 20         | 25         | 30         | 35         | 40     | 45         | 50         | 53         | 55     | 60         | 65         | 70         | 75         | 80         | 85     |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
| 7/IX<br>1935 г. | 171<br>175                                  | 140<br>137 | 115<br>119 | —<br>—     | —<br>—     | 113<br>113 | —<br>— | —<br>—     | 113<br>113 | —<br>—     | —<br>— | 113<br>113 | —<br>—     | 113<br>113 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | Т                                           |            |            | е          |            |            | м      |            |            | н          |        |            | о          |            |            | т          |        |  | а |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
| 9/IX            | 171<br>171                                  | 125<br>125 | 125<br>119 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 119<br>115 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 140<br>149 | 129<br>111 | 113<br>125 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | Т                                           |            |            | е          |            |            | м      |            |            | н          |        |            | о          |            |            | т          |        |  | а |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | „Засвет“                                    |            |            |            |            |            |        |            |            |            |        |            |            |            |            |            |        |  | Т |  | е |  |  | м |  |  | н |  |  | о |  |  | т |  |  | а |  |
| 11/IX           | 171<br>171                                  | 117<br>115 | 117<br>117 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 117<br>115 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 175<br>160 | 149<br>149 | 125<br>127 | 115<br>125 | —<br>—     | —<br>— |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | Т                                           |            |            | е          |            |            | м      |            |            | н          |        |            | о          |            |            | т          |        |  | а |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | „Засвет“                                    |            |            |            |            |            |        |            |            |            |        |            |            |            |            |            |        |  | Т |  | е |  |  | м |  |  | н |  |  | о |  |  | т |  |  | а |  |
| 13/IX           | 171<br>167                                  | 119<br>117 | —<br>—     | 113<br>113 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 113<br>115 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 163<br>149 | —<br>—     | 132<br>129 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | Т                                           |            |            | е          |            |            | м      |            |            | н          |        |            | о          |            |            | т          |        |  | а |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | „Засвет“                                    |            |            |            |            |            |        |            |            |            |        |            |            |            |            |            |        |  | Т |  | е |  |  | м |  |  | н |  |  | о |  |  | т |  |  | а |  |
|                 | 167<br>167                                  | 113<br>111 | 113<br>113 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 113<br>113 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 175<br>160 | —<br>—     | 132<br>132 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | Т                                           |            |            | е          |            |            | м      |            |            | н          |        |            | о          |            |            | т          |        |  | а |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | „Засвет“                                    |            |            |            |            |            |        |            |            |            |        |            |            |            |            |            |        |  | Т |  | е |  |  | м |  |  | н |  |  | о |  |  | т |  |  | а |  |
| 15/IX           | 163<br>163                                  | 115<br>113 | —<br>—     | 109<br>109 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | —<br>—     | 109<br>109 | —<br>—     | —<br>— | —<br>—     | 181<br>160 | —<br>—     | 117<br>127 | —<br>—     | —<br>— |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | Т                                           |            |            | е          |            |            | м      |            |            | н          |        |            | о          |            |            | т          |        |  | а |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | „Засвет“                                    |            |            |            |            |            |        |            |            |            |        |            |            |            |            |            |        |  | Т |  | е |  |  | м |  |  | н |  |  | о |  |  | т |  |  | а |  |
| 17/IX           | 221<br>214                                  | 149<br>149 | 149<br>149 | —<br>—     | —<br>—     | 153<br>153 | —<br>— | —<br>—     | 149<br>151 | —<br>—     | —<br>— | —<br>—     | 181<br>181 | —<br>—     | 179<br>179 | —<br>—     | —<br>— |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | Т                                           |            |            | е          |            |            | м      |            |            | н          |        |            | о          |            |            | т          |        |  | а |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | „Засвет“                                    |            |            |            |            |            |        |            |            |            |        |            |            |            |            |            |        |  | Т |  | е |  |  | м |  |  | н |  |  | о |  |  | т |  |  | а |  |
| 19/IX           | 167<br>167                                  | 125<br>125 | 117<br>113 | —<br>—     | 113<br>113 | —<br>—     | —<br>— | 113<br>113 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 163<br>163 | —<br>—     | 160<br>160 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | Т                                           |            |            | е          |            |            | м      |            |            | н          |        |            | о          |            |            | т          |        |  | а |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | „Засвет“                                    |            |            |            |            |            |        |            |            |            |        |            |            |            |            |            |        |  | Т |  | е |  |  | м |  |  | н |  |  | о |  |  | т |  |  | а |  |
| 21/IX           | 198<br>198                                  | 125<br>125 | 119<br>119 | —<br>—     | 125<br>125 | —<br>—     | —<br>— | —<br>—     | 119<br>119 | —<br>—     | —<br>— | —<br>—     | 181<br>181 | —<br>—     | 175<br>179 | —<br>—     | —<br>— |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | Т                                           |            |            | е          |            |            | м      |            |            | н          |        |            | о          |            |            | т          |        |  | а |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | „Засвет“                                    |            |            |            |            |            |        |            |            |            |        |            |            |            |            |            |        |  | Т |  | е |  |  | м |  |  | н |  |  | о |  |  | т |  |  | а |  |
| 23/IX           | 171<br>171                                  | 115<br>115 | 115<br>115 | —<br>—     | 115<br>115 | —<br>—     | —<br>— | —<br>—     | 113<br>113 | —<br>—     | —<br>— | —<br>—     | 181<br>167 | 142<br>171 | 125<br>149 | —<br>—     | —<br>— |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | Т                                           |            |            | е          |            |            | м      |            |            | н          |        |            | о          |            |            | т          |        |  | а |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | „Засвет“                                    |            |            |            |            |            |        |            |            |            |        |            |            |            |            |            |        |  | Т |  | е |  |  | м |  |  | н |  |  | о |  |  | т |  |  | а |  |
| 26/IX           | 171<br>171                                  | 122<br>122 | —<br>—     | 119<br>119 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | —<br>—     | 127<br>127 | —<br>—     | —<br>— | 203<br>203 | —<br>—     | 203<br>203 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | Т                                           |            |            | е          |            |            | м      |            |            | н          |        |            | о          |            |            | т          |        |  | а |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | „Засвет“                                    |            |            |            |            |            |        |            |            |            |        |            |            |            |            |            |        |  | Т |  | е |  |  | м |  |  | н |  |  | о |  |  | т |  |  | а |  |
| 29/IX           | 181<br>181                                  | 122<br>125 | —<br>—     | —<br>—     | 122<br>125 | —<br>—     | —<br>— | 125<br>125 | —<br>—     | 132<br>132 | —<br>— | 137<br>137 | —<br>—     | 129<br>129 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | Т                                           |            |            | е          |            |            | м      |            |            | н          |        |            | о          |            |            | т          |        |  | а |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
| 2/X             | 181<br>181                                  | 117<br>117 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | 117<br>117 | —<br>— | 119<br>119 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 137<br>137 | —<br>—     | 119<br>119 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | Т                                           |            |            | е          |            |            | м      |            |            | н          |        |            | о          |            |            | т          |        |  | а |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
| 3/X             | 171<br>171                                  | 119<br>119 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | 119<br>119 | —<br>— | —<br>—     | 119<br>119 | —<br>—     | —<br>— | 132<br>132 | —<br>—     | 135<br>135 | —<br>—     | 125<br>119 | —<br>— |  |   |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |
|                 | Т                                           |            |            | е          |            |            | м      |            |            | н          |        |            | о          |            |            | т          |        |  | а |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |  |   |  |

| Дата<br>опытов   | Время от начала темновой адаптации (в мин.) |            |            |            |            |            |            |            |            |            |        |            |            |            |            |            |            |   |   |   |
|------------------|---------------------------------------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|--------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|---|---|---|
|                  | 1                                           | 10         | 20         | 25         | 30         | 35         | 40         | 45         | 50         | 53         | 55     | 60         | 65         | 70         | 75         | 80         | 85         |   |   |   |
| 5/X              | 171<br>171                                  | 119<br>119 | —<br>—     | 117<br>117 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | 117<br>117 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 125<br>125 | —<br>—     | —<br>—     | 119<br>119 | —<br>—     | —<br>—     |   |   |   |
|                  |                                             |            |            | Т          |            | е          |            | м          |            | н          |        | о          |            | т          |            | а          |            |   |   |   |
| 9/X              | 171<br>171                                  | —<br>—     | —<br>—     | 117<br>117 | —<br>—     | —<br>—     | 117<br>117 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 117<br>117 | —<br>—     | —<br>—     | 117<br>117 | —<br>—     | —<br>—     |   |   |   |
|                  |                                             |            |            | Т          |            | е          |            | м          |            | н          |        | о          |            | т          |            | а          |            |   |   |   |
| 19/X             | 163<br>163                                  | 125<br>125 | —<br>—     | 125<br>125 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | 125<br>125 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 125<br>125 | 125<br>125 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     |   |   |   |
|                  |                                             |            |            | Т          |            | е          |            | м          |            | н          |        | о          |            | т          |            | а          |            |   |   |   |
| Испыт. С., 44 л. |                                             |            |            |            |            |            |            |            |            |            |        |            |            |            |            |            |            |   |   |   |
| 13/IX            | 278<br>289                                  | 149<br>149 | —<br>—     | 156<br>151 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | 140<br>142 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 278<br>181 | —<br>—     | —<br>—     | 149<br>156 | —<br>—     | —<br>—     |   |   |   |
|                  | Т                                           | е          |            | м          | н          |            | о          | т          |            | а          |        | „Засвет“   |            | Т          | е          | м          | н          | о | т | а |
| 14/IX            | 289<br>278                                  | 153<br>149 | —<br>—     | 139<br>139 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | 139<br>139 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 400<br>208 | 250<br>198 | 153<br>175 | —<br>—     | 149<br>160 | —<br>—     |   |   |   |
|                  | Т                                           | е          |            | м          | н          |            | о          | т          |            | а          |        | „Засвет“   |            | Т          | е          | м          | н          | о | т | а |
| 15/IX            | 327<br>313                                  | 151<br>149 | —<br>—     | 139<br>139 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | 137<br>137 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 278<br>175 | —<br>—     | 181<br>163 | —<br>—     | 181<br>175 | —<br>—     |   |   |   |
|                  | Т                                           | е          |            | м          | н          |            | о          | т          |            | а          |        | „Засвет“   |            | Т          | е          | м          | н          | о | т | а |
| 17/IX            | 341<br>341                                  | 214<br>214 | —<br>—     | 175<br>175 | —<br>—     | 171<br>167 | —<br>—     | 171<br>171 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 250<br>250 | —<br>—     | —<br>—     | 259<br>242 | —<br>—     | —<br>—     |   |   |   |
|                  | Т                                           | е          |            | м          | н          |            | о          | т          |            | а          |        | „Засвет“   |            | Т          | е          | м          | н          | о | т | а |
| 19/IX            | 379<br>318                                  | 153<br>153 | 156<br>153 | —<br>—     | 151<br>151 | —<br>—     | —<br>—     | 153<br>156 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 327<br>313 | —<br>—     | 259<br>268 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     |   |   |   |
|                  | Т                                           | е          |            | м          | н          |            | о          | т          |            | а          |        | „Засвет“   |            | Т          | е          | м          | н          | о | т | а |
| 21/IX            | 327<br>343                                  | 198<br>198 | 175<br>175 | —<br>—     | 181<br>181 | —<br>—     | —<br>—     | 175<br>178 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 341<br>327 | 327<br>313 | —<br>—     | —<br>—     | 313<br>327 | —<br>—     |   |   |   |
|                  | Т                                           | е          |            | м          | н          |            | о          | т          |            | а          |        | „Засвет“   |            | Т          | е          | м          | н          | о | т | а |
| 23/IX            | 327<br>327                                  | 179<br>179 | 171<br>171 | —<br>—     | 171<br>171 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | 175<br>175 | —<br>—     | —<br>— | —<br>—     | 327<br>268 | —<br>—     | 198<br>234 | —<br>—     | —<br>—     |   |   |   |
|                  | Т                                           | е          |            | м          | н          |            | о          | т          |            | а          |        | „Засвет“   |            | Т          | е          | м          | н          | о | т | а |
| 26/IX            | 358<br>358                                  | 181<br>175 | —<br>—     | 181<br>179 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | 198<br>198 | —<br>—     | —<br>— | —<br>—     | 379<br>379 | —<br>—     | 379<br>379 | —<br>—     | —<br>—     |   |   |   |
|                  | Т                                           | е          |            | м          | н          |            | о          | т          |            | а          |        | „Засвет“   |            | Т          | е          | м          | н          | о | т | а |
| 29/IX            | 379<br>379                                  | —<br>—     | 198<br>198 | —<br>—     | 198<br>198 | —<br>—     | —<br>—     | 198<br>198 | —<br>—     | 208<br>208 | —<br>— | —<br>—     | 234<br>242 | —<br>—     | 214<br>214 | —<br>—     | 203<br>203 |   |   |   |
|                  |                                             |            |            | Т          | е          |            | м          | н          |            | о          |        | т          |            | а          |            |            |            |   |   |   |
| 2/X              | 399<br>420                                  | 189<br>198 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | 198<br>198 | —<br>—     | 198<br>198 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 228<br>228 | —<br>—     | —<br>—     | 189<br>198 | —<br>—     | —<br>—     |   |   |   |
|                  |                                             |            |            | Т          | е          |            | м          | н          |            | о          |        | т          |            | а          |            |            |            |   |   |   |
| 3/X              | 358<br>358                                  | 198<br>175 | —<br>—     | —<br>—     | 198<br>181 | —<br>—     | —<br>—     | 181<br>181 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 228<br>234 | —<br>—     | 221<br>203 | —<br>—     | 198<br>198 | —<br>—     |   |   |   |
|                  |                                             |            |            | Т          | е          |            | м          | н          |            | о          |        | т          |            | а          |            |            |            |   |   |   |
| 5/X              | 358<br>358                                  | 181<br>181 | —<br>—     | 179<br>179 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | 179<br>179 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 198<br>198 | —<br>—     | 175<br>175 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     |   |   |   |
|                  |                                             |            |            | Т          | е          |            | м          | н          |            | о          |        | т          |            | а          |            |            |            |   |   |   |
| 9/X              | 399<br>420                                  | —<br>—     | —<br>—     | 208<br>208 | —<br>—     | 198<br>198 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 203<br>203 | —<br>—     | 198<br>198 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     |   |   |   |
|                  |                                             |            |            | Т          | е          |            | м          | н          |            | о          |        | т          |            | а          |            |            |            |   |   |   |
| 19/X             | 399<br>399                                  | 198<br>198 | —<br>—     | 198<br>198 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     | 198<br>198 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>— | 198<br>198 | —<br>—     | 198<br>198 | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     |   |   |   |
|                  |                                             |            |            | Т          | е          |            | м          | н          |            | о          |        | т          |            | а          |            |            |            |   |   |   |



После того как было получено полное затухание условной реакции, мы приступили снова к выработке такой же реакции, но уже не на 50-й мин. темновой адаптации, а на 40-й.

Повышение чувствительности, было нами на этот раз достигнуто быстрее, чем в первый раз. У испытуемой С. оно наблюдалось уже после четвертого опыта с „засветом“, у испытуемой П. — после пятого такого опыта.

На рис. 1 изображено условнорефлекторное повышение электрочувствительности у одной из испытуемых (из этой серии опытов).

После установления факта повышения электрической чувствительности по типу условного рефлекса — возникли дальнейшие вопросы. Можно было допускать, что повышение электрической чувствительности до „засвета“ условно связывается не с моментом погружения испытуемых в темноту, а с какими-либо другими событиями, происходящими в этот отрезок времени (например с операциями подготовки к „засвету“), либо с временем дня, так как эксперимент производился обычно в одни и те же часы (с 10 ч. 45 мин. до 13 ч.). Последние возможности отстраняются тем, что один из экспериментов первой серии (3/X) и один из экспериментов второй серии (16/XI) произведены были после двух часов дня, причем „условнорефлекторное“ повышение электрочувствительности все-таки наблюдалось

Для проверки первого допущения нами был поставлен специально следующий опыт.

На другой день после того как мы получили значительное условнорефлекторное повышение чувствительности у обеих испытуемых на 40-й мин. темновой адаптации (опыт 19/XI), время „засвета“ было перенесено на 85-ю мин. темновой адаптации. За 10 мин. до этого момента испытуемые были предупреждены о нем словами: „приготовьтесь к „засвету“, завяжите один глаз, пересядьте на место против экрана“. Через 5 мин. после того как испытуемые выполнили все эти требования, мною было произведено в обоих глазах определение электрической чувствительности обычным способом, однако никакого повышения ее не наблюдалось; испытуемые были вторично подготовлены к „засвету“, но он был сделан только через шесть минут после того как испытуемые были снова готовы. До „засвета“ было вторично сделано определение электрочувствительности — она оставалась у обеих испытуемых на той же высоте, что и первоначально (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

| День опыта | Испытуемые | Время от начала темновой адаптации (в мин.) |     |                        |     |                        |     |     |                        |     |     |                        |     |
|------------|------------|---------------------------------------------|-----|------------------------|-----|------------------------|-----|-----|------------------------|-----|-----|------------------------|-----|
|            |            | 10                                          | 20  | 25                     | 30  | 40                     | 45  | 65  | 66—69                  | 70  | 75  | 76—79                  | 80  |
| 20/XI      | П.         | —                                           | —   | —                      | —   | —                      | —   | 119 | Подготовка к „засвету“ | 119 | 119 | Подготовка к „засвету“ | 119 |
|            |            | —                                           | —   | —                      | —   | —                      | —   | 119 |                        | 119 | 119 |                        | 119 |
|            | С.         | —                                           | —   | —                      | —   | —                      | —   | 184 | Подготовка к „засвету“ | 179 | 184 | Подготовка к „засвету“ | 186 |
|            |            | —                                           | —   | —                      | —   | —                      | —   | 179 |                        | 184 | 184 |                        | 184 |
| 13/XII     | П.         | 119                                         | 119 | Подготовка к „засвету“ | 119 | Подготовка к „засвету“ | 119 | —   |                        | —   | —   |                        | —   |
|            |            | 119                                         | 119 |                        | 119 |                        | 119 | —   |                        | —   | —   |                        | —   |
|            | С.         | 190                                         | 190 | Подготовка к „засвету“ | 190 | Подготовка к „засвету“ | 185 | —   |                        | —   | —   |                        | —   |
|            |            | 185                                         | 185 |                        | 185 |                        | 185 | —   |                        | —   | —   |                        | —   |
|            | М.         | 171                                         | 171 | Подготовка к „засвету“ | 171 | Подготовка к „засвету“ | 171 | —   |                        | —   | —   |                        | —   |
|            |            | 171                                         | 171 |                        | 171 |                        | 171 | —   |                        | —   | —   |                        | —   |

Примечание. Первая строка обозначает чувствительность правого глаза вторая строка — левого глаза.

Аналогичный опыт, проведенный нами позднее (13/XII), когда условная реакция на время давно исчезла, дал те же результаты (табл. 3).

Результаты этого эксперимента позволяют таким образом отвести предположение о том, что наблюдаемое повышение чувствительности обусловлено ситуацией подготовки к „засвету“.

Наиболее вероятным остается предположение, что в нашем случае основным условным раздражителем является отрезок времени, протекающий от момента погружения испытуемых в темноту до начала „засвета“.

Вышедшая из школы акад. И. П. Павлова работа Ю. П. Феоктистовой (12) „Время как условный возбудитель слюнной железы“ позволяет говорить об аналогии между описанными нами выше явлениями и секреторными условными рефлексами у собаки.

Феоктистова относит эти рефлексы к группе следовых. Этому же мнению держится и сам И. П. Павлов в своих лекциях (11).

В понимании наблюдаемого явления как следового рефлекса еще не все ясно, ибо те следовые рефлексы, о которых обычно идет речь, — запаздывающие рефлексы — могут быть у собак оставлены с трудом на 3—5-й мин., здесь же мы имеем дело с гораздо большими промежутками времени.

Тем не менее нет сомнения в том, что нервная система человека и животных способна довольно точно вести отсчет времени, причем особенно интересно отметить, что для такого отсчета времени вовсе не необходимо бодрствующее состояние организма у животных или бодрствующее состояние сознания у человека — даже наоборот, можно думать, что бодрствующее сознание затрудняет такой точный отсчет времени.

Grabensberg в Психологическом институте в Граце предпринял исследования чувства времени у муравьев; их удавалось приучить через определенные сроки (даже большие чем сутки) приходить за пищей в определенные часы.

Рядом остроумных опытов Grabensberg доказал, что такое точное чувство времени обуславливается не световым режимом, даже не непосредственным воздействием на нервную систему муравьев веществ возбуждающих или тормозящих ее деятельность, а первоначально связано с изменением клеточного обмена веществ.

Интересные опыты K. Frobenius (13) из Клиники Weizsäcker подтвердили известную многим способность просыпаться точно в назначенный час. Опыты производились на шести испытуемых в течение нескольких сот ночей и показали, что просыпание в большинстве случаев происходит с точностью до 5 мин. в назначенный срок.

Звук метронома как условный возбудитель реакции на световые раздражения.

Считая доказанным условнорефлекторную природу наблюдаемых и описанных выше явлений, мы решили сделать еще шаг в проверке этого утверждения. Для этого мы осуществили опыты типичные для выработки условных рефлексов на животных. Мы взяли для опытов трех испытуемых — П., С. и М., хорошо тренированных, и решили выработать у них „условную“ световую реакцию на стук метронома (120 ударов в минуту). Опыты производились, как и раньше, в темноте, после того как электрическая чувствительность достигала уже своего минимального уровня.

Ввиду того, что стук сам по себе мог быть безусловным раздражителем для электрической чувствительности глаза, мы сначала испробовали действие метронома отдельно, не связывая его с „засветом“. Испытуемые были несколько удивлены этим нововведением, но сразу же отметили: „эти звуки нам не мешают, — как часы“. Тотчас после действия метронома какого-либо изменения электрической чувствительности не было обнаружено (табл. 3).

### ТАБЛИЦА 3

| День опыта    | Испы-<br>туемые | Время от начала темновой адаптации (в мин.) |     |     |     |                                           |     |
|---------------|-----------------|---------------------------------------------|-----|-----|-----|-------------------------------------------|-----|
|               |                 | 1                                           | 10  | 20  | 28  | 29—34                                     | 36  |
| 26 XI 1935 г. | С.              | 446                                         | 175 | 179 | 179 | Звук<br>метронома<br>120 ударов<br>в мин. | 185 |
|               |                 | 446                                         | 185 | 185 | 185 |                                           | 185 |
|               | М.              | 313                                         | 171 | 163 | 163 |                                           | 163 |
|               |                 | 327                                         | 171 | 163 | 167 |                                           | 171 |
|               |                 |                                             |     |     |     |                                           |     |
|               |                 |                                             |     |     |     |                                           |     |

Примечание. Первая строка — чувствительность правого глаза, вторая — левого глаза.

В течение последующих экспериментальных дней опыты производились в следующем порядке: испытуемые погружались в темноту; после того как электрическая чувствительность достигала некоторого стабильного уровня (но всегда на разных минутах темновой адаптации), пускался в ход метроном (120 ударов в минуту). Через 2 мин. после начала действия метронома экран, находящийся перед глазами испытуемого (без предупреждения), освещался (яркость его была около 250 люксов на белое). Испытуемые фиксировали экран глазами. Звук метронома продолжался еще в течение двух минут после „засвета“. „Засвет“ длился всего 10 мин. Электрочувствительность измерялась до начала действия метронома и тотчас после „засвета“. Как обычно, после „засвета“ она значительно повышалась.

Таких сочетаний было произведено у испытуемых: С. — 4, у П. — 3 и у М. — 3. Для С. — на 46-й, 37-й, 90-й, 22-й мин. темновой адаптации; для П. — на 46-й, 37-й и 90-й мин. темновой адаптации и для испытуемого М. — на 46-й, 37-й, 22-й мин. темновой адаптации.

Не предупредив испытуемых, мы снова исследовали действие одного метронома в течение 5 мин. У П. и С. — на 22-й мин. темновой адаптации и у М. — на 17-й мин. У испытуемых П. и М. обнаружилось, что метроном уже обладает условнорефлекторным повышающим действием на электрическую чувствительность глаза. У испытуемой же С., несмотря на то, что было 4 сочетания звука метронома с „засветом“ и кроме того она была предупреждена о том, что метроном будет всегда совпадать с „засветом“, полученные результаты оказались неопределенными. После детальных расспросов выяснилось, что С. в вечер, предшествующий дню этого опыта, нанюхалась эфира до такой степени, что у нее заблела голова и она долго не могла заснуть. В этот же день у всех испытуемых метроном был снова подкреплен „засветом“, в следующий опытный день изолированное действие метронома снова дало условнорефлекторное повышение чувствительности, в том числе и у С. (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Условно рефлекторное действие звука метронома (120 ударов в минуту) на электрическую чувствительность глаза на фоне темновой адаптации

| Дни опыта | Испытуемые | Время от начала темновой адаптации (в мин.) |    |     |       |          |     |     |     |    |       |     |    |    |
|-----------|------------|---------------------------------------------|----|-----|-------|----------|-----|-----|-----|----|-------|-----|----|----|
|           |            | 10                                          | 15 | 20  | 18—23 | 22—27    | 28  | 30  | 40  | 53 | 54—59 | 60  | 70 | 85 |
| 29 XI     | П.         | 119                                         | —  | 117 |       | метроном | 129 | 140 | 127 | —  |       | 119 | —  | —  |
|           |            | 119                                         | —  | 117 |       |          | 129 | 140 | 122 | —  |       | 119 | —  | —  |
|           | С.         | 175                                         | —  | 171 |       |          | 189 | 189 | 163 | —  |       | 167 | —  | —  |
|           |            | 175                                         | —  | 167 |       |          | 171 | 163 | 163 | —  |       | 167 | —  | —  |

| Дни<br>опыта | Испы-<br>туемые | Время от начала темновой адаптации (в мин.) |            |        |          |            |        |            |            |            |          |            |            |            |
|--------------|-----------------|---------------------------------------------|------------|--------|----------|------------|--------|------------|------------|------------|----------|------------|------------|------------|
|              |                 | 10                                          | 15         | 20     | 18—23    | 22—27      | 28     | 30         | 40         | 53         | 54—59    | 60         | 70         | 85         |
| 1/XII        | П.              | 119<br>119                                  | —<br>—     | —<br>— |          |            | —<br>— | —<br>—     | —<br>—     | 117<br>117 | метроном | 137<br>137 | 137<br>137 | 117<br>117 |
|              | С.              | 185<br>185                                  | —<br>—     | —<br>— |          |            | —<br>— | 185<br>185 | —<br>—     | 185<br>185 |          | 228<br>228 | 250<br>250 | 185<br>185 |
| 2/XII        | С.              | 179<br>179                                  | 179<br>179 | —<br>— | метроном | 221<br>234 | —<br>— | 214<br>228 | 189<br>189 | 185<br>185 |          | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     |
|              | М.              | 167<br>167                                  | 167<br>167 | —<br>— |          | 228<br>214 | —<br>— | 185<br>185 | 171<br>171 | 175<br>175 |          | —<br>—     | —<br>—     | —<br>—     |

Мы видим следовательно, что звук метронома, так же как и время, может быть сделан условным возбудителем электрической чувствительности глаза. Следует поэтому думать, что и всякий другой индифферентный агент может стать таким же условным возбудителем этого вида чувствительности.

Обращает на себя внимание то, что образование условного сенсорного рефлекса на свет у наших испытуемых происходит быстрее, чем это наблюдается у взрослых нормальных людей при выработке моторнооборонительного рефлекса, или же секреторного рефлекса у собаки. В наших опытах достаточно было 5—6 сочетаний с индифферентным агентом, чтобы условный рефлекс уже образовался.

В опытах же Феоктистовой с собаками такой рефлекс вырабатывался очень медленно — после 140—150 сочетаний можно было отметить только начало его образования.

Двигательно-оборонительный условный рефлекс у человека вообще может видимо не проявляться [Мясищев (9), Беритов и Дзидзишвили (3)].

Обычно считается, что сфера чувствительности не подчинена непосредственному контролю сознания (в отличие от моторики). Едва ли можно сказать, что человек произвольно может улучшать остроту своего зрения и т. д. О том, что субъективные установки испытуемого все же могут дать и объективно иные результаты деятельности органов чувств, спорить, как мы полагаем, не приходится.

В работе Н. Altenburger и F. W. Kroll (1) доказано влияние внушения на хронаксию кожной чувствительности и на адекватную оптическую хронаксию.

С целью проверки предположения о влиянии субъективных установок на электрочувствительность глаза мы поставили ряд специальных опытов.

**Влияние сознательного отношения и субъективных установок испытуемых на уровень электрической чувствительности глаза.**

Прежде всего мы проверили, в какой мере определенная субъективная установка испытуемого может повлиять на эффект уже выработанного условнорефлекторного повышения чувствительности. Для этого после того, как у испытуемых (П. и С.) было выработано совершенно ясное условнорефлекторное повышение чувствительности на определенной минуте темновой адаптации (опыт 19/XI) я, в следующий опытный день (20/XI), как бы случайно, в начале эксперимента, сказал испытуемым: «сегодня „засвета“ не будет, можете к нему не готовиться». Эта фраза была повторена еще несколько раз уже после погружения испытуемых в темноту.



В обычный срок, т. е. на 40—50-й мин. сколько-либо заметного подъема электрической чувствительности ни у одной из испытуемых не получилось (рис. 1 и табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Торможение условнорефлекторного повышения электрочувствительности глаза на 40—50 мин. темновой адаптации

| Дни опыта |                                             | Время от начала темновой адаптации (в мин.) |            |            |            |        |            |            |            |                 |            |            |
|-----------|---------------------------------------------|---------------------------------------------|------------|------------|------------|--------|------------|------------|------------|-----------------|------------|------------|
|           |                                             | 1                                           | 10         | 30         | 35         | 40     | 43         | 50         | 55         | 60              | 70         | 80         |
| Исп. П.   |                                             |                                             |            |            |            |        |            |            |            |                 |            |            |
| 19/XI     | Без всякого предупреждения                  | 163<br>171                                  | 117<br>117 | 117<br>117 | —<br>Т     | —<br>е | 127<br>127 | 137<br>137 | —<br>о     | 129<br>129      | 119<br>119 | 113<br>113 |
| 20/XI     | Предупреждение: „сегодня засвета не будет“  | 171<br>171                                  | 119<br>119 | 117<br>119 | —<br>Т     | —<br>е | 119<br>119 | 119<br>117 | —<br>о     | 119<br>119      | 119<br>119 | —<br>а     |
| 21/XI     | Предупреждение: „сегодня засвет как обычно“ | 175<br>171                                  | 119<br>119 | 117<br>117 | —<br>Т     | —<br>е | 129<br>132 | —<br>о     | 140<br>140 | засвет<br>60—69 | 171<br>156 | 129<br>140 |
| 25/XI     | Предупреждение: „сегодня засвета не будет“  | 175<br>175                                  | 119<br>119 | —<br>Т     | 119<br>119 | —<br>е | —<br>м     | 125<br>125 | —<br>н     | 119<br>122      | —<br>о     | 119<br>117 |
| Исп. С.   |                                             |                                             |            |            |            |        |            |            |            |                 |            |            |
| 19/XI     | Без всякого предупреждения                  | 398<br>398                                  | 185<br>185 | 189<br>179 | —<br>Т     | —<br>е | 203<br>203 | 234<br>234 | —<br>о     | 250<br>250      | 203<br>203 | 175<br>185 |
| 20/XI     | Предупреждение: „сегодня засвета не будет“  | 410<br>410                                  | 179<br>179 | 179<br>179 | —<br>Т     | —<br>е | 185<br>185 | 185<br>185 | —<br>о     | 185<br>179      | 179<br>185 | —<br>а     |
| 21/XI     | Предупреждение: „засвет как обычно“         | 399<br>329                                  | 189<br>189 | 189<br>189 | —<br>Т     | —<br>е | 214<br>214 | —<br>о     | 234<br>234 | засвет<br>60—69 | 505<br>278 | 214<br>214 |
| 25/XI     | Предупреждение: „засвета не будет“          | 379<br>379                                  | 185<br>185 | —<br>Т     | 179<br>185 | —<br>е | —<br>м     | 179<br>185 | —<br>н     | 171<br>175      | —<br>о     | 175<br>179 |

Примечание. В первой строке каждого экспериментального дня приведены величины чувствительности правого глаза, во второй — левого глаза, в третьей — условия освещения. „Засвет“ всегда в правый глаз; яркость „засвета“ — 250 люксов на белом фоне.

Понять это, как следствие затухания выработанного рефлекса нельзя, так как на следующий день (21/XI), когда испытуемым было сказано «сегодня „засвет“ как обычно» мы наблюдали резкий подъем чувствительности на 40—50-й мин. темновой адаптации (хотя „засвет“ был произведен лишь на 60-й мин.).

Аналогичный опыт был проведен и с выработанным условным рефлексом на метроном. После того как „условное“ действие метронома было достаточно ясно выражено у всех испытуемых — им было показано, что стук метронома больше не будет сопровождаться „засветом“ и что они могут поэтому никакого внимания на этот стук

не обращать и к „засвету“ не готовиться. После такого указания у испытуемых С. и М. в первый раз наблюдался условнорефлекторный подъем чувствительности после действия метронома, но уже значительно меньший, чем обычно (опыт 2/XII). На следующий день у них можно говорить о полном отсутствии каких-либо изменений чувствительности после действия метронома. У испытуемой П. условная реакция на метроном была совершенно заторможена с первого же раза (опыт 3/XII, табл. 6).

ТАБЛИЦА 6

Торможение выработанного на звук метронома условнорефлекторного повышения электрической чувствительности глаза на фоне темновой адаптации

| Дата опыта | Испытуемые | Время от начала темновой адаптации (в мин.) |            |          |            |            |          |            |            | Примечание                                                                                                         |
|------------|------------|---------------------------------------------|------------|----------|------------|------------|----------|------------|------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|            |            | 43                                          | 53         | 58—62    | 63         | 70         | 70—75    | 76         | 81         |                                                                                                                    |
| 2/XII      | С.         | 189<br>189                                  | 185<br>185 | метроном | 203<br>189 | 189<br>189 |          | —<br>—     | —<br>—     | До начала действия метронома испытуемые предупреждены о том, что звук метронома не будет сопровождаться „засветом“ |
|            | М.         | 171<br>171                                  | 175<br>175 |          | 189<br>171 | 185<br>185 |          | —<br>—     | —<br>—     |                                                                                                                    |
| 3/XII      | П.         | 119<br>119                                  | 119<br>119 |          | —<br>—     | 119<br>119 |          | 119<br>119 | 119<br>119 |                                                                                                                    |
|            | С.         | 190<br>196                                  | 190<br>185 |          | —<br>—     | 190<br>185 | метроном | 196<br>190 | 196<br>190 |                                                                                                                    |
|            | М.         | 185<br>171                                  | 185<br>185 |          | —<br>—     | 175<br>185 |          | 185<br>171 | 190<br>175 |                                                                                                                    |
|            |            |                                             |            |          |            |            |          |            |            |                                                                                                                    |

Таким образом предположение о значении общей субъективной установки испытуемых для результатов опыта является доказанным и по отношению к „условным“ реакциям электрической чувствительности глаза.

Далее мы предположили, что если при соответствующей субъективной установке удастся затормозить подъем чувствительности, то можно добиться и повышения ее, поставив испытуемых в такую субъективную ситуацию, которая бы соответствовала условиям, обычно влекущим за собой повышение электрочувствительности. Для этого мы предложили испытуемым в условиях полной темновой адаптации представлять себе в течение 10 мин. возможно живо обстановку „засвета“, особенные усилия прилагая к тому, чтобы в представлениях как бы видеть перед собой светящийся экран.

В первом опыте (с П. и С.) 1/XII испытуемым не удалось все 10 мин. представлять себе светящийся экран — „не можем сосредоточиться“ говорили испытуемые. У С. каких-либо изменений чувствительности не было обнаружено, у испытуемой же П. наблюдалось некоторое повышение чувствительности после 10 мин. данных для образного воспоминания о „засвете“.

В другом же подобном эксперименте с 3 испытуемыми (П., С. и М.), когда им удалось субъективно выполнить задание лучше, мы наблю-

дали уже у всех испытуемых значительное повышение чувствительности; затем по прошествии некоторого времени чувствительность вернулась к прежнему уровню (рис. 2).

В том, что это повышение не случайно, убеждает нас то, что не одна только точка измерения, а несколько на протяжении значительного времени оказывались здесь лежащими на кривой выше обычного уровня темновой адаптации.

Мы не сомневаемся и в том, что это повышение не есть простое следствие утомления, наступающего в результате напряженной умственной работы. Опытами Макарова (8) и Шемякина (14) установлено, что напряженная умственная работа ведет не к повышению, а к понижению электрической чувствительности глаза.

Наши последние опыты не противоречат экспериментам, описанным выше. То обстоятельство, что тогда чувствительность оставалась на одном уровне, несмотря на созданную субъективную ситуацию подготовки к „засвету“, показывает только, что такая установка испытуемых недостаточна для приведения в действие механизмов, повышающих электрическую чувствительность глаза. Очень вероятно что после соответствующей тренировки можно добиться условно-рефлекторного повышения чувствительности и на этот комплекс раздражителей.

Закономерности, обнаруженные нами в области электрической чувствительности глаза, имеют значение для всей сенсорной сферы.

Установленная возможность выработки „условных“ сенсорных рефлексов у человека, а также роль субъективных установок при проявлении этих рефлексов, как нам кажется, открывают перспективы для применения метода измерения электрической чувствительности глаза с целью решения ряда психологических и психофизиологических проблем.

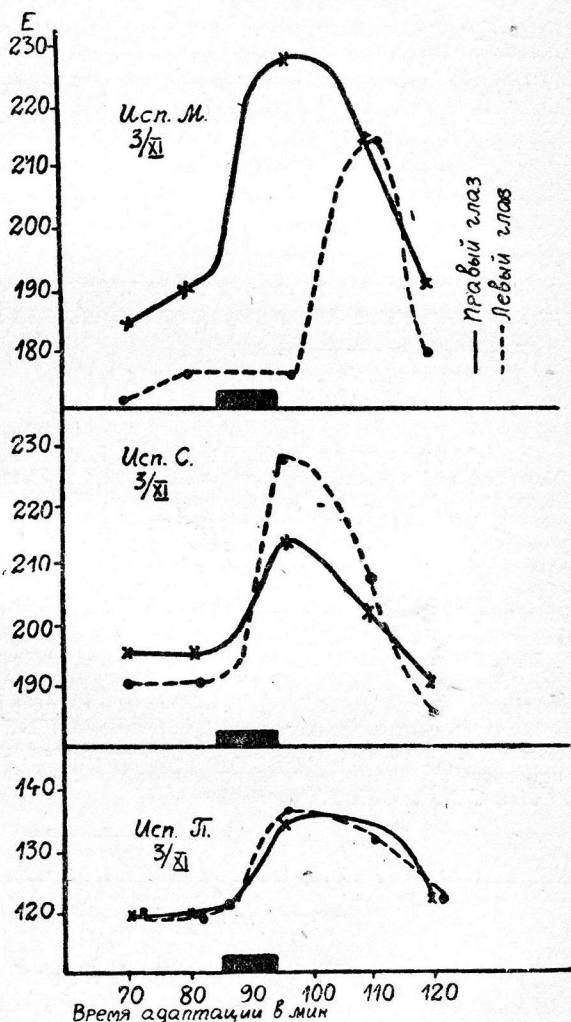


Рис. 2

## Выводы

1. После ряда опытов с „засветом“ на определенной минуте темновой адаптации, вызывающим повышение электрической чувствительности как „засвеченного“, так и „незасвеченного“ глаза испытуемого, наблюдается подобное же повышение чувствительности приблизительно в этот же момент темновой адаптации и в последующих опытах без „засвета“. Можно понять это явление как сенсорный условный рефлекс на время, протекшее с начала темновой адаптации.

2. Специальные опыты подтвердили возможность выработки сенсорного условного положительного рефлекса и на другой индифферентный агент (звук метронома). Чувствительность, после неоднократного сочетания звука метронома с „засветом“, повышалась и на один только звук метронома.

3. Субъективные установки испытуемых могут влиять на выработанный условный сенсорный рефлекс: нами наблюдалось торможение выработанных рефлексов в зависимости от определенных установок, созданных у испытуемых

4. Живое представление светящегося экрана может вызвать, напротив, повышение электрической чувствительности глаза.

Поступило в редакцию

7 февраля 1936 г.

## ЛИТЕРАТУРА

- H. Altenburger u. F. W. Kroll, Zeitschr. f. ges. Neur. u. Psychiatrie, 1930, 13. 124. — Achelis u. I. Merkulow. Zeitschr. f. Sinnesphysiologie, 1929, B. 60, H. 1—2. — Беритов И. С. и Дзидзишвили Н. Н. Труды Зак. фил. Акад. наук (биол. сектор), 1934. — Богословский А. И. Сб. „Зрительные ощущения и восприятия“. Соцэкгиз, 1935. — Богословский А. И. и Добрыкова О. А. К вопросу о нормах электрической чувствительности глаза (рукопись). — Кравков С. В., Семеновская Е. Н., Богословский А. И. Сб. „Зрительные ощущения и восприятия“. Соцэкгиз, 1935. — Макаров П. О. Сов. невропсих. и психогиг. 1933, т. II, вып. 10, — Мяснишев В. Н. Сб. „Новое в рефлексологии и физиологии“ 1925, ГИЗ. — Павлов И. П. „Проба физиологического понимания симптоматологии истерии“, Изд. Акад. наук, Ленинград, 1932. — Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга“, 1927 ГИЗ. — Феоктистова Ю. П. „Время как условный возбудитель слюнной железы“. Диссертация. С.-Петербург, 1912. — Frobenius K. Zeitschr. f. Psychologie, 1927, B. 103. — Шемякин Ф. Н. О влиянии напряженной умственной работы на электрическую чувствительность глаза (рукопись). — Шик. Физ. ж. СССР, 1935, XVIII, № 2.

# EIN VERSUCH ZUR AUSARBEITUNG VON SENSORISCHEN BEDINGTEN REFLEXEN BEIM MENSCHEN

Von A. I. Bogoslawski

Aus dem Laboratorium für Psychophysiologie der Empfindungen des staatlichen Institutes für Psychologie. Moskau.

1. Nach einer Reihe von Versuchen mit Aufleuchten einer Lichtquelle in einer bestimmten Minute der Dunkeladaption, wodurch eine Erhöhung der elektrischen Empfindlichkeit des beleuchteten wie auch des nicht beleuchteten Auges der Versuchsperson hervorgerufen wird, lässt sich eine ähnliche Zunahme der Empfindlichkeit in demselben Moment der Dunkeladaption in den folgenden Versuchen auch ohne Beleuchtung beobachten. Man kann diese Erscheinung als einen sensorisch bedingten Reflex auf die Zeit auffassen, welche vom Beginn der Dunkeladaption an verstrichen ist.



2. Spezielle Versuche haben die Möglichkeit bestätigt, einen positiven, sensorischen bedingten Reflex auch auf einen anderen indifferenten Reiz auszuarbeiten (Tacken des Metronoms). Nach wiederholter Vereinigung von Tacken des Metronoms mit Beleuchtung erhöhte sich die Empfindlichkeit bereits bei einmaligem Tacken.

3. Die subjektiven Einstellungen der Versuchspersonen können auf den ausgearbeiteten sensorischen bedingten Reflex einwirken: wir konnten eine Hemmung der ausgearbeiteten Reflexe je nach bestimmten Einstellungen der Versuchspersonen beobachten.

4. Eine lebhafte Vorstellung des beleuchteten Schirmes kann andererseits eine Erhöhung der elektrischen Empfindlichkeit des Auges hervorrufen.

---

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ СЕТЧАТКИ В ОБЛАСТИ ЖЕЛТОГО ПЯТНА

*В. Г. Самсонова*

Из Госуд. оптического института. Ленинград

Различные уровни чувствительности центральной и периферической частей сетчатки известны очень давно, также давно известно место максимальной чувствительности сетчатки к белому свету, лежащее в области 8—12° от центра. Определение абсолютного порога чувствительности центральной и периферической частей сетчатки и изменения чувствительности в зависимости от предварительной адаптации производилось многочисленными исследователями (Piper, Kries, Hecht, Nagel, Aives, Rives и др.). Однако систематического изучения изменения чувствительности по мере перехода от центра к периферии почти не произведено. Классическая работа Kries (1) является в этом отношении единственной. Но и это исследование, произведенное только по горизонтальному направлению радиуса, касается главным образом области желтого пятна, а не центральной ямки. Kries исследовал чувствительность сетчатки к белоглобуму свету в пределах от 1 до 4° от центра. Помимо этой работы других исследований распределения чувствительности в области центральной ямки не имеется. Вместе с тем изучение этого фактора весьма существенно для понимания закономерностей, по которым идет плоскостное и глубинное восприятие.

Так, например, в нашей предыдущей работе (2) был установлен ряд закономерностей между отдельными элементами формы (периметром, отношением вертикального и горизонтального размеров объекта) и порогом стереоскопического восприятия. Но эти закономерности имели место только при изучении их на объектах одинаковых угловых размеров, т. е. при возбуждении одних и тех же участков сетчатки.

При изменении угловых размеров мы, попадая в разные зоны сетчатки, получали изменение этих закономерностей. Наиболее вероятным объяснением этому является наличие разных уровней чувствительности в малых топографических интервалах в фовеальной области сетчатки. Эта разная чувствительность должна оказывать влияние на закономерности плоскостного и глубинного восприятия, так как основным физиологическим механизмом восприятия, как плоскостного так и глубинного, несомненно является возбуждение сетчатки порогом лучистой энергии, и разная чувствительность ее может играть значительную роль в процессах пространственного восприятия.

В какой именно связи находятся факторы пространственного восприятия и чувствительности сетчатки, необходимо изучить экспериментальным путем, но самое наличие этой связи несомненно.

В излагаемой работе изучено распределение чувствительности сетчатки по восьми направлениям радиуса в области центральной ямки и прилегающей к ней части желтого пятна для белого света ( $20'$ — $120'$  от центра).

### Описание установки

Внешний вид установки, на которой были произведены опыты, изображен на рис 1 и 2. На рис. 1 видна часть установки, находившаяся в кабине наблюдателя, на рис. 2 — вторая часть установки, помещавшаяся в кабине экспериментатора. Между этими двумя кабинками находилась матерчатая светонепроницаемая перегородка. Схема установки изображена на рис. 3. Установка состояла из выбеленной внутри трубы  $t$  (рис. 3), диаметром в 12 см, длиной в 75 см, закрытой с двух сторон пластинками из молочного стекла. У одного из концов трубы помещался шар  $o$ , служивший осветителем. Шар освещался двумя лампами накаливания  $л$ . На другом конце трубы перед молоч-

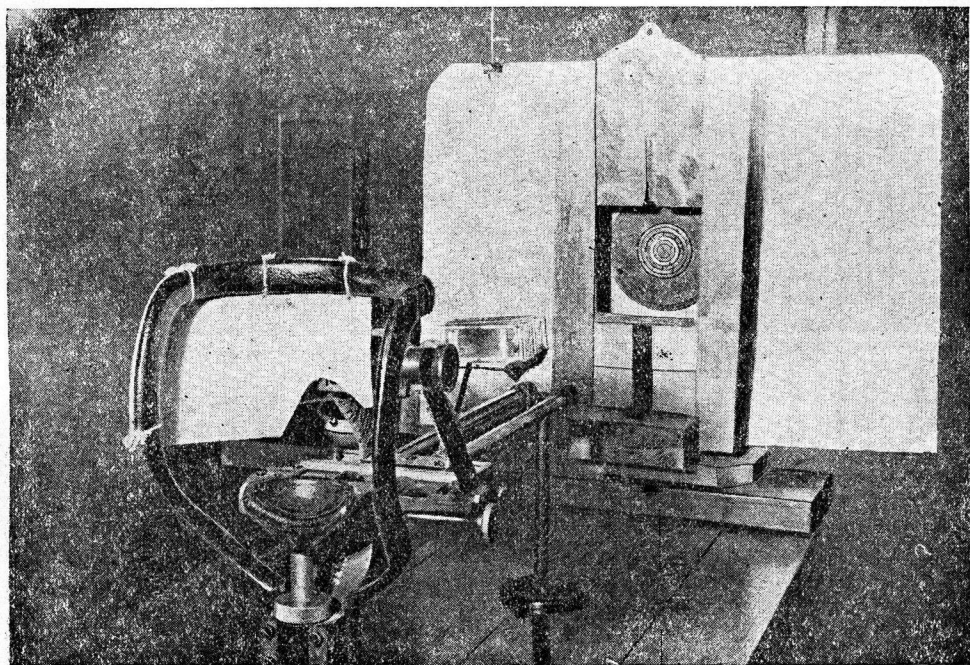


Рис. 1

ной пластинкой был укреплен латунный диск  $d$ . В центральной части диска по восьми радиусам ( $0^\circ$ ,  $45^\circ$ ,  $90^\circ$ ,  $135^\circ$ ,  $180^\circ$ ,  $235^\circ$ ,  $270^\circ$  и  $315^\circ$ <sup>1</sup>) были высверлены отверстия  $b$ .  $t$ . по шести в каждом направлении радиуса. Диаметр каждой точки был виден под углом в  $2'$ , расстояние между каждыми двумя точками на любом из радиусов было равно  $20'$ . Таким образом каждые 8 точек, расположенные по разным радиусам, на одном и том же расстоянии от центра образовывали круг. Таких кругов было 6: первый находился на расстоянии  $20'$  от центра, второй — на  $40'$ , третий — на  $60'$ , четвертый — на  $80'$ , пятый — на  $100'$  и шестой — на  $120'$ . Соответственно этим расстояниям было изготовлено 6 латунных колец  $k$  разного диаметра, нанизывавшихся друг на друга. Во время наблюдения одно из колец снималось. Через середину трубы проходила трубка  $ф. т$ , закрепленная в двух молочных пластинках, длиной в 1 м, диаметром в 3 мм. Один конец трубки проходил через отверстие в середине диска. На противоположном конце трубки находились красный фильтр и осветитель  $с$  с лампой накаливания  $л$ . Эта система была использована в качестве фиксации

<sup>1</sup> Во всем дальнейшем изложении градусы обозначены соответственно расположению их на сетчатке, т. е.  $0^\circ$  — височная горизонталь,  $180^\circ$  — носовая горизонталь,  $90^\circ$  — верхние точки по вертикали,  $270^\circ$  — нижние точки по вертикали

точки. Для уничтожения пропускания в короткой части спектра к красному фильтру был добавлен желтый. Глаз наблюдателя находился на расстоянии 100 см от диска.

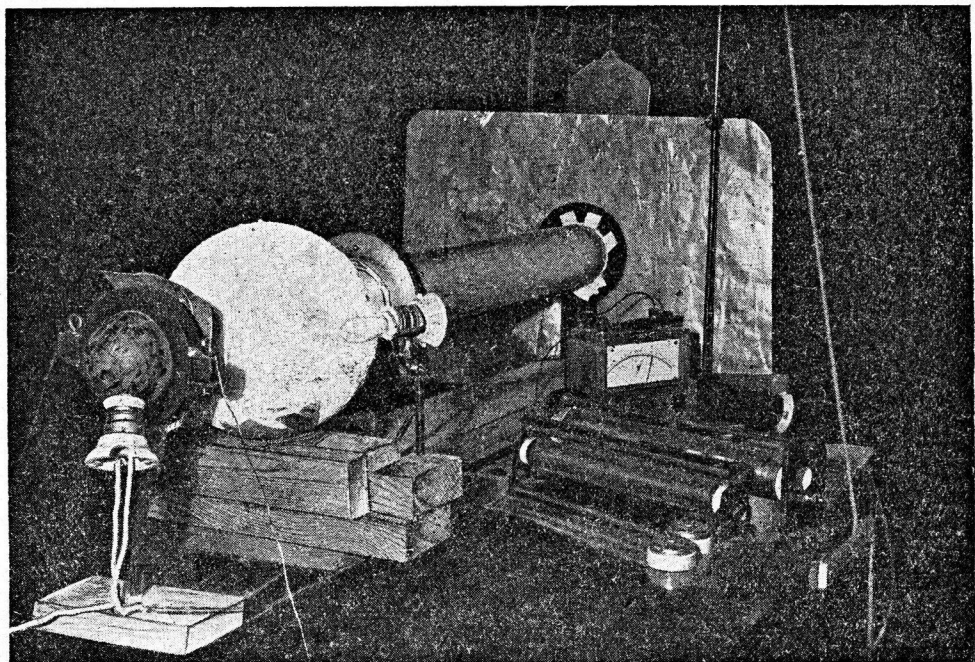


Рис. 2

Постоянство расстояния сохранялось укреплением лба и подбородка у испытуемого и контролировалось специальным окуляром с резками (рис. 1). Рядом с лицевым укреплением находилась серия нейтральных фильтров  $\phi$  (коэф. пропускания = 81%)

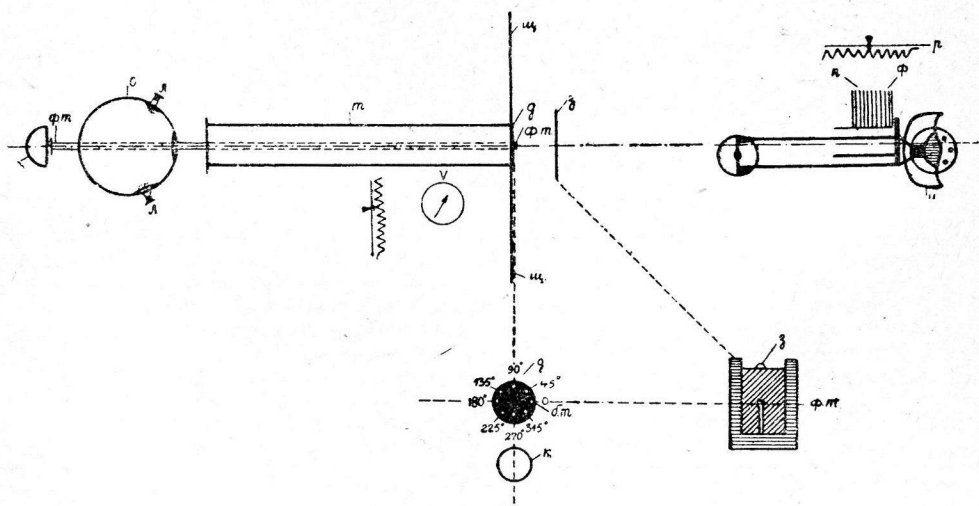


Рис. 3

(рис. 3) и стеклянных пластинок  $п$  (коэф. пропускания = 93,5%), вводившихся по ходу опыта между глазом и диском. Перед диском находилась заслонка  $з$  с вырезом для фиксационной точки, закрывавшая точки наблюдения от испытуемого.



Измерение абсолютных значений яркости светящихся точек произведено универсальным фотометром № 56, сверенным с эталоном № 1 ГЭТ, сотрудниками Светотехнической лаборатории Гос. оптического ин-та. Средняя яркость точек при напряжении на зажимах ламп в 100 вольт, при котором проведены все наблюдения, равна  $0,276 \times 10^{-4}$  сб. 1. Цветовая  $t^\circ$  ламп при 100 вольтах была равна  $2300^\circ \text{K}$ .

Наличие ряда точек, подлежащих различению, и необычное устройство фиксации точки вызваны стремлением создать условия лучшей фиксации глазного яблока в момент различения.

### Методика

Методика эксперимента заключалась в следующем: испытуемый после предварительной двадцатиминутной темновой адаптации<sup>2</sup> устанавливал правый глаз на фиксационную точку при закрытой заслонке и регулировал яркость фиксационной точки, поддерживая ее на пределе с помощью реостата  $p$ . Перед левым глазом находилась черная заслонка. После сигнала открыванием и закрыванием заслонки давалась экспозиция светящихся точек на 10 сек. Во время экспозиции было видно 8 точек расположенных по разным радиусам, но на одном расстоянии от фиксационной точки. От испытуемого же требовалось определить порог видимости только у двух из этих восьми точек, расположенных симметрично на одном из диаметров, например точки, расположенные на  $45^\circ$  и  $235^\circ$ . Первая экспозиция давалась без фильтров и пластинок, после же испытуемый набрасывал фильтр и снова во время десятисекундной экспозиции определял, различает ли он заданные точки. Фильтры и пластинки последовательно накладывались до тех пор, пока точки совсем не исчезали. После этого все фильтры и пластинки сбрасывались; в той же последовательности измерялась следующая пара точек и таким образом все 8 точек круга. Затем испытуемый 10 минут отдыхал и снова производил аналогичную серию наблюдений, но на круге иного диаметра.

Обработка материала произведена так: минимальная яркость точек, при которой они еще ощущались, получаемая в результате введения фильтров и пластинок переведена по формуле

$$E = \frac{B \cdot S}{R^2}$$

(где  $B$  — яркость точки;

$S$  — площадь светящейся точки в  $\text{см}^2$ ;

$R$  — расстояние от наблюдателя до точки) в фоты, а затем пересчитана на люксы. Для изучения распределения чувствительности сетчатки при наличии только одной светящейся точки, а не восьми, в установку перед заслонкой вводился диск с вырезанным сектором и центральным отверстием для фиксационной точки. Сектор поворачивался соответственно положению измеряемой точки.

Ошибка измерения в определении порога, подсчитанная как среднее отклонение от среднего арифметического из десяти повторных измерений порога на разных точках сетчатки у троих наблюдателей, невелика. Она равна 3,6% при определении порога при наличии восьми точек в поле зрения наблюдателя и 4,8% — при определении порога при наличии одной точки в поле зрения. Возрастание погрешности во втором случае следует отнести за счет меньшей устойчивости фиксации при наличии одной светящейся точки.

### Результаты наблюдений<sup>3</sup>

Зависимость величины порога, называемого в дальнейшем величиной  $E$ , от топографии сетчатки в фовеальной области и прилежащих к ней частях желтого пятна рассматривается в двух направлениях: изменение величины  $E$ , по мере перехода от центра и периферии желтого пятна, и изменение  $E$  по разным радиусам. Под порогом понимается наименьшая интенсивность светового раздражителя, еще воспринимаемая глазом в течение определенного промежутка времени и выраженная в величине освещенности на зрачке в люксах.

<sup>1</sup> Равномерность яркости на всех точках весьма велика. Отклонение от средней яркости лежит в пределах погрешности универсального фотометра и равно 2,1%.

<sup>2</sup> Как известно, рост чувствительности в области fovea cent. прекращается после двенадцатиминутной темновой адаптации.

<sup>3</sup> Часть технических измерений и подсчетов произведена Ф. И. Симоненко.

Излагаемые ниже результаты получены на 3 наблюдателях, прошедших длительную предварительную тренировку, потребовавшуюся для выработки устойчивости фиксации.

До изложения результатов опытов по основному вопросу ниже кратко приводятся результаты попутных исследований по трем вопросам: 1) влияние яркости фиксационной точки на величину  $E$ , 2) устойчивость величины  $E$  в исследованной области в разные дни у одних и тех же наблюдателей и 3) амплитуда освещенностей на зрачке, соответствующая появлению и исчезновению физиологической флукутации.

1. Результаты исследования по первому вопросу приводятся в табл. 1, где значения  $E$  даны в люксах без постоянного множителя  $10^{-8}$ . Величина  $E$  исследована при двух яркостях фиксационной точки — когда фиксационная точка во много раз ярче остальных точек и когда она по яркости равна остальным точкам наблюдения.<sup>1</sup>

ТАБЛИЦА 1

| Расстояние от центра<br>до исследуемой точки | В. Г.                      |                                 | Ф. И.                      |                                 | В. М.                      |                                 |
|----------------------------------------------|----------------------------|---------------------------------|----------------------------|---------------------------------|----------------------------|---------------------------------|
|                                              | Фиксация<br>точка<br>яркая | Фиксация<br>точка на<br>пределе | Фиксация<br>точка<br>яркая | Фиксация<br>точка на<br>пределе | Фиксация<br>точка<br>яркая | Фиксация<br>точка на<br>пределе |
| 20'                                          | 4,8                        | 5,0                             | 4,2                        | 3,8                             | 4,5                        | 4,4                             |
| 40'                                          | 4,1                        | 4,3                             | 3,4                        | 3,2                             | 3,6                        | 3,8                             |
| 60'                                          | 4,1                        | 3,9                             | 3,3                        | 3,1                             | 3,2                        | 3,2                             |
| 80'                                          | 3,4                        | 3,0                             | 3,4                        | 3,2                             | 2,6                        | 2,4                             |
| 100'                                         | 3,1                        | 2,9                             | 2,6                        | 2,7                             | 2,2                        | 2,2                             |
| 120'                                         | 2,7                        | 2,4                             | 2,6                        | 2,4                             | 2,2                        | 2,2                             |
| Среднее . . .                                | 3,7                        | 3,5                             | 3,3                        | 3,1                             | 3,3                        | 3,3                             |

Для краткости взяты средние значения из всех восьми точек каждого круга. Из таблицы видно, что при увеличении яркости фиксационной точки мы получили у двоих наблюдателей изменение величины порога, равное 6%, т. е. в пределах погрешности опыта, у третьего наблюдателя величина  $E$  совсем не менялась. Эти данные позволяют считать, что различные индивидуальные вариации яркости фиксационной точки, устанавливаемые каждым испытуемым, не влияли на величину  $E$  при измерении ее в фовеальной области.

2. Устойчивость значений величины  $E$  в разные дни у одних и тех же испытуемых показана в табл. 2, где дана амплитуда колебаний величины  $E$  для каждого наблюдателя в разных топографических точках исследованной области желтого пятна, полученная на каждом наблюдателе в течение десяти экспериментальных дней.

В таблице дана величина  $E$  без постоянного множителя  $10^{-8}$ .

<sup>1</sup> Малые размеры фиксационной точки не позволили произвести фотометрического измерения применявшихся яркостей.

ТАБЛИЦА 2

| Расстояние от точки до центра в угловой мере | В. Г.      |          | Ф. И.      |          | А. М.      |          |
|----------------------------------------------|------------|----------|------------|----------|------------|----------|
|                                              | Ампли-туда | Разность | Ампли-туда | Разность | Ампли-туда | Разность |
| 20'                                          | 4,0—5,3    | 1,3      | 3,1—4,2    | 1,1      | 3,9—4,5    | 0,6      |
| 40'                                          | 4,0—5,2    | 1,2      | 3,0—3,9    | 0,9      | 3,3—4,3    | 1,0      |
| 60'                                          | 3,4—4,4    | 1,0      | 3,1—3,9    | 0,8      | 2,9—3,3    | 0,4      |
| 80'                                          | 3,0—3,6    | 0,6      | 2,5—3,8    | 1,3      | 2,2—3,3    | 1,1      |
| 100'                                         | 2,4—3,4    | 1,0      | 2,4—3,2    | 0,8      | 1,9—2,4    | 0,5      |
| 120'                                         | 2,3—3,4    | 1,1      | 2,3—3,0    | 0,7      | 2,0—2,3    | 0,3      |
| Среднее . . .                                | —          | 1,0      | —          | 0,93     | —          | 0,51     |

Из таблицы видно, что значение величины  $E$  различно в разные дни у одних и тех же наблюдателей. Оно колеблется в среднем в пределах от 0,5 до  $1 \cdot 10^{-8}$  лк, т. е. на 20—40% при измерении величины  $E$  на одних и тех же топографических точках сетчатки. Учитывая это, мы полный цикл опытов всегда проводили на наблюдателе в течение одного дня.

3. Из изложения методики видно, что мы определяли порог методом гашения. При относительно больших освещенностях исследуемые точки были видны непрерывно во время десятисекундной экспо-

ТАБЛИЦА 3

| Расстояние от точки до центра | Направление радиуса в градусах |     |     |      |      |         |       |     |     |      |      |         |
|-------------------------------|--------------------------------|-----|-----|------|------|---------|-------|-----|-----|------|------|---------|
|                               | В. Г.                          |     |     |      |      |         | Ф. И. |     |     |      |      |         |
|                               | А. М.                          |     |     |      |      |         | А. М. |     |     |      |      |         |
|                               | 0°                             | 45° | 90° | 135° | 180° | Среднее | 0°    | 45° | 90° | 135° | 180° | Среднее |
| 20'                           | 1,1                            | 1,5 | 1,9 | 1,9  | 1,1  | 1,3     | 1,2   | 0,9 | 1,2 | 1,2  | 0,6  | 1,5     |
| 40'                           | 0,6                            | 0,9 | 0,9 | 0,9  | 0,9  | 1,0     | 1,4   | 1,4 | 1,1 | 1,7  | 1,4  | 1,1     |
| 60'                           | 2,8                            | 0,9 | 1,3 | 2,8  | 1,2  | 1,5     | 1,4   | 0,5 | 2,3 | 0,7  | 1,1  | 1,5     |
| 80'                           | 3,3                            | 1,9 | 0,7 | 1,9  | 3,0  | 2,2     | 0,5   | 0,7 | 0,6 | 1,6  | 2,6  | 1,7     |
| 100'                          | 2,1                            | 1,2 | 0,9 | 1,3  | 3,5  | 1,5     | 1,3   | 1,4 | 2,0 | 1,9  | 1,6  | 1,3     |
| 120'                          | 2,5                            | 1,7 | 1,6 | 1,4  | 0,9  | 1,6     | 0,7   | 0,6 | 1,0 | 0,6  | 0,5  | 1,3     |
| Среднее .                     | 2,0                            | 1,3 | 1,2 | 1,7  | 1,7  | 1,5     | 1,0   | 1,1 | 1,6 | 1,4  | 1,3  | 1,4     |

зиции. По мере снижения освещенностей включением пластинок точки воспринимались мигающими и наконец при дальнейшем снижении освещенности ни разу не были заметны наблюдателю. За величину порога принята наименьшая освещенность, при которой точка во время десятисекундной экспозиции была еще видна в виде едва мерцающего источника света. Мерцание точек в определенном интервале освещенностей объясняется явлением физиологической флуктуации, имеющей место при работе со слабыми раздражителями, в областях близких к значениям абсолютных порогов. Интервал освещенности на зрачке, при котором наблюдалось явление физиологической флуктуации в исследованной нами области, довольно велик. В при-

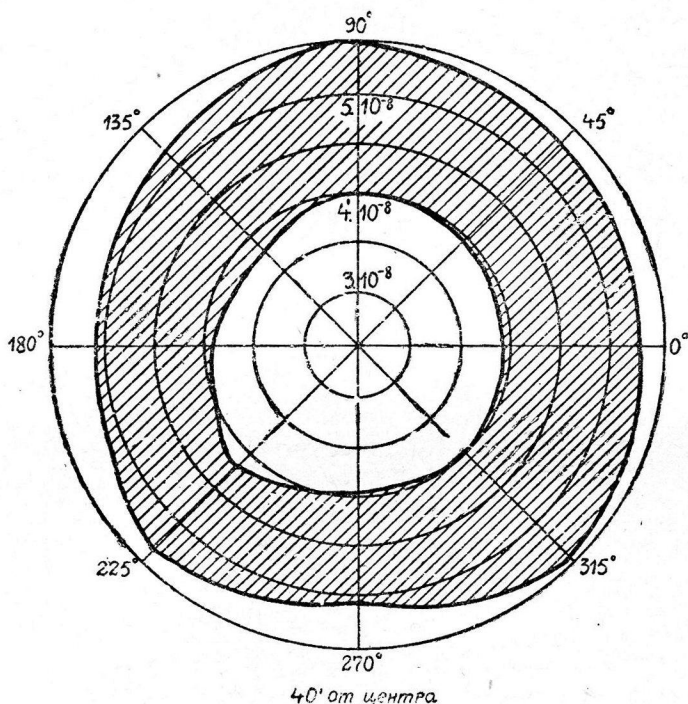


Рис. 4

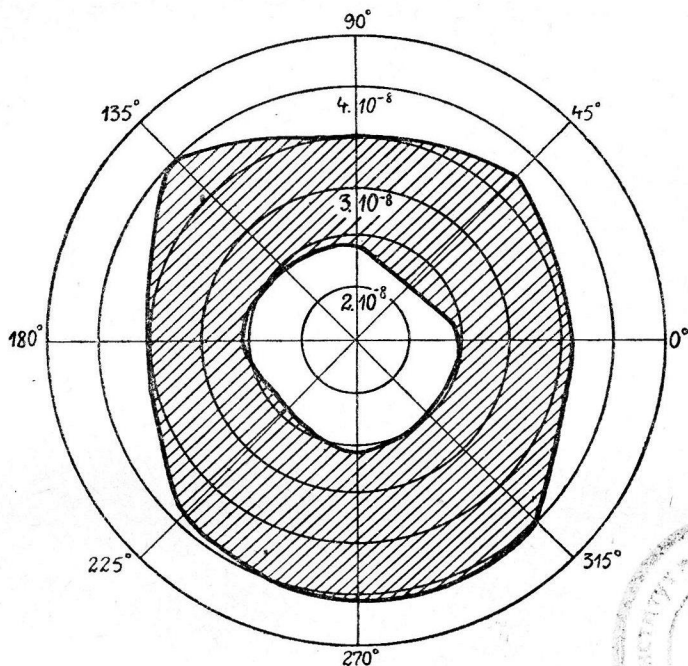
водимой ниже табл. 3 дана разность в освещенности на зрачке в  $10^{-8}$  лк, полученная вычитанием величины  $E$  из той минимальной освещенности, при которой мерцание еще не наблюдалось.<sup>3</sup>

В этой таблице приведены данные одного экспериментального дня для каждого наблюдателя. Из таблицы видно, что явление флуктуации наблюдалось во всех точках центральной ямки, независимо от направления радиусов и расстояния от центра, колеблясь в пределах освещенностей  $0,5 - 3,5 \times 10^{-8}$  лк у разных наблюдателей. Область освещенностей, при которых наблюдалась флуктуация, неравномерна в разных точках сетчатки, как это видно из таблицы. Но эта неравномерность случайного характера: при вычислении средних данных результатов за все экспериментальные дни она сглаживается, и в среднем мы имеем область освещенности, равную  $1,3 \times 10^{-8}$  лк, при которой наблюдается флуктуация.

Это видно из приводимых ниже рис. 4 и 5, на которых нанесены средние значения  $E$ , полученные для трех наблюдателей для точек,



расположенных на кругах, соответствующих расстоянию в 40' (рис. 4) и 120' (рис. 5). На этих же рисунках штриховкой обозначена область



120' от центра

Рис. 5

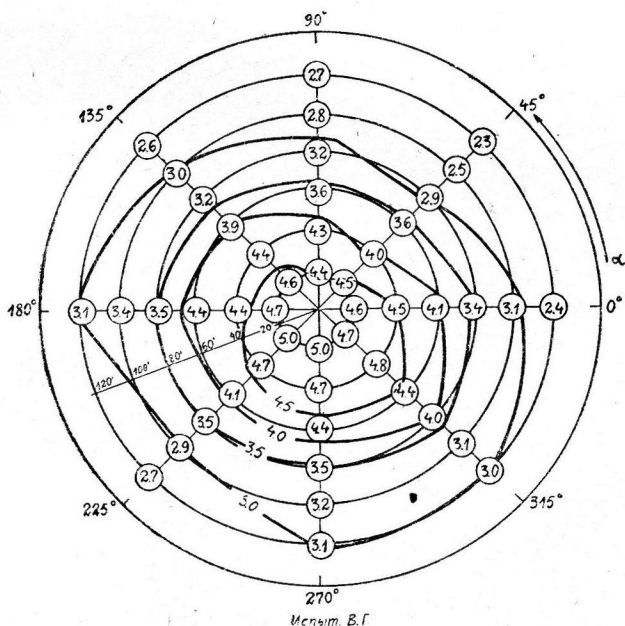


Рис. 6

освещенностей на зрачке, при которых наблюдалась флуктуация. Из-за отсутствия места не приводятся остальные 4 графика, высчи-

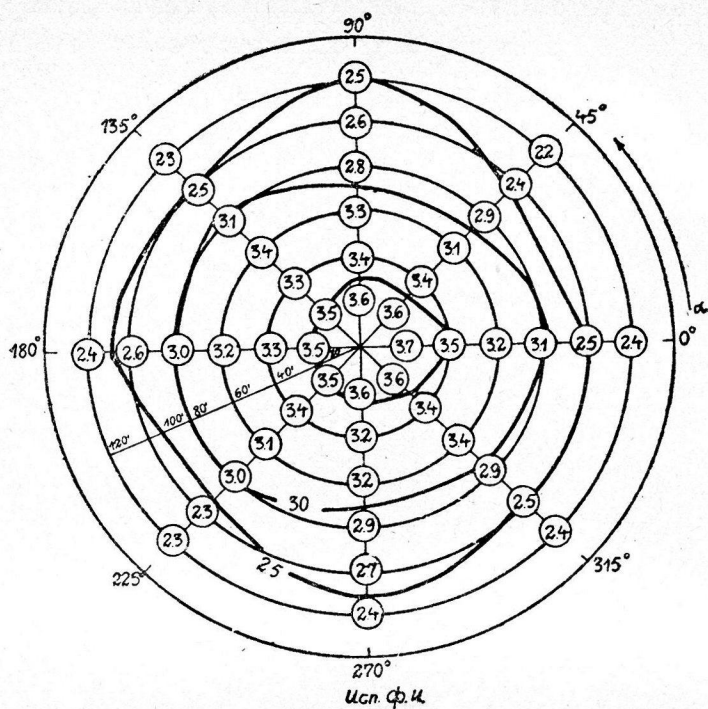


Рис. 7

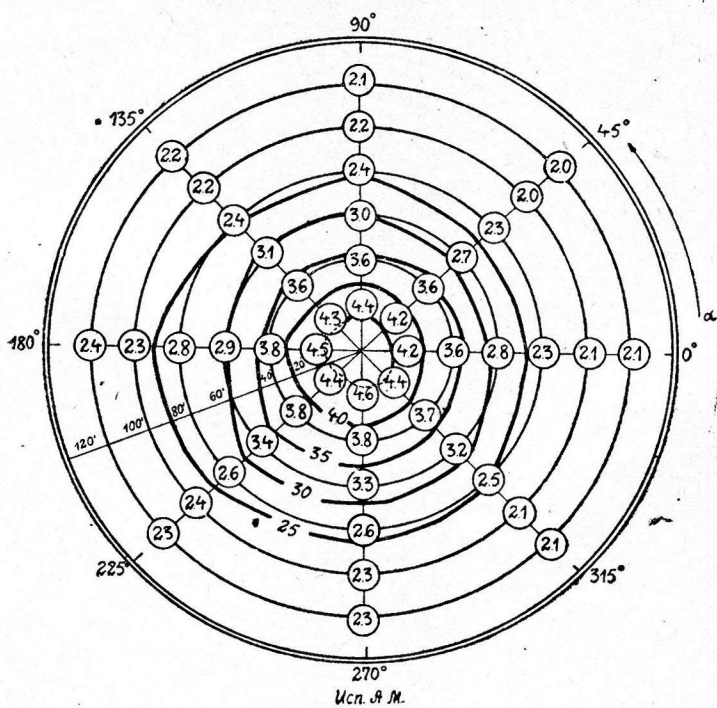


Рис. 8

ТАБЛИЦА 4

## Направление радиуса в градусах

| Расстояние от точки до центра | В. Г. |     |     |      |      |      |      | Ф. И. |         |     |     |     |      |      | А. М. |      |      |         |     |     |     |
|-------------------------------|-------|-----|-----|------|------|------|------|-------|---------|-----|-----|-----|------|------|-------|------|------|---------|-----|-----|-----|
|                               | 0°    | 45° | 90° | 135° | 180° | 225° | 270° | 315°  | Среднее | 0°  | 45° | 90° | 135° | 180° | 225°  | 270° | 315° | Среднее |     |     |     |
|                               | 0°    | 45° | 90° | 135° | 180° | 225° | 270° | 315°  | Среднее | 0°  | 45° | 90° | 135° | 180° | 225°  | 270° | 315° | Среднее |     |     |     |
| 20'                           | 4,7   | 4,7 | 4,7 | 5,8  | 5,4  | 5,1  | 4,7  | 4,7   | 5,0     | 4,1 | 3,8 | 4,4 | 3,8  | 3,8  | 3,8   | 3,8  | 4,4  | 3,9     | 3,8 | 4,4 | 4,7 |
| 40'                           | 4,1   | 4,4 | 4,4 | 4,7  | 4,7  | 4,1  | 4,1  | 4,1   | 4,3     | 3,6 | 3,6 | 3,6 | 3,3  | 3,6  | 3,6   | 3,3  | 3,8  | 3,5     | 3,8 | 3,8 | 3,8 |
| 60'                           | 3,8   | 3,8 | 4,4 | 3,8  | 4,1  | 3,8  | 3,8  | 3,4   | 3,8     | 3,3 | 3,6 | 3,6 | 3,3  | 3,3  | 3,6   | 3,6  | 3,3  | 3,5     | 3,6 | 3,3 | 2,8 |
| 80'                           | 3,1   | 3,3 | 3,6 | 3,3  | 3,8  | 3,6  | 3,1  | 2,9   | 3,0     | 3,1 | 3,3 | 3,1 | 3,1  | 3,1  | 3,3   | 3,1  | 2,7  | 3,1     | 2,2 | 2,4 | 2,5 |
| 100'                          | 2,4   | 2,9 | 3,1 | 3,1  | 2,9  | 3,1  | 2,7  | 2,7   | 2,8     | 2,4 | 2,5 | 2,5 | 2,7  | 2,4  | 2,5   | 2,5  | 2,7  | 2,5     | 2,1 | 1,9 | 2,2 |
| 120'                          | 2,1   | 2,5 | 2,7 | 2,4  | 2,2  | 2,9  | 2,4  | 2,2   | 2,4     | 2,1 | 2,2 | 2,5 | 2,2  | 2,2  | 2,4   | 2,2  | 2,1  | 2,3     | 1,9 | 2,1 | 2,2 |
| Среднее                       | 3,3   | 3,6 | 3,8 | 3,9  | 3,9  | 3,8  | 3,5  | 3,3   |         | 3,1 | 3,2 | 3,3 | 3,1  | 3,1  | 3,2   | 3,1  | 3,0  |         | 2,8 | 3,0 | 3,1 |

танные таким образом для всех остальных расстояний от центра (20—100').

Область физиологической флуктуации на всех рисунках равномерно распределена независимо от направления радиуса и равна в среднем  $1,3 \cdot 10^{-8}$  лк.

Результаты исследования распределения чувствительности в исследованной нами области сетчатки приведены в табл. 4 и рис. 6, 7 и 8. В таблице помещены значения величины  $E$ , полученные в течение одного экспериментального дня для каждого наблюдателя, в рисунках — средние значения величины  $E$  для каждой исследованной точки из десяти экспериментальных дней каждого наблюдателя. Так же как и предыдущие, эти данные излагаются в величине освещенности на зрачке без постоянного множителя в  $10^{-8}$  лк.

Графики на рисунках построены так: цифры в каждом маленьком кружке дают значение величины  $E$ , полученное для каждой точки радиуса, соответственно ее расстоянию от центра. Направление радиусов обозначено в градусах, расстояние от центра отмечено в минутах на линии, проведенной на  $210^\circ$ . Жирными линиями обозначены места одинаковой чувствительности разных точек сетчатки, полученные методом графической интерполяции.

Как видно из таблицы и рисунков, у всех наблюдателей обнаруживается непрерывное снижение порога по мере

перехода от центра фовеа к ее периферии и далее в область желтого пятна независимо от направления радиуса.

Величина этого снижения колеблется у разных наблюдателей: у В. Г. порог между 20 и 120' снижается в 1,7 раза, у Ф. И. — в 1,5 раза, и А. М. — в 2,2 раза. Также различны абсолютные значения порога у разных наблюдателей для разных точек исследованной области. Из рассмотрения рисунков видно, что в различных направлениях радиусов получены неодинаковые значения порога. Между прочим у двух наблюдателей порог при том же удалении от центра ниже в верхней половине сетчатки, чем в нижней. Разница в величине  $E$  для нижней и верхней половин сетчаток невелика, но она имеет место для всех точек, независимо от их расстояния от центра.

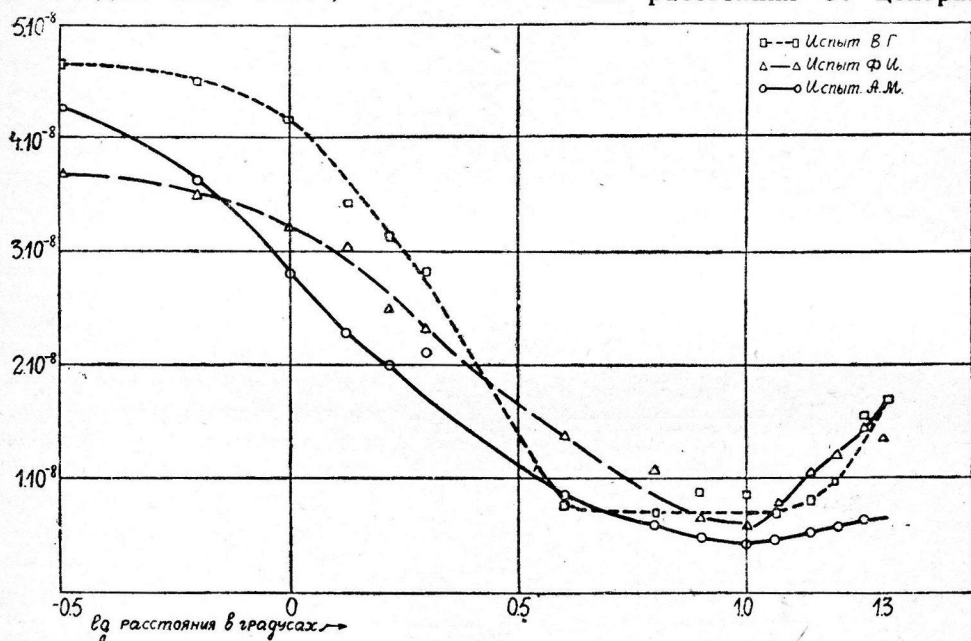


Рис. 9

У третьего наблюдателя эта разница не обнаружена. Зоны одинаковой чувствительности лежат не концентрично, а распределение их индивидуально у каждого из троих наблюдателей. Помимо фовальной области и прилежащей к ней части желтого пятна у этих же наблюдателей исследовано распределение чувствительности сетчатки в направлении радиуса  $0^\circ$  (височная горизонталь) на протяжении от  $4$  до  $20^\circ$  от центра.

Эти измерения любезно проведены Н. А. Никольской на другой экспериментальной установке,<sup>1</sup> где порог определялся после предварительной полтора часовой адаптации не методом гашения, а путем постепенного усиления яркости белой точки до момента ее различения при фиксации неподвижной красной точки. Белая точка была видна наблюдателю под углом в  $2'$ .

<sup>1</sup> На этой установке в лаборатории ведется работа по изучению влияния времени предварительной адаптации на быстроту восприятия источников света слабой интенсивности. Подробное описание установки и полученных результатов будет опубликовано Л. Н. Гассовским и Н. А. Никольской в ближайшем времени.



На рис. 9 дается распределение величины  $E$  у каждого из наблюдателей по горизонтали височной части сетчатки от  $20'$  до  $20^\circ$  от центра.

По оси абсцисс отложены логарифмы расстояния от центра в градусах, по оси ординат величина  $E$ . Из кривых видно, что у каждого из наблюдателей мы получили по мере перехода от центра и периферии плавное снижение величины  $E$ , т. е. возрастание чувствительности к белому свету.

До  $4^\circ$  от центра ( $\lg 0,6$ ) порог снижается быстрее, далее это снижение идет медленнее, достигая максимума между  $8-12^\circ$ , а затем начинается повышение порога.

В связи с последними работами М. А. Севрюгиной и Б. М. Теплова (3) и более ранними наблюдениями Fick и Piper об уменьшении абсолютных значений величины порога при наличии нескольких пороговых раздражений нами проведена серия опытов для определения величины этой зависимости в наших условиях опыта при малых угловых размерах объектов наблюдения, изображения которых находились в фoveальной области.

В приводимой ниже табл. 5 дана величина порога, полученная на каждом из трех наблюдателей при измерении ее при наличии восьми и одной точки в поле зрения наблюдателя (кроме фиксационной точки). Величина  $E$  дается без постоянного множителя  $10^{-8}$ . Исследование величины  $E$  на восьми и одной точке на каждом наблюдателе проводилось в течение одного экспериментального дня.

ТАБЛИЦА 5

| Инициалы испы-<br>туемых | Расстояние от центра | Восемь точек в поле зрения      |     |     |      |      |      |      |      |         | 1 точка в поле зрения |     |     |      |      |      |      |      |         |
|--------------------------|----------------------|---------------------------------|-----|-----|------|------|------|------|------|---------|-----------------------|-----|-----|------|------|------|------|------|---------|
|                          |                      | Направление радиусов в градусах |     |     |      |      |      |      |      |         |                       |     |     |      |      |      |      |      |         |
|                          |                      | 0°                              | 45° | 90° | 135° | 180° | 235° | 270° | 315° | Среднее | 0°                    | 45° | 90° | 135° | 180° | 235° | 270° | 315° | Среднее |
| В. Г.                    | 40'                  | 4,4                             | 3,4 | 3,8 | 3,6  | 4,1  | 4,4  | 4,1  | 4,1  | 4,0     | 4,7                   | 4,1 | 4,4 | 4,4  | 4,1  | 5,0  | 4,7  | 4,7  | 4,5     |
|                          | 60'                  | 3,3                             | 2,9 | 3,1 | 3,3  | 3,6  | 3,6  | 3,8  | 3,6  | 3,4     | 4,7                   | 3,1 | 3,8 | 4,4  | 4,7  | 4,4  | 3,8  | 4,4  | 4,2     |
|                          | 80'                  | 3,1                             | 2,5 | 2,9 | 2,9  | 3,1  | 3,1  | 3,3  | 3,1  | 3,0     | 3,8                   | 2,9 | 3,1 | 3,6  | 3,6  | 3,8  | 3,6  | 4,1  | 3,6     |
|                          | 100'                 | 2,1                             | 2,1 | 2,4 | 2,2  | 2,7  | 2,5  | 2,7  | 2,5  | 2,4     | 3,1                   | 2,2 | 2,9 | 2,9  | 3,8  | 3,6  | 2,7  | 3,3  | 3,1     |
|                          | 120'                 | 2,4                             | 1,8 | 2,2 | 2,2  | 2,5  | 2,2  | 2,5  | 2,5  | 2,3     | 2,7                   | 1,8 | 2,9 | 2,2  | 3,6  | 3,1  | 2,9  | 2,7  | 2,7     |
| Ф.И.                     | 40'                  | 3,1                             | 3,3 | 3,3 | 3,3  | 3,1  | 3,3  | 2,9  | 3,3  | 3,2     | 3,8                   | 3,8 | 4,1 | 3,1  | 3,8  | 3,8  | 3,8  | 4,1  | 3,8     |
|                          | 60'                  | 3,3                             | 3,1 | 3,1 | 3,1  | 3,1  | 3,1  | 3,1  | 2,1  | 3,1     | 3,8                   | 3,4 | 4,1 | 3,8  | 4,1  | 4,1  | 3,6  | 4,1  | 3,9     |
|                          | 80'                  | 2,5                             | 2,4 | 2,4 | 2,5  | 2,5  | 2,5  | 2,5  | 2,5  | 2,5     | 3,6                   | 3,6 | 4,1 | 3,8  | 3,8  | 3,6  | 3,8  | 3,8  | 3,8     |
|                          | 100'                 | 2,5                             | 2,2 | 2,4 | 2,5  | 2,5  | 2,2  | 2,7  | 2,2  | 2,4     | 2,9                   | 2,9 | 3,3 | 3,1  | 4,1  | 3,1  | 3,1  | 2,7  | 3,2     |
|                          | 120'                 | 2,2                             | 2,2 | 2,5 | 2,5  | 2,2  | 2,4  | 2,5  | 2,5  | 2,4     | 3,0                   | 2,5 | 3,3 | 3,3  | 3,3  | 3,1  | 3,1  | 2,5  | 3,0     |
| А.М.                     | 40'                  | 3,1                             | 3,3 | 3,6 | 3,6  | 3,3  | 3,8  | 3,8  | 3,6  | 3,5     | 3,6                   | 5,0 | 3,3 | 3,6  | 3,6  | 3,8  | 5,4  | 3,8  | 4,0     |
|                          | 60'                  | 2,7                             | 2,7 | 2,9 | 3,1  | 2,7  | 3,1  | 3,3  | 3,1  | 2,9     | 3,6                   | 2,9 | 3,1 | 3,6  | 3,3  | 3,3  | 3,6  | 3,6  | 3,3     |
|                          | 80'                  | 2,2                             | 2,1 | 2,1 | 2,2  | 2,4  | 2,4  | 2,4  | 2,2  | 2,2     | 3,1                   | 3,1 | 3,6 | 3,3  | 3,8  | 3,6  | 3,3  | 2,9  | 3,3     |
|                          | 100'                 | 1,8                             | 1,8 | 1,8 | 1,9  | 2,2  | 2,2  | 2,2  | 1,9  | 1,9     | 2,1                   | 1,9 | 2,4 | 2,7  | 2,7  | 2,5  | 2,5  | 2,5  | 2,4     |

Из этой таблицы видно, что независимо от направления радиуса и расстояния от центра во всей исследованной нами области величина порога на белый свет при одной точке выше, т. е. чувствительность ниже, чем при наличии восьми точек в поле зрения.

В среднем порог в области центральной ямки при определении его на одной точке равен  $3,5 \cdot 10^{-8}$  лк, при определении его на восьми точках в поле зрения он равен  $2,6 \cdot 10^{-8}$  лк, т. е. в первом случае он на 34% выше, чем во втором. Следовательно мы можем принять, что закономерность

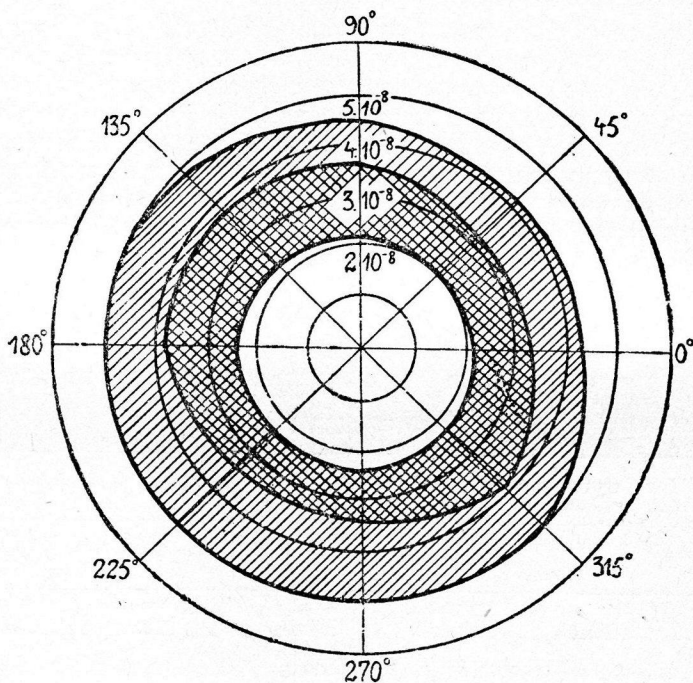


Рис. 10

зависимости величины порога от числа пространственно раздельных пороговых раздражений, установленная Севрюгиной и Тепловым для периферического зрения, имеет место и для области центральной ямки во всех направлениях радиуса и на различном расстоянии от центра.

Весьма интересно увеличение зоны физиологической флуктуации при наблюдении одной точки вместо восьми. В то время как при наблюдении восьми точек физиологическая флуктуация наблюдается в среднем при добавочной освещенности до  $1,3 \times 10^{-8}$  лк, считая от пороговой величины, при наблюдении одной точки эта физиологическая флуктуация имеет место при добавочной освещенности до  $2,4 \cdot 10^{-8}$  лк, т. е. зона физиологической флуктуации возрастает почти в 2 раза. Это явление иллюстрируется рис. 10, где внутренний круг — величина порога по разным радиусам, перекрестная штриховка — зона флуктуации при восьми точках наблюдения, а штриховка в одном направлении показывает ту добавочную зону флук-

туации, которая получена при наблюдении на одной точке. Данные рисунка — это среднеарифметические значения порога и зоны физиологической флуктуации, полученные для троих наблюдателей на расстоянии 100' от центра.

Изложенные нами результаты распределения чувствительности в центре сетчатки расходятся с таковыми, полученными Kries (1). Согласно его общеизвестной кривой, чувствительность возрастает на расстоянии  $2^\circ$  от центра в 16 раз, на расстоянии  $4^\circ$  — в 64 раза. Мы же получили увеличение чувствительности на расстоянии  $2^\circ$  в 2 раза, на расстоянии  $4^\circ$  — в 4 раза. Причины этого расхождения лежат в различии экспериментальной методики. Kries работал с бело-голубыми квадратами, видимыми под углом в  $0,35^\circ$ . Столь значительное снижение при переходе от центра и периферии, полученное Kries, следует отнести за счет цветности его объектов. Как известно, чувствительность весьма различно меняется в зависимости от цветности объекта. По данным того же автора на расстоянии  $2,5^\circ$  от центра чувствительность возрастает для голубого цвета в 64 раза, для желтого — в 9 раз, а для красного — она понижается по сравнению с центром. Позднейшие исследователи указали примерно ту же зависимость. Мы работали при цветовой  $t^\circ$  источников света в 2 300  $\mu$ . Характер нашей спектральной кривой должен был дать иную зависимость величины  $E$  в зависимости от расстояния от центра в том направлении, в каком это и было нами наблюде-

### Выводы

1. Величина порога для белого света в фовеальной области не является постоянной у одного и того же наблюдателя. Она колеблется в пределах 20—40% в разные дни.

2. Наблюдеено явление физиологической флуктуации во всей исследованной области сетчатки при работе со светом слабой интенсивности. Физиологическая флуктуация появляется при одновременном наблюдении восьми точек при освещенности на  $1,3 \cdot 10^{-8}$  лк, при наблюдении одной точки при освещенности на  $2,4 \cdot 10^{-8}$  лк большей, чем величина абсолютного порога.

3. Величина порога на белый свет на расстоянии 20' от центра равна  $3,6$  —  $4,7 \cdot 10^{-8}$  лк, на расстоянии 60' она равна  $3,0$  —  $4,0 \cdot 10^{-8}$  лк, на расстоянии  $2^\circ$  от центра величина порога колеблется от 2,0 до  $2,8 \cdot 10^{-8}$  лк.

Порог непрерывно снижается по мере перехода от центра центральной ямки к ее периферии и дальше в область желтого пятна, независимо от направления радиуса. Величина порога в 1,5 — 2,2 раза ниже на расстоянии  $2^\circ$  от центра, чем на расстоянии 20' от центра.

4. Величина порога неодинакова в различном направлении радиусов.

5. Зоны одинаковой чувствительности в фовеальной части сетчатки лежат не концентрично, а смещены у разных наблюдателей различно.

6. Снижение порога до  $4^\circ$  идет быстро, по мере дальнейшего удаления от центра снижение идет медленно. Наиболее низкий порог наблюден на расстоянии 8— $12^\circ$  от центра, затем он снова повышается.

7. Величина порога на 35% ниже при определении его при восьми точках в поле зрения, чем при определении его на одной точке.

Поступило в редакцию  
10 января 1936 г.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Kries. Ztschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. 1897, 15, 321. —
2. Самсонова. Физiol. ж. СССР, 1935, 19, № 6. — 3. М. А. Севрюгина и Б. М. Теплов. Зависимость абсолютного порога от количества пространственно раздельных раздражений. Зрительные ощущения и восприятия. Соцэкгиз, 1935.

## DIE VERTEILUNG DER NETZHAUTEMPFLINDLICHKEIT IM GEBIET DES GELBEN FLECKES

Von W. G. Samsonowa

Aus dem staatlichen optischen Institut. Leningrad

In der vorliegenden Arbeit ist die Empfindlichkeitsverteilung der Netzhaut für weisses Licht in acht Radiusrichtungen im Gebiet des Zentrums und des sich daran anschliessenden gelben Fleckes untersucht. Die Untersuchung ist an verschiedenen hellen Punkten vorgenommen, welche unter einem Gesichtswinkel von  $2'$  auf acht Radien in gleichem Abstand voneinander ( $20'$ ) angeordnet waren. Die Beobachtung wurde bei Fixierung eines roten Punktes, welcher sich im Mittelpunkt der Anordnung befand, durch das Auge durchgeführt. Die Schwellenbestimmung geschah mittels der Auslöschmethode bei einer Exposition der Punkte von 10 Sekunden.

Im Verlauf der Untersuchungen wurde festgestellt:

1. Der Schwellenwert für weisses Licht im Fovea centralis ist für ein und denselben Beobachter nicht konstant. Er schwankt an verschiedenen Tagen in den Grenzen von 20—40%.

2. Es wurde die Erscheinung einer physiologischen Fluktuation in dem ganzen untersuchten Gebiet beim Arbeiten mit schwachem Licht beobachtet. Die physiologische Fluktuation tritt bei gleichzeitiger Beobachtung von acht Punkten bei einer Beleuchtungsstärke von  $1,3 \cdot 10^{-8}$  Lux auf; bei Beobachtung eines Punktes bei einer Beleuchtungsstärke von  $2,4 \cdot 10^{-8}$  Lux ist sie grösser als der absolute Schwellenwert.

3. Der Schwellenwert für weisses Licht im Abstand von  $20'$  vom Zentrum ist gleich  $3,6—4,7 \cdot 10^{-8}$  Lux, bei einem Abstand von  $60'$  ist er gleich  $3,0—4,0 \cdot 10^{-8}$  Lux und bei einem Abstand von  $2^\circ$  vom Zentrum schwankt er von 2,0 bis  $2,8 \cdot 10^{-8}$  Lux. Der Schwellenwert nimmt dauernd ab, wenn man vom Mittelpunkt der Augenpapille zu ihrer Peripherie und weiter in das Gebiet des gelben Fleckes geht und zwar unabhängig von der Radiusrichtung. Der Schwellenwert ist in einem Abstand von  $2^\circ$  etwa 1,5 bis 2,2 mal geringer als im Abstand von  $20'$  vom Mittelpunkt.

4. Der Schwellenwert ist in verschiedenen Radiusrichtungen nicht derselbe.

5. Die Zone gleicher Empfindlichkeit in dem Fovea centralis der Netzhaut liegt nicht konzentrisch, sondern uneinheitlich bei verschiedenen Beobachtern verschieden.

6. Die Verkleinerung der Schwelle geht bis  $4^\circ$  schnell, bei weiterer Entfernung vom Zentrum langsam. Der minimale Schwellenwert lässt sich in einer Entfernung von  $8—12^\circ$  vom Zentrum beobachten, sodann tritt wieder eine Erhöhung ein.

7. Der Schwellenwert ist bei der Bestimmung mit acht Punkten im Gesichtsfeld um 35% geringer, als bei Bestimmung mit einem Punkt.



## К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ ОРГАНА СЛУХА ПРИ УТОМЛЕНИИ<sup>1</sup>

А. И. Бронштейн

Из физиологического отдела (нач. — Д. И. Шатенштейн) Научно-исследовательского испытательного санитарного ин-та РККА

Исследование состояния органа слуха, подвергшегося воздействию звука большой интенсивности, представляет значительный интерес не только с точки зрения изучения закономерности в изменении уровня чувствительности его, но и с практической стороны в смысле выявления допускаемых пределов этого воздействия для обоснования профилактических мероприятий.

Из показателей, характеризующих функциональное состояние органа слуха, чаще всего исследуется острота слуха, которая определяется минимальной интенсивностью звука данной высоты, способной вызвать ощущение.

Многие авторы исследовали колебания остроты слуха в течение дня у рабочих так называемых шумовых профессий. Результаты получались разнородные, даже если исследовались рабочие одного и того же цеха. При одном обследовании наблюдались значительные повышения порогов, при другом они оставались стабильными, а в некоторых случаях обнаруживалась тенденция к их понижению.

Ограничимся одним примером. Лебединский (1) не обнаружил у лиц, работающих с авиационными моторами, падения остроты слуха. Темкин (2) также не обнаружил у испытателей авиомоторов ее закономерных колебаний, вместе с тем Темкиным же было установлено, что среди лиц, занятых несколько лет в этой профессии, очень высок процент функциональных поражений органа слуха.

Повидимому обычное исследование остроты слуха не позволяет вскрыть исчерпывающей картины сдвигов в функциональном состоянии слухового аппарата. Восстановление порога после прекращения чрезмерно сильного воздействия еще не обозначает полной реституции органа слуха. Возможно более полное функциональное исследование лиц, подвергающихся такому воздействию, может помочь установить сдвиги, остающиеся необнаруженными.

Из существующих проб мы остановились на исследовании способности слухового аппарата менять уровень своей возбудимости.

Понижение чувствительности во время воздействия звука и восстановление ее в тишине — адаптация уха — может быть охарактеризована как степень изменения порогов, так и быстротой этих изменений. Удобнее пользоваться временными показателями, в частности результатами измерения продолжительности периода восстановления первоначальной чувствительности органа слуха после выслушивания им в течение определенного и постоянного промежутка времени стандартного по характеру и интенсивности звука.

<sup>1</sup> Доложено на Всесоюзной акустической конференции 1—2 декабря 1935 г.

Подобной пробой пользовались при исследовании состояния органа слуха больных [Бондаренко (3)] и для отсеивания лиц с повышенной чувствительностью органа слуха к действию шума при приеме на лётную службу [Воячек (4)]. Нас эта проба интересовала как показатель, характеризующий функциональное состояние слухового аппарата.

### Методика

Для проведения опытов нами использовано следующее устройство. Переменный ток звуковой частоты, вырабатываемый ламповым генератором, работающим достаточно устойчиво, может быть по желанию отведен в одну из цепей, из которых одна служит для измерения порогов, другая — для воздействия на ухо стандартным звуком. Пороги измеряются термофонной установкой, разработанной проф. С. Н. Ржевским (5). Тонкий в 0,001 мм платиновый листок, смонтированный в телефонной капсуле, подогревается постоянным током силой в 1,0 А. Через этот листок пропускается переменный ток требуемой частоты. Прохождение переменного тока вызывает колебания температуры листка, вследствие чего наступает периодическое расширение прилегающего к листку слоя воздуха, порождающее звук. Напряжение переменного тока регулируется аттенуатором. Он рассчитан так, что перемещение движка на одну ступень вызывает изменение силы звука на 2 децибела. Цепи постоянного и переменного токов защищены друг от друга дросселем и конденсатором. Ток в обеих цепях контролируется приборами. Переменный ток можно по желанию периодически выключать.

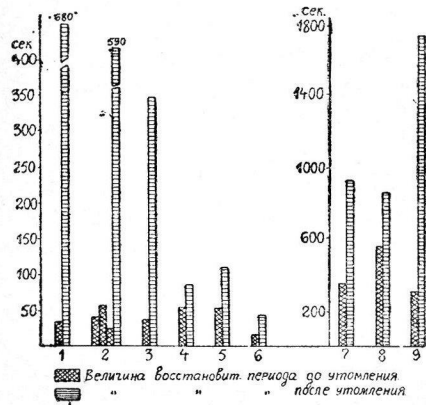


Рис. 1. Время восстановления первоначальной чувствительности утомленного и не утомленного уха после воздействия на него стандартным звуком. Последние три опыта проведены над лицами с повышенной реакцией на звук.

Порядок проведения опытов был следующий: производилось многократное изменение порога восприятия определенного тона, до получения подряд нескольких одинаковых показаний. Затем к уху прикладывался телефон, издающий тон той же высоты, но стандартной для данного опыта громкости. Ровно через 2 минуты ток в цепи, идущей к телефону, прерывался. Испытуемый прикладывал к уху взамен телефона термофон, и на секундомере отмечался момент, когда он впервые начинал слышать тон пороговой интенсивности.

После этого испытуемый подвергался акустическому воздействию, влияние которого изучалось. Когда признаки утомления (повышение порога, шум в ушах) исчезали, вновь производилась вышеописанная проба и измерялась величина периода восстановления первоначальной чувствительности уха после выслушивания стандартного звука.

### Результаты

Нами были проведены опыты, в которых изучалось действие на орган слуха чистых тонов разной интенсивности (рис. 1).

Из рис. 1 совершенно отчетливо видно, что даже после того как другие признаки утомления органа слуха исчезли и пороги восстановились, описанная функциональная проба позволила обнаружить значительные изменения в состоянии слухового аппарата.

Способность менять уровень возбуждения является свойством всех органов чувств. Без этой способности невозможно было бы приспосабливаться к меняющимся условиям.

ТАБЛИЦА 1  
Характеристика примененных звуков (к рис. 1)

| № опыта . . . . .                                      | 1   | 2   | 3   | 4   | 5   | 6    | 7   | 8   | 9    |
|--------------------------------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|------|-----|-----|------|
| Высота тона в герцах . . .                             | 800 | 800 | 800 | 800 | 800 | 1000 | 800 | 800 | 2000 |
| Громкость станд. звука<br>в децибелах . . . . .        | 94  | 94  | 91  | 86  | 86  | 91   | 94  | 94  | 95   |
| Продолжительность воздей-<br>ствия в минутах . . . . . | 2   | 2   | 2   | 2   | 2   | 2    | 2   | 2   | 2    |
| Громкость утомляющего<br>звука в децибелах . . .       | 114 | 103 | 104 | 101 | 101 | 101  | 110 | 104 | 107  |
| Продолжительность воздей-<br>ствия в минутах . . . . . | 15  | 10  | 5   | 5   | 5   | 5    | 5   | 2   | 5    |

Измеряя скорость восстановления чувствительности адаптированного к звуку органа слуха, мы исследуем тонкую и подвижную функцию. При воздействии слишком сильных раздражений эта функция может претерпеть изменения. Сдвиг наших показателей обнаруживает наличие этих изменений в утомленном органе слуха.

Исследуя много раз подряд время восстановления чувствительности органа слуха, адаптированного к звуку определенной высоты и громкости, мы не наблюдали нарастания времени восстановления.

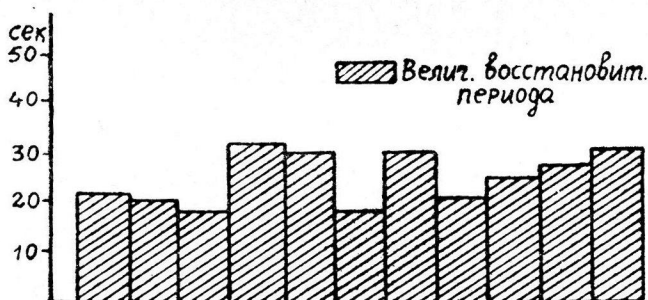


Рис. 2. Столбиками обозначено время восстановления первоначальной чувствительности органа слуха, подвергавшегося много раз подряд одномоментному воздействию тона в 1970 герц, громкостью в 91 децибел. Интервалы между воздействиями были равны 5 мин.

После того как действие агента, вызывавшего понижение чувствительности, прекращалось, по прошествии короткого времени чувствительность восстанавливалась, и слуховой аппарат приходил опять в первоначальное состояние. При повторном воздействии орган слуха реагировал на тот же агент примерно так же, как и в первый раз.

Иное происходило, если орган слуха слишком долго подвергался воздействию, или же звук был слишком силен. В этом случае процесс восстановления чувствительности носил затяжной характер, но даже после его завершения орган слуха долго не приходил в первоначальное состояние и реагировал иначе чем обычно на действующий короткий время и умеренный по интенсивности раздражитель.

Изменение реакции органа слуха при утомлении сказывается как в нарастании абсолютной величины восстановительного периода, так и в неравномерности его. В опытах, представленных в табл. 1 черными столбиками, мы имеем налицо как-раз такую реакцию.

## Опыт практического применения

Описанный выше метод был использован для характеристики состояния слухового аппарата группы лиц обслуживающих механизм, издающий шум, громкость которого была порядка 85 децибел, а основное количество звуковой энергии падало на высоты ниже 1000 герц.

Стандартным звуком во время всех этих опытов был тон в 500 герц громкостью в 94 децибела, воздействующий на ухо 2 минуты. Время восстановления первоначальной чувствительности органа слуха измерялось или в дни, когда испытуемые не работали, или же по утрам перед работой. Те же измерения повторно производились через  $1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$  часа после двухчасовой работы с механизмом, когда другие

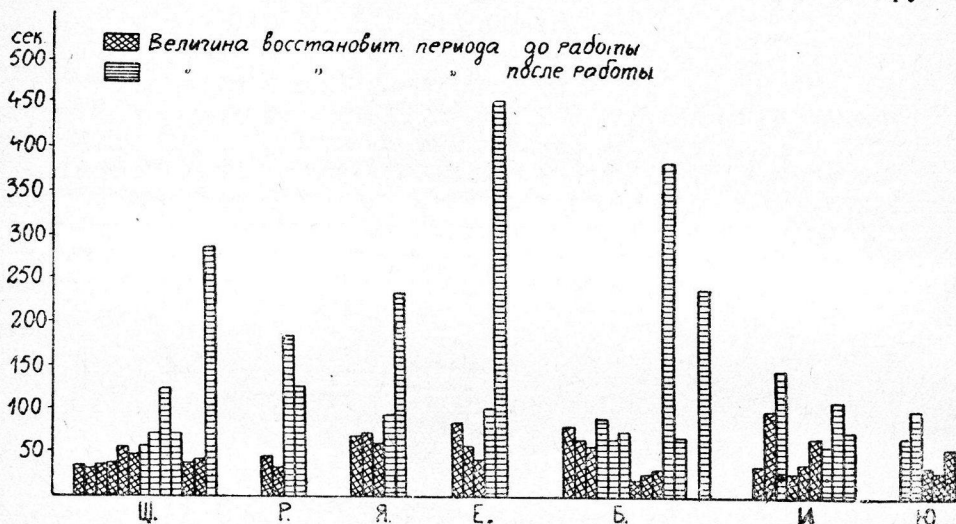


Рис. 3. Время восстановления первоначальной чувствительности утомленного и не утомленного уха после воздействия на него стандартным звуком.

признаки утомления уже не обнаруживались (рис. 3). Работа проводилась совместно с врачом Л. И. Богинь м. Проведению опытов помогала лаборантка О. Н. Мартынова.

Результаты опытов, представленные на рис. 3, по своему характеру подобны результатам опытов с чистыми тонами. Опыты, проведенные до работы, аналогичны опытам, представленным на рис. 2. В опытах же, проведенных после работы, мы наблюдаем как увеличение абсолютной величины, так и резкие колебания в величине времени восстановления не только у разных испытуемых, но и у одних и тех же лиц.

Это говорит за то, что в данном случае имело место действительное утомление слухового аппарата.

Предложенная методика дала возможность обнаружить сдвиги, происшедшие в результате этого утомления.

## Выводы

1. Время восстановления первоначальной чувствительности после выслушивания звука, высота, интенсивность и продолжительность воздействия которого вызывают изменения уровня возбудимости органа слуха не утомляя его, может служить одним из показателей функционального состояния слухового аппарата.



2. Признаком того, что звук не вызвал утомления, может служить быстрое восстановление чувствительности и отсутствие выраженного кумулятивного действия.

3. Проба на восстановление, сделанная при состоянии утомления даже через значительный промежуток времени после прекращения действия, утомляющего объект, дает показатели, характеризующиеся как замедлением хода восстановительного процесса, так и резкими колебаниями в величине восстановительного периода.

4. Таким образом предложенная методика может явиться средством обнаружения таких изменений функционального состояния органа слуха, вызванных интенсивными звуками, которые до сих пор оставались скрытыми.

Поступило в редакцию  
13 февраля 1936 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Лебединский. Цит. по ст. Сапер А. А. и Гершуни Г. В. Гиг., безоп., и патол. труда, 1924, № 4, 3. — 2. Темкин Я. С. Профессиональная глухота. Москва, 1931. — 3. Бондаренко А. Т. Журн. ушных болезней, 1925, № 9—10. — 4. По Хилову К. Л. Военно-сан. дело, 1935, № 3. — 5. Ржевкин С. И. Слух и речь в свете современных физических исследований. Москва, 1928. — 6. Бронштейн И. М. и Фрейман Л. С. Журн. технической физики, т. IV, в. 10.

## ZUR CHARAKTERISTIK DES FUNKTIONALEN ZUSTANDES DES GEHÖRORGANES BEI ERMÜDUNG

Von A. I. Bronstein

(Aus der physiologischen Abteilung (Leiter — D. I. Schattenstein) des sanitären Forschungs und Versuchsinstitutes der Roten Armee)

Es war die Ansicht geäußert worden, dass die widersprechenden Ergebnisse, welche bei der Untersuchung des Zustandes des Gehörorgans nach der Arbeit in lauten Betrieben erhalten waren, von Mängeln in der Methodik abhängen. Neben dem Reizniveau des Hörapparates muss man auch noch andere Eigenschaften untersuchen, welche seinen Zustand charakterisieren, vor allem seine Fähigkeit, die Reizbarkeit nach akustischer Einwirkung wiederherzustellen.

Die Versuchsergebnisse sind in Fig. 1, 2 und 3 dargestellt. Die Zeit, welche zur Wiederherstellung der durch Einwirkung eines Standardtones auf ein noch nicht ermüdetes Gehörorgan herabgesetzten Empfindlichkeit erforderlich ist, ist durch die kreuzgestrichelten Säulen angegeben. Durch die horizontalgestrichenen Säulen ist dieselbe Grösse nach Einwirkung desselben Tones auf Gehörorgane angegeben, welche vorher entweder durch laute Töne (Fig. 1) oder Betriebslärm ermüdet waren.

Die erhaltenen Resultate gestatten, folgende Schlüsse zu ziehen:

1. Die Zeit zur Wiederherstellung der ursprünglichen Empfindlichkeit des Gehörorgans nach dem Anhören eines Tones, dessen Höhe, Stärke und Einwirkungsdauer eine Änderung des Reizniveaus bewirkt, kann als einer der Gradmesser für den funktionalen Zustand des Hörapparates dienen.

2. Als ein Zeichen dafür, dass der Ton keine Ermüdung hervorgerufen hat, kann eine schnelle Wiederherstellung der Empfindlichkeit und das Fehlen einer deutlich ausgeprägten kumulativen Wirkung dienen.

3. Die Prüfung der Wiederherstellungsfrist, welche im Zustand der Ermüdung vorgenommen wird, gibt auch erhebliche Zeit, nachdem die Wirkung des ermüdenden Objektes aufgehört hat, andere Werte. Diese äussern sich darin, dass der Gang des Wiedernerstellungsprozesses verlangsamt ist und die Dauer der Wiederherstellungsperiode in bedeutenden Grenzen schwankt.

4. Demzufolge kann die vorgeschlagene Methode dazu dienen, die Veränderungen des funktionalen Zustandes des Gehörorgans aufzudecken, welche durch starke Töne verursacht sind, und die bisher verborgen geblieben sind.

---

## О СЕНСИБИЛИЗИРУЮЩЕМ ВЛИЯНИИ ЗВУКОВЫХ РАЗДРАЖЕНИЙ НА ОРГАН СЛУХА<sup>1</sup>

А. И. Бронштейн

Из физиологического отдела (нач. — Д. И. Шатенштейн) Научно-исследовательского испытательного санитарного ин-та РККА.

Порог возбудимости органа слуха, т. е. та минимальная величина физического агента, которая способна вызвать ощущение, является важнейшим показателем, характеризующим функцию слухового аппарата.

Естественно, что вопрос о постоянстве этого показателя (для определенного тона) не мог не интересоваться лиц, занимающихся физиологией слуха.

Факт понижения чувствительности органа слуха при воздействии звука, установленный в 60—70-годах прошлого столетия Dowe (1), Mach (2), I. I. Müller (3), стал предметом многочисленных исследований.

Urbantschitsch (4), Reygleih (5), Thompson (6), Sewall (7), Flügel (8), Rhese (9), Васильев (10), Passow (11), Бондаренко (12), Weinberg a. Allen (13), Schäfer (14), Albrecht (15), Pattie (16), Лазарев (17), Ахматов (18), Воячек (19), Békésy (20), Волохов и Гершуни (21) и ряд других авторов много сделали для исследования природы адаптации органа слуха.

В настоящее время не приходится сомневаться в том, что чувствительность органа слуха может понижаться. Могут ли происходить изменения в противоположном направлении, т. е. может ли возбудимость слухового аппарата устанавливаться на более высоком, чем обычно, уровне?

Бондаренко наблюдал подобное явление при фарадизации уха. Волохов и Гершуни провели специальную работу, в которой показали, что если нанести болевое раздражение лицу, подвергающемуся воздействию громкого звука, то его ухо после восстановления чувствительности воспринимало звуки, интенсивность которых до опыта лежала ниже порога слышимости.

Эти данные позволяют утверждать, что порог восприятия звука может не только повышаться, но при соответствующих условиях и понижаться.

Настоящая работа посвящена вопросу о возможности повышения уровня возбудимости органа слуха под влиянием воздействия звуковых раздражений.

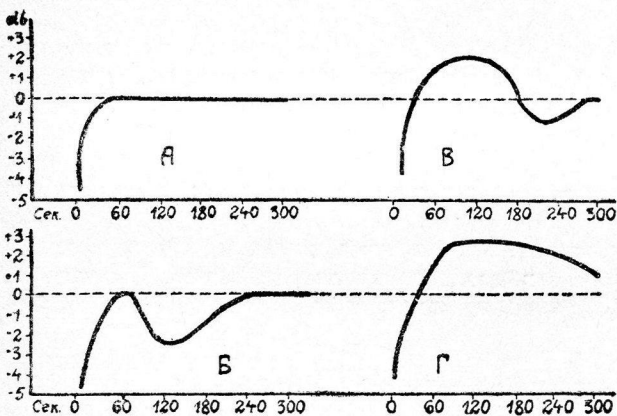
<sup>1</sup> Доложено на Всесоюзной акустической конференции 2 декабря 1935 г.

## Последствие сильных раздражений

Впервые мы встретились с интересующим нас явлением при изучении кривой восстановления чувствительности органа слуха, адаптированного к сильному звуку. Описываемая в литературе кривая (Лазарев, Ахматов) схематично изображена на рис. 1 А.

Чувствительность органа слуха непосредственно после воздействия сильного звука оказывается пониженной и затем постепенно восстанавливается до прежнего уровня. Степень понижения чувствительности и быстрота восстановления зависят от интенсивности, продолжительности воздействия, а также от высоты и характера воздействовавшего звука.

Волохов и Гершуни в упоминавшейся выше работе показали, что подобный простой тип кривой получается далеко не всегда. Наблюдавшееся после восстановления первоначального уровня возбудимости вторичное падение они объясняли появлением последовательных образов, мешающих восприятию порогового тона. Описанная кривая изображена схематически на рис. 1 Б.



Методика наших опытов в основном была аналогична методике названных авторов.

Исследовался порог на определенный тон. После того как удавалось получить подряд несколько одинаковых показаний, ухо подвергалось воздействию громкого звука той же высоты и затем устанавливалось, через какой промежуток времени после прекращения воздействия испытуемый начинает слышать звук пороговой интенсивности и отмечался момент восстановления первоначальной возбудимости.

Рис. 1. Типы адаптационных кривых. Уровень первоначальной возбудимости обозначен пунктирной линией, идущей от 0 шкалы, на абсциссе — время в минутах.

Затем в течение некоторого времени делались измерения порога с тем, чтобы установить дальнейшие колебания. Измерения порогов производились термофоном, к которому подводился ток от лампового генератора. Для получения громкого звука ток этого же генератора переключался в цепь, ведущую к телефону. Громкость звука телефона при разных частотах уравнивалась, для чего было использовано шунтирующее переменное сопротивление. Меняя сопротивление, можно было подогнать громкость всех звуков к громкости тона в 1000 герц, уровень силы которого был равен 94 децибелам. Громкость для всех частот была таким образом 94 децибела. Продолжительность воздействия равнялась двум минутам. При измерении порогов термофоном применялась схема С. Н. Ржевкина (22). Степень аттенуатора соответствовала изменению интенсивности звуков в два децибела. Напряжение токов, идущих в термофон и в телефон, контролировалось приборами. Громкость звука в телефоне периодически проверялась фонометром.

Подобным путем были получены 118 кривых на четырех испытуемых. При просмотре этого материала обнаружено, что 43, т. е. 36% кривых могут быть отнесены к типу, изображенному на схеме А рис. 1; 26 кривых, т. е. 22%, можно было отнести к типу, соответствующему схеме Б; остальные 47 кривых имели особенности, отличающие их от обоих типов. В 15 кривых (13%) можно было наблюдать после восстановления порога дальнейший рост возбудимости, за которым следовало падение аналогичное падению ее



в кривых типа Б. Эти кривые подобны кривым Волохова и Гершуни, но получены без применения болевого или иного постороннего раздражения. Схематически они изображены на рис. 1, В. Наконец в остальных 34 кривых, т. е. в 29% случаев, наблюдалось повышение без дальнейшего западения. Подъем длился некоторое время, а затем возбудимость или устанавливалась на исходном или же оставалась на высоком уровне. Схема кривой изображена в рис. 1, Г.

Мы видим таким образом, что звук может понизить чувствительность органа слуха, звук же может вызвать и ее повышение. Предстояло выяснить, не является ли наблюдавшаяся волнообразность кривых просто результатом колебания внимания. В самой постановке опытов были предприняты меры для устранения такой возможности. При исследовании порога звук давался не непрерывно, а все время прерывался особым ключом. Этим облегчалось прислушивание и отличие внешних звуков от собственных шумов улитки. Так как длительное прислушивание в течение опыта вызывало бы сильное утомление и внимание к концу ослабело бы, было установлено приспособление, наносившее испытуемому легкие тактильные раздражения, являющиеся сигналом того, что сейчас будет исследоваться порог. Что эти раздражения не вызывали сами по себе изменений чувствительности уха, было установлено контрольными опытами.

Доказательство того, что речь в данном случае идет не о колебании внимания, а о действии определенного раздражения, можно получить, если проследить за распределением описанных 4 типов кривых по опытам со звуками разной высоты (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Зависимость типа кривой восстановления чувствительности уха от высоты воздействовавшего тона

| Типы кривой | Высота тона в герцах |      |       |       |       |
|-------------|----------------------|------|-------|-------|-------|
|             | 100                  | 800  | 2 000 | 3 000 | 4 000 |
| А . . . . . | 18                   | 36   | 58    | 43    | 33    |
| Б . . . . . | 7                    | —    | 12    | 29    | 60    |
| В . . . . . | 21                   | —    | 15    | 21    | 7     |
| Г . . . . . | 54                   | 64   | 15    | 7     | —     |
|             | 100%                 | 100% | 100%  | 100%  | 100%  |

Из данных, представленных в табл. 1, вытекает, что кривые типа Б, т. е. кривые, в которых преобладает понижение возбудимости, чаще всего получаются при воздействии высоких звуков. Наоборот, кривые типа Г, в которых наиболее отчетливо выражено повышение функции, чаще всего получаются при применении низких звуков. Распределение кривых типа А, в которых вторичные явления не выражены, и кривых типа В, в которых то и другое состояние перемежаются, не обнаруживает такой выраженной закономерности. При просмотре индивидуальных результатов выявлено:

1) что указанная зависимость была выражена для всех испытуемых; 2) что у двух испытуемых преобладает кривая типа А, а у одного — типа Г. Общее превалирование того или иного типа зависит от индивидуальных особенностей.

Мы полагаем, что звуковое раздражение способно вызывать как понижение, так и повышение чувствительности, но так как высокие звуки при равной громкости вызывают более сильное и длительное повышение слухового порога [Бронштейн и Чурилова (23)], то после воздействия этих звуков противоположное явление — повышение чувствительности уха — может остаться невыявленным.

Исследовать его выгодней всего в условиях, когда угнетающее действие звуков не выражено.

Последствие слабых надпороговых раздражений

Известно, что степень понижения порога зависит от интенсивности воздействующих звуков. Работа со звуками, лежащими на пороге слышимости, является поэтому весьма удобной для наших целей.

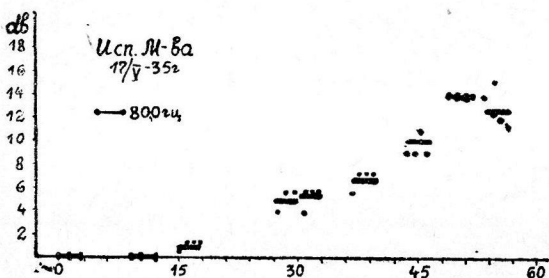


Рис. 2. Первоначальный уровень возбудимости, соответствующий 0 шкалы ( $I_0$ ) и его дальнейший рост ( $I_0 - I_t$ ). На абсциссе — время в минутах.

мерения, отмечая величину порогов  $I_t$ . Продолжалось это 2—3 мин., остальное время испытуемый отдыхал. Подобные измерения велись в течение 45—90 минут.

Во всех случаях мы наблюдали, что через некоторое время после начала опыта чувствительность органа слуха начинала возрастать. Порог возбудимости постепенно понижался. Снижение его к концу опыта достигало часто значительной величины. В расчетах оно принималось за разность  $I_0 - I_t$  и выражалось в децибелах. На рис. 2 представлен в виде диаграммы протокол такого опыта.

Явление это наблюдалось совершенно закономерно. Степень понижения порога колеблется от 9 до 13 децибел, достигая в отдельных случаях 17,5 децибел. Вызвано ли такое повышение чувствительности периодическим воздействием на ухо слабых звуков?

Можно было предположить, что явление обусловлено длительным пребыванием в помещении, изолированном от шума. Были поставлены контрольные опыты: у испытуемого измерялся порог,

Мы измеряли пороги слышимости какого-либо тона, чаще всего тона в 800 герц. Измерения производились при помощи термифона каждые 30—60 сек. Звуковые импульсы давались через 0,5 сек. После того как удавалось получить несколько одинаковых показаний, величина которых в дальнейших расчетах принималась за исходную ( $I_0$ ) мы производили каждые 5—10 мин. по 3 из-

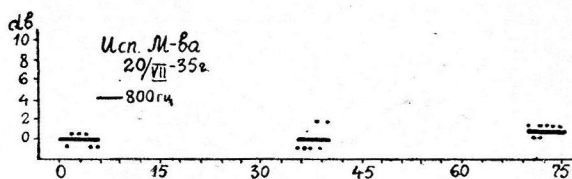


Рис. 3. Первоначальный уровень возбудимости и результаты измерений на 36—40-й и 70—75-й минутах пребывания в изолированной от звуков камере.

затем он в течение 60—90 мин. находился в камере, в которой велся опыт. Примерно на 30 и 60-й мин. делалось по несколько повторных измерений. Протокол такого опыта изображен на рис. 3.

Основываясь на этих опытах, во время которых или вовсе не наблюдался рост чувствительности, или же он был сравнительно нерезко выражен, можно утверждать, что исследуемый феномен определялся не обострением слуха во время пребывания в тихом помещении, а прямым воздействием звука.

Другое возможное предположение заключается в том, что во время опытов внимание испытуемого напрягается и он начинает реагировать

на такие слабые звуки, на которые в начале опыта он не реагировал.

Если бы это было так, то нужно было ожидать, что в результате опытов понизились бы

пороги возбудимости обеих ушей. Был проведен ряд опытов, во время которых определялся порог возбудимости правого и левого уха. Затем в течение 60—90 мин. каждые 5 мин. исследовался порог возбудимости только одного уха, а к концу опыта снова пороги возбудимости обеих ушей,  $I_0 - I_t$  для каждого уха вычислялась отдельно (рис. 4).

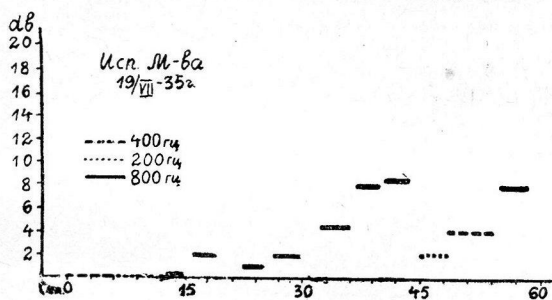


Рис. 5. Обозначения те же, что и в предыдущих рисунках.  $I_0$  и  $I_t$  определялись, а  $I_0 - I_t$  на абсциссе — время в минутах вычислялись для каждого тона отдельно.

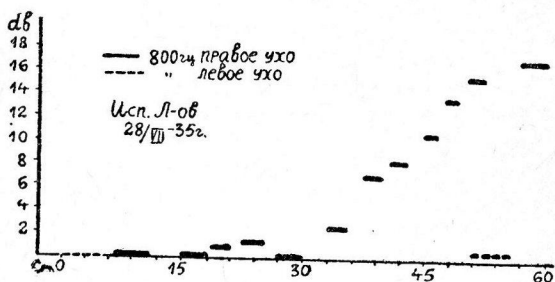


Рис. 4. Обозначения, как в предыдущих рисунках: сплошная линия  $I_0$  и  $I_0 - I_t$  одного уха; пунктирная — другого уха.

Результаты других аналогичных опытов представлены в табл. 2

ТАБЛИЦА 2

| Испытуемые | № опыта | Тон<br>(в герцах) | $I_0 - I_t$ (в децибелах) |                           |
|------------|---------|-------------------|---------------------------|---------------------------|
|            |         |                   | возбуждае-<br>мого уха    | противопо-<br>ложного уха |
| М.         | 25      | 800               | + 14                      | + 2,6                     |
| М.         | 103     | 800               | + 8,4                     | 0                         |
| Ч.         | 54      | 800               | + 16,0                    | + 2,4                     |
| К.         | 109     | 800               | + 11,0                    | - 4,0                     |
| Л.         | 115     | 800               | + 12,6                    | 0                         |
| Л.         | 117     | 800               | + 17                      | + 4,4                     |
| Р.         | 116     | 800               | + 12,6                    | + 2                       |
| Р.         | 112     | 800               | + 12,0                    | + 0,8                     |
| П.         | 118     | 800               | + 15,4                    | - 2                       |
| П.         | 261     | 1 200             | + 13,4                    | + 5                       |
| Г.         | 152     | 1 500             | + 10                      | 0                         |

Во всех без исключения опытах можно было наблюдать, что несмотря на резкий рост чувствительности уха, подвергнутого воздействию, чувствительность противоположного уха оставалась на прежнем уровне или повышалась сравнительно незначительно. В одном опыте наблюдалось понижение порога на 5 децибел при соответствующем понижении порога возбудимости другого уха на 13,4 децибел. В другом понижении на 4,4 децибела при соответствующем числе для другого уха в 17 децибел. В одном случае порог противоположного уха повысился. В остальных он оставался на прежнем уровне или обнаруживал колебания в пределах ошибки измерения  $\pm 2$  децибела.

Таким образом нет основания предполагать, что речь идет об обострении внимания. Полученный факт является еще одним доказательством, что повышение чувствительности не определяется пребыванием в тишине.

Предстояло выяснить, насколько специфично это повышение, т. е. распространяется ли оно на восприятие тем же ухом и других тонов.

Были поставлены следующие опыты: исследовался порог восприятия трех тонов. Полученные данные брались за исходные. Затем в течение часа работа велась только со средним по высоте тоном. Когда чувствительность органа слуха к этому тону достигала высокого уровня, измерялся порог остальных двух тонов (рис. 5).

В табл. 3 представлены данные других аналогичных опытов.

ТАБЛИЦА 3

| Испытуемый | № прот. | Высота тона (в герцах) |          |         | $I_0 - I_t$ (в децибелах) |                   |                  |
|------------|---------|------------------------|----------|---------|---------------------------|-------------------|------------------|
|            |         | основного              | высокого | низкого | для основн. тона          | для высокого тона | для низкого тона |
| М.         | 107     | 800                    | 4000     | 200     | 9,4                       | 4                 | 2                |
| К.         | 108     | 800                    | 4000     | 200     | 17,4                      | 12,3              | 0,4              |
| Кл.        | 109     | 800                    | 2500     | 320     | 11                        | 11,8              | 1,2              |
| Л.         | 115     | 800                    | 1500     | 500     | 12,8                      | 10,9              | 0                |
| Р.         | 116     | 800                    | 3000     | 500     | 12,6                      | 4,0               | 0                |
| Л.         | 117     | 800                    | 2300     | 500     | 17                        | 8                 | 2                |
| П.         | 118     | 800                    | 3000     | 500     | 15,4                      | 9,2               | 4                |

Мы видим 1) что во всех опытах, кроме одного, чувствительность органа слуха к другим тонам повысилась меньше, чем к основному тону, 2) что в данном случае чувствительность к низким тонам повысилась мало или даже осталась прежней, чувствительность же к высоким тонам обнаружила сравнительно значительный рост.

Является ли последнее обстоятельство общим правилом или оно зависит от соотношения частот в данной серии опытов? Ведь основным звуком здесь все время был звук частотой в 800 герц.

Ответ на этот вопрос мог быть дан только опытным путем. Были поставлены опыты, в которых (кроме одного опыта) основным брался более высокий звук (табл. 4).



ТАБЛИЦА 4

| Испы-<br>туе-<br>мые | №<br>прот. | Высота тона (в герцах) |          |         | $I_0 - I_t$ (в децибелах) |                        |                          |
|----------------------|------------|------------------------|----------|---------|---------------------------|------------------------|--------------------------|
|                      |            | основного              | высокого | низкого | для основ-<br>ного тона   | для высоко-<br>го тона | для<br>низко-<br>го тон. |
| М.                   | 113        | 340                    | 1760     | 250     | 8,4                       | 8                      | 0                        |
| Г.                   | 152        | 1500                   | 4000     | 800     | 10                        | 0                      | 7                        |
| Р.                   | 253        | 1500                   | 4000     | 800     | 10,6                      | 2                      | 8                        |
| Кв.                  | 258        | 1500                   | 4000     | 800     | 7,6                       | 2                      | 1,5                      |
| П.                   | 261        | 1200                   | 1400     | 1000    | 13,4                      | 5,4                    | 6                        |

Данные табл. 4 подтверждают, что повышение чувствительности носит селективный характер, но говорят против того, что оно может распространиться только на звуки, лежащие по тон-шкале выше активирующего тона.

Причины неравномерного повышения чувствительности к разным тонам остаются неясными. Различные предположения на этот счет нуждаются в проверке.

### Значение высоты тона

Установление зависимости понижения чувствительности от высоты утомляющего тона (Бронштейн и Чурилова) дало основание проверить, не существует ли аналогичной зависимости и при росте чувствительности.

Были поставлены опыты с целью проверить это предположение. Можно уменьшать интенсивность явственно воспринимаемого звука до тех пор, пока он перестает быть слышимым, и отмечать, при какой интенсивности исчезают звуковые ощущения. Можно идти другим путем и увеличивать интенсивность звука, явно лежащую ниже порога, до появления ощущения и отмечать, при какой интенсивности оно появляется. Мы определяли пороги обоими способами при разных частотах. Повышение и понижение интенсивности звука при измерении порогов производились при помощи аттенуатора, каждая ступень которого соответствовала изменению силы звука в 2 децибела.

Если бы пороги, определенные обоими способами, были равны, то в показаниях должна была бы получаться разница в 1 ступень — 2 децибела, так как порог в одном случае определялся ступенью, при которой испытуемый уже не слышит звука, при другом — той, при которой он впервые услышит звук. Если разница превышала 1 ступень, то можно было говорить о неравенстве порогов. Если бы порог, определяемый первым способом ( $I_1$ ) оказался ниже порога, определяемого вторым способом ( $I_2$ ), то можно было бы говорить, что выслушивание звуков, лежащих выше порога и постепенно ослабляемых, повышало чувствительность органа слуха. На рис. 6 приведены результаты подобного измерения.

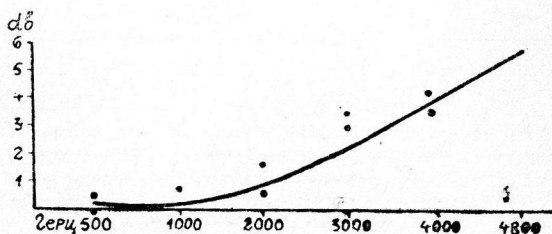


Рис. 6. Равница в величине порогов, определяемая обоими способами. Изменение показателя  $I_2 - (I_1 + 2)$  при разных частотах.

Мы видим, что увеличение разницы порогов и следовательно более значительное нарастание чувствительности органа слуха характерны для высоких тонов.

Такое утверждение находится в кажущемся противоречии с выводами, сделанными при разборе результатов опытов, приведенных в табл. 1, что типы кривых восстановления, в которых выражено последующее падение чувствительности, получаются чаще при воздействии высоких тонов, чем низких. Но если угнетающее действие громких высоких звуков сильнее чем низких, то это не значит еще, что они не могут в то же время возбуждать функцию уха. Действительно, при воздействии высоких тонов пороговой интенсивности мы наблюдаем такой же рост чувствительности, как при воздействии сравнительно низких тонов. (Рис. 7)

### Обсуждение результатов

В 1927 г. Pattie (16) в своей работе, посвященной утомлению слухового аппарата, упоминает, что в пяти опытах, проведенных им на трех испытуемых, он, после воздействия на ухо громкого звука, получил, вместо ожидавшегося и обычно наступающего понижения чувствительности, некоторое повышение ее. Его попытки вызвать повторно такой эффект не удавались. Невозможность вызвать эффект по своему желанию является, по словам Pattie, его характерной особенностью, которая помешала автору дать какое бы то ни было заключение по поводу обнаруженного факта.

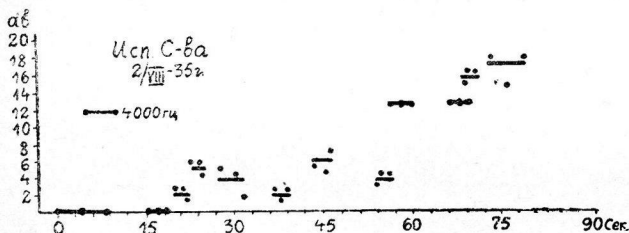


Рис. 7. Первоначальный уровень возбудимости, соответствующий 0 шкалы ( $I_0$ ) и его повышение ( $I_0 - I_t$ ).

высотой в 180 герц и обнаружил закономерные колебания величины этого порога, выражающиеся в его повышении, последующем понижении и выравнивании на первоначальном уровне. Это наблюдение относится к серии работ, предпринятой F. Allen (26) и его сотрудниками относительно рефлекторного изменения возбудимости разных органов чувств, деятельности мышц и желез.

Ахматов (18) указывает, что он в некоторых случаях наблюдал в качестве отдаленного результата воздействия звука скачкообразное увеличение чувствительности уха, аналогичное с наблюдающимся нарастанием чувствительности темноадаптированного глаза и, исходя из концепции акад. Лазарева, пытался найти математическое выражение этому явлению.

Flügel (8) обнаружил, что в 10% случаев утомленное ухо способно слышать затухающий камертон дольше, чем неутомленное, и усмотрел в этом доказательство того, что примерно в 10% случаев испытуемые дают неправильные показания.

Békésy (24) отмечает при анализе кривых равной громкости, что у американских акустиков, часто пользующихся для измерения тоном в 1000 герц, появилась сверхчувствительность к этому тону — результат утомления нервов. Аналогичное явление он наблюдал у европейских акустиков, имеющих дело с тоном в 800 герц.

Клиницистам известен факт улучшения слуха некоторых больных после шумового воздействия, трактуемое как результат расшатывания стремечка (paracusis Willisii).

Темкин (27) описывает это явление, наблюдаемое им преимущественно у лиц с патологическими изменениями в среднем ухе.

Наши данные позволяют утверждать, что изучаемый феномен не является случайным, может быть при определенных условиях обнаружен совершенно отчетливо и закономерно, что он не является ни артефактом, ни результатом колебания внимания испытуемых, что он не присущ лишь хронически утомленному или больному уху, а является свойством нормального слухового прибора.

Поскольку это не просто последствие пребывания в тишине, а повышение чувствительности, вызванное воздействием определенных агентов и носящее избирательный характер, удобно пользоваться для его обозначения термином „сенсбилизация“.

Таким образом описанное воздействие звуков можно назвать сенсбибилизирующим воздействием на орган слуха.

Какие же механизмы порождают данное явление? В каком отделе слухового аппарата происходят функциональные изменения, вызывающие его?

Речь может идти о среднем ухе, о механических элементах кохлеарного аппарата и о воспринимающем нервном приборе в его периферической или центральной части.

В настоящее время мы не располагаем достаточными данными, чтобы с достоверностью ответить на поставленные вопросы. Можно попытаться лишь оценить вероятность каждой из этих возможностей.

Говоря о среднем ухе следует прежде всего вспомнить взгляд, который в свое время высказал Ostmann (28). Он полагает, что *m. stapedius* при сокращении расслабляет барабанную перепонку и понижает давление в лабиринте. Поэтому он полагал, что мускул начинает действовать при прислушивании к слабым тонам и шумам. Теория Ostmann встретила ряд возражений. Существеннейшие из них сводятся к тому, что при тетаническом сокращении этой мышцы должен возникать звук, который не мог бы не мешать прислушиванию.

Lucas (29) считает, что неизбежная при сокращении фиксация звукопроводящего аппарата должна ухудшить передачу высоких тонов.

Наконец прямые опыты, предпринятые Kato (30), показали, что *m. stapedius*, не является антагонистом *m. tensoris tympani*, а выполняет ту же функцию, что и последний, начиная однако сокращаться при более слабых воздействиях.

Для нас особенно существенное значение имеет установленный Kato факт, что мышцы среднего уха всегда сокращаются одновременно с обеих сторон независимо от того, попадает ли звук в оба уха или только в одно из них. Сделанное наблюдение, что звук сенсбибилизирует лишь то ухо, к которому приложено звуковое воздействие, говорит против участия в процессе сенсбилизации аппарата среднего уха. Против этого говорит также неодинаковое повышение чувствительности к тонам бывшим и не бывшим активаторами слуха.

У нас нет оснований предполагать, что исследуемый нами эффект может быть отнесен за счет изменений, происходящих в механических элементах основной мембраны. Такое предположение могло бы быть обосновано, если бы сенсбилизация происходила только при воздействии громких звуков, но она происходит и при выслушивании звуков, лежащих на пороге слышимости, и следовательно ничтожных по своей интенсивности и по тому механическому эффекту, который они способны вызвать.

Гораздо более вероятным является предположение, что явление сенсбилизации обусловлено процессами, происходящими в воспринимающем нервном приборе.

Трудно разграничить при этом роль периферической и центральной его частей.

Наблюдение Волохова и Гершуни над повышением чувствительности органа слуха после нанесения болевого раздражения, т. е. после раздражения другой афферентной системы, говорит в пользу того предположения, что состояние центрального отдела анализатора в значительной мере определяет собой изменение уровня возбудимости слухового аппарата.

В то же время тот факт, что явление сенсбилизации ограничивается обычно одним ухом, мог бы служить доказательством того

что явление разыгрывается на периферии. Правда, мы хорошо знаем, что явление повышения возбудимости ц. н. с. может распространиться лишь на ограниченную область, затрагивая участки, связанные лишь с определенными элементами. Поэтому наблюдения над тем, что чувствительность распространяется преимущественно на элементы, воспринимающие активизировавший звук, не является прямым доказательством того, что явление разыгрывается только в периферическом аппарате.

Делая попытку разграничить участие центральной нервной системы и периферических нервных элементов, нельзя опускать из виду еще одну возможность и притом наиболее вероятную, — что сенсibilизация обусловлена изменением возбудимости обеих частей воспринимающего аппарата.

Последнее, на чем следует остановиться, — это вопрос о том, является ли сенсibilизация при помощи адекватного раздражителя характерной только для органа слуха, или же известны аналогичные процессы в других органах чувств.

Результаты работы Кравкова и Семеновской (31), касающиеся повышения световой чувствительности глаза предшествовавшими световыми раздражителями, наводят на мысль, что интересующий нас процесс относится к явлениям, общим для всех органов чувств.

### Выводы

1. Последствие звукового раздражения может выражаться не только в понижении, но и в повышении уровня возбудимости органа слуха, т. е. звук может сенсibilизировать этот орган.

2. Сенсibilизация не является случайным феноменом, зависящим от колебания внимания испытуемого или болезненного состояния слухового прибора, а может быть обнаружена при определенных условиях отчетливо и закономерно на здоровом ухе.

3. Сенсibilизация сказывается на органе слуха, подвергавшемся воздействию звука, мало, или совсем не распространяется на противоположное ухо и выражена преимущественно к тем тонам, которые воздействовали на слуховой аппарат.

4. Повышение уровня возбудимости может быть наблюдаемо как при воздействии низких, так и высоких тонов; последние, повидимому, являются более активно действующим агентом.

5. Имеются основания к предположению, что явление сенсibilизации обусловлено процессами, происходящими в воспринимающем нервном приборе.

Поступило в редакцию  
13 февраля 1936 г.

### ЛИТЕРАТУРА

1. D o w e. Poggendorff's Ann. d. Physik, 1857, 101, 492; 1859, 107, 653. — 2. M a c h. Цитир. по № 14. — 3. I. I. M ü l l e r. Arb. a. d. phys. Anstalt, Leipzig, 1872. — 4. U r b a n t s c h i t s c h. Arch. f. d. ges. Physiol., 1881, 13, 574. — 5. R a y l e i g h. Nature., 1897. — 6. S i l w a n u s T h o m p s o n. Phil. Mag. 1881, 12, 354. — S e w a l l. ZS. f. Sinnesphysiol., 1908, 42, 2. Abt. 115. — 8. F l ü g e l. I. C. Brit. Journ. of Psychol., 1920, 11, 105. — 9. R h e s e. ZS. f. Ohrenheilkunde, 52. — 10. В а с и л ь е в. Военно-мед. журн., 1903, 1. 538. — 11. P a s s o w. Verletzungen des Gehörorgans., Bd. 14. — 12. Б о н д а р е н к о. Журн. ушн. бол. № 9—10, 1925. — 13. W a i n b e r g a. Allen. Phil. Mag., 1924, 47, 277. — 14. S c h ä f e r in Nagel's Handb. d. Physiol. 1904, III. — 15. A l b r e c h t. Beiträge zur Anatomie des Ohres, 1919, 13. 202—16. P a t t i e. Amer. J. of Psychol. 1927, 38, 39. Brit. J. of Psychol. 1929, 20, 38. — 17. Л а з а р е в. Изв. физич. ин-та при Моск. научном ин-те,



1919 г. I, в. 1. — 18. Ахматов. Журн. прикл. физики, 1925, 2, 51. — 19. Воячек. Цит. по Хидову. Военно-сан. дело, 1935, № 3 — 20. Békésy, Phys. Zeitschr., 1929, 30, 115. — 21. Гершуни и Волохов. Тр. и матер. Лен. ин-та орг. и охр. труда. X. № 12. — 22. Ржевкин. Слух и речь в свете соврем. физ. исслед. Москва 1928. — 23. Бронштейн и Чурилова, докл. на Всес. Акуст. конфер., 1935 — 24. Békésy, Physik. Zeitschr., 1929, 30, 721 — 25. John Allen, F. Phil. Mag., 1930 — 26. Frank Allen, Brit. med. J. 1930, 3642. — Темкин. Профес. глухота. Москва, 1931. — 28. Ostman, Arch. f. Anat. u. Physiol., 1896. — 29. Лусе. Цит. по № 3. — 30. Tori Kato, Pflüger's Arch., 1913, 150, 569. — 31. Кравков и Семеновская. Зрит. ошущ. и воспр. ия., 1935, II. 1935.

## ÜBER DEN SENSIBILISIERENDEN EINFLUSS AKUSTISCHER REIZE AUF DAS GEHÖRORGAN

Von A. I. Bronstein

Aus der physiologischen Abteilung (Leiter — D. I. Schatienstein des sanitären Forschungs- und Versuchsinstitutes der Roten Armee

Es wird die Annahme geäußert, dass die Nachwirkung einer akustischen Reizung nicht nur in einer Erniedrigung, sondern auch in einer Erhöhung der Reizschwelle des Hörapparates zum Ausdruck kommen kann.

Bei der Untersuchung der Adaptierung des Gehörorganes wurden vier Arten von Kurven gefunden; bei zweien von ihnen wurde nach Wiederherstellung der Empfindlichkeit ein Übergang des Hörapparates auf eine höheres Niveau der Erregbarkeit als zu Anfang festgestellt (Fig. 1). Diese Erscheinung trat häufiger nach Einwirkung niedriger Töne ein. (Tab. 1).

Bei periodischem Anhören von Tönen der Schwellenintensität wurde ein merkliches Anwachsen der Empfindlichkeit des Gehörorganes beobachtet (Fig. 2).

Eine ausführliche Untersuchung dieser Erscheinungen führte zu folgenden Schlussfolgerungen:

1. Die Nachwirkung einer akustischen Reizung kann nicht nur in einer Erniedrigung, sondern auch in einer Erhöhung des Reizniveaus des Hörorgans zum Ausdruck kommen, d. h. der Ton kann dieses Organ sensibilisieren.

2. Die Sensibilisation ist kein zufälliges Phänomen, das von einer verschiedenen guten Aufmerksamkeit der Versuchsperson oder von einem krankhaften Zustand des Hörapparates abhängt; sie kann vielmehr bei bestimmten Bedingungen deutlich und gesetzmässig an gesunden Ohren festgestellt werden.

3. Sie kommt in dem Organ des Ohres, welches der Tonwirkung unterworfen war, zur Geltung und wird auf das gegenüberliegende Ohr nur wenig oder überhaupt nicht übertragen (Fig. 4 und Tab. 2) und sie ist vor allem gegenüber den Tönen ausgeprägt, welche auf den Hörapparat einwirkten. (Fig. 5 und Tab. 3 и 4).

4. Eine Erhöhung des Reizniveaus lässt sich bei der Einwirkung von niedrigen wie auch von hohen Tönen feststellen, wobei die zuletzt genannten jedoch aktiver einwirken. (Fig. 6 und 7).

5. Es ist Grund zu der Annahme vorhanden, dass die Erscheinung der Sensibilisation durch Prozesse beningt ist, welche in dem nervösen Aufnahmeapparat vor sich gehen.

## НЕКОТОРЫЕ ЭЛЕКТРОХИМИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ БИОХИМИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

Л. В. Никитин

(Ленинград)

В настоящей статье мы приводим ряд данных из области звуко-электрохимических явлений, которые, как нам кажется, могут способствовать в некоторой степени пониманию природы процессов, происходящих в слуховом аппарате, и расширению понимания процессов, возникающих при возбуждении живых тканей.

Занимаясь вопросами влияния движения на электродные процессы, т. е. мотозлектрохимическими явлениями по терминологии акад. Кистяковского (1), впервые открывшего и изучившего их, мы пришли к заключению, что механические колебания необычайно малой интен-

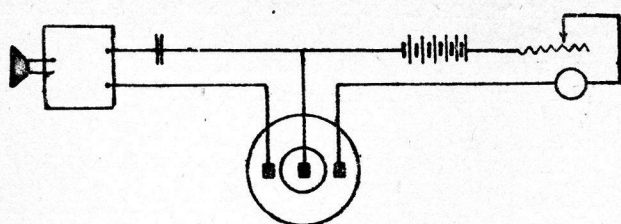


Рис. 1

сивности, измеряемые  $\mu W$ , должны сказаться на потенциале различных электродов. Мы предположили, что потенциал электрода, подвергающегося действию механических колебаний, изменяется с частотой, отвечающей механическим ко-

лебаниям. На суммарном потенциале электрода эти колебания в виду возможной симметричности электродных процессов, отвечающих разным фазам механических колебаний, могут и не сказаться. Но осциллографически, при употреблении регистрирующих приборов, в достаточной мере чувствительных и мало инертных, эти колебания могут быть учтены.

При опытном изучении нам удалось показать, что даже звуковые колебания сравнительно незначительной интенсивности могут быть в определенных условиях „уловлены“ поляризованными металлическими электродами (2).

В указанных ниже работах приведены различные методы и конструкции, при помощи которых в наших опытах генерировался звук и улавливался электродами. Укажем здесь только, что удобной электрической схемой оказалась трехэлектродная ячейка, представленная на рис. 1; в этой схеме для тока поляризации, который в большинстве случаев является необходимым условием для возможности реализации явлений, создается собственный электрический контур; точно так же создается собственный контур для переменного или пульсирующего тока, возникающего на электродах при действии

на них звуковых колебаний. При помощи указанной схемы возможно при соответствующем усилении в 10 000 раз улавливать звуковые колебания, производимые человеческим голосом. Так, например, если платиновые электроды поместить в телефонную коробку, освобожденную от магнитов, скреплений и т. п., и наполнить ее электролитом (электрическая схема поляризации такая же, как и на рис. 1), то при соответствующей поляризации, зависящей от рода употребленных электродов и электролита, описанная ячейка улавливает человеческий голос, свист, игру на различных музыкальных инструментах и т. п. В этих опытах ячейка, играющая роль микрофона, и схема поляризации помещаются в одной комнате. Электрические колебания, возникающие на электродах, передаются при помощи проводов на усилитель, помещенный в соседней комнате; в качестве регистрирующего прибора, к выходу усилителя приключается телефон; таким образом при помощи описанного устройства в телефоне, помещенном на выходе усилителя, слышны все звуки, улавливаемые ячейкой, содержащей поляризованные электроды и находящейся в соседней комнате.

Эти опыты оказались в неожиданной связи с известными опытами Wevera. Брау, которые помещали платиновые электроды в слуховой аппарат животного и при помощи аналогичных усилительных устройств могли слышать, находясь на большом расстоянии, все то, что слышит животное.

Об опытах Wever a. Брау мы узнали случайно, так как их работа была опубликована в специальных физиологических журналах.

Сейчас же возникло при этом предположение, что Wever a. Брау имели дело не с физиологическим явлением и что звук в их опытах мог прямо улавливаться платиновыми электродами.

Однако опыты Adrian с кокаинизацией улитки говорят против этого предположения.

Таким образом при обсуждении этих работ и сравнении с нашими, которые исходили из совершенно других оснований, нужно было заключить, что Wever a. Брау имели дело действительно с физиологическим явлением. Платиновые же электроды в их опытах не являлись звукоактивными.

Однако дальнейший анализ звукоэлектрохимических явлений показал, что явления, наблюдаемые на электродах, имеют много общего с явлениями, описанными Wever a. Брау, и поэтому могут служить физико-химической моделью явлений, протекающих в организме.

## 1. О „пороге“ звукоактивности электрода

Для приведения электрода в звукоактивное состояние необходимо приложить к электроду определенный потенциал, величина которого зависит от рода электрода и электролита. Создание такого критического потенциала зависит несомненно от количества протекшего электричества, причем величина потенциала, отвечающая порогу, зависит еще от скорости раздражения. Явление изменения порога „аккомодация“, по терминологии Hill, имеет много общего с явлениями, наблюдаемыми при заметном ускорении действующих на систему сил. Hill (3) приводит прекрасный пример медленной деформации системы при действии механических сил, когда система постепенно целиком приобретает новую форму, и пример быстрой деформации, когда система прямо разрушается. Итак величина „порога“ звукоактивности электродов характеризуется как количеством протекшего электричества, так и скоростью увеличения потенциала.

Для различных электродов и электролитов конечно получаются разные данные. Приводим в качестве примера данные, полученные для платиновых электродов размерами  $1,5 \times 1,5$  см<sup>2</sup>, толщиной 0,3 мм, которые в параллельном положении на расстоянии друг от друга в 1 см, погружены в 0,001 н HCl, находящуюся в стеклянном

стакане емкостью в 350 см<sup>3</sup>. Звук генерируется при помощи пузырьков воздуха, выходящего под определенным давлением из стеклянного капиллярного кончика. Положение электродов и капиллярного кончика фиксировано для опытов одной серии. Электрическая схема аналогична изображенной на рис. 1. Коэффициент усиления — около 2000.

При вполне определенной силе тока для данных условий электроды делаются звукоактивными, т. е. улавливают звук, производимый пузырьками воздуха, выходящими из капиллярного кончика.

Для приведения катода в звукоактивное состояние нужна, по нашим опытам, сила тока раза в два меньшая, чем сила тока для приведения анода в звукоактивное состояние. Поэтому, при определении порога звукоактивности, отвечающей минимальному току, мы имеем дело со звукоактивностью катода, а не анода. Этот звук, с сохранением тональности, слышит наблюдатель в телефоне, помещенном на выходе усилителя.

Оказалось, например, в одной серии наблюдений, что для указанных электродов и электролита нужно пропускать ток силой 1 мА в течение 1 мин. 30 сек., чтобы электрод начал улавливать генерируемый пузырьками воздуха звук. Казалось, что ток силой в 3 мА необходимо пропускать для достижения слышимости в течение 30 сек. Однако при такой силе тока слышимость наступает „практически“<sup>1</sup> сразу после включения.

## 2. Понижение звукоактивности электрода

При определенной интенсивности звуковых колебаний дело происходит таким образом, что электрод, поляризованный в течение некоторого времени током небольшой сравнительно силы, начинает улавливать звуковые колебания.

Однако электрод звукоактивен в течение непродолжительного времени. Продолжительность звукоактивного состояния электродов несомненно зависит от количества протекшего электричества и от скорости создания определенного потенциала. Приведем данные из одной серии наблюдений для указанных платиновых электродов, находящихся в 0,01*n* HCl.

Опыт ставился таким образом: включался электрический ток определенной силы (*I*). Через некоторый промежуток времени (*t*<sub>1</sub>) включались пузырьки воздуха, создающие звук определенной тональности, и отмечалось время (*t*<sub>2</sub>), после которого электроды звука уже при данном усилении не улавливали или, точнее, в телефоне наблюдатель переставал что-либо слышать (ток при этом не прерывался).

ТАБЛИЦА 1

| <i>I</i> | <i>t</i> <sub>1</sub> | <i>t</i> <sub>2</sub> |
|----------|-----------------------|-----------------------|
| 2 мА     | 5 мин. — сек.         | 50 сек.               |
| 2 „      | 2 „ — „               | 12 „                  |
| 2 „      | 1 „ 15 „              | 8 „                   |
| 2 „      | 0 „ — „               | 3 „                   |

Сопоставляю эти данные с тем фактом, что при не очень большой силе поляризационного тока электроды могут быть сделаны незвукоактивными прямым встряхиванием или ударами по ним. Можно

<sup>1</sup> Операция включения не могла занять времени больше одной секунды.



думать, что на электроде имеется фильм, который с помощью протекающего электричества принимает определенную ориентацию, деформируется тем больше, чем больше прошло электричества, конечно, до известного предела. Звук, улавливаемый электродами, нарушает ориентацию фильма. Можно было думать что кривая  $t_2 = f(t_1)$  имеет экспоненциальный вид, как кривые, изображающие многие процессы в природе. Действительный вид кривых изображен на рис. 2. Кривая получена в другой более продолжительной серии наблюдений. Чем большее количество электричества прошло, тем больше времени необходимо, чтобы при данной интенсивности звука нарушить его строение; при вполне определенном потенциале фильм принимает строение, отвечающее этому потенциалу и не зависящее более от проходящего количества электричества, нужного только для создания этого потенциала.

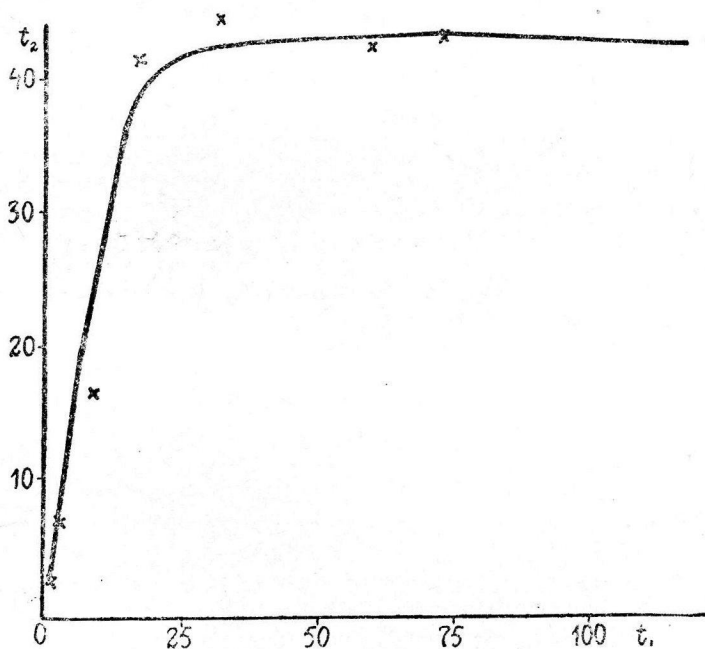


Рис. 2.

Необходимо заметить, что тот критический потенциал, дефинированный у нас через плотность тока, при котором сразу после включения наступает звукоактивное состояние электрода, зависит от интенсивности приложенных колебаний. При повышении интенсивности звука этот порог смещается в сторону увеличения силы тока. Можно предполагать, что при надпороговых значениях силы тока механические колебания не могут изменить ориентацию или строение того фильма, который имеется на электроде. Необходимость такого фильма для возможности реализации явлений, которые мы называем звукоэлектрохимическими, может быть доказана элементарными опытами. Простое встряхивание электродов при допороговой силе тока, снимая газовый слой на электродах, в то же самое время уничтожает слышимость. Необходимо здесь подчеркнуть что наличие только газового слоя на электроде, но не поляризованного, исключает возможность реализации на таких электродах звукоэлектрохимических явлений.

Потеря звукоактивности электрода при надпороговой силе тока может быть объяснена концентрационными изменениями жидкости у электрода.

### 3. О „торможении“ звукоэлектрохимических явлений

Мы применяем общую терминологию для явлений на электроде и в нерве. Этим мы хотим указать только на то, что внешне между двумя родами явлений существует много общего.

Мы ни в малейшей мере не забываем положения, которое высказывалось целым рядом исследователей, именно, что модель отражает лишь некоторые стороны процесса.

Нам хотелось бы здесь лишь отметить, что творческий путь исследователя, решающего проблему выяснения сложной природы какого-либо явления, зачастую заключается в моделировании процесса, в создании сначала грубых, а затем более тонких моделей.

Тормозящая стадия парабриоза, по У х т о м с к о м у, отвечает такому состоянию нерва или определенного участка на нем, когда отдельные возбуждения более через нерв не проходят.

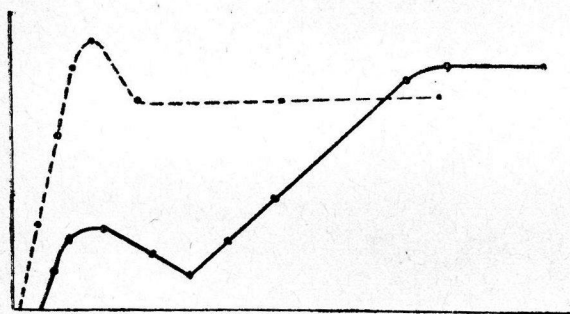


Рис. 3.

„Торможение“ в отношении звуковых колебаний наступает для электрода при увеличении силы поляризационного тока до некоторого предела. Например для платиновых электродов, указанных размеров и положения, в растворе 0,001/п HCl эта стадия наступает при нескольких десятках мА (предел зависит в большой степени от возможных загрязнений).

При такой силе поляризационного тока улавливание звука электродами при данном усилении прекращается.

Величина поляризационного тока, обуславливающего такое состояние, конечно, специфична для данного электрода и зависит от вещества электрода и состояния его поверхности. При уменьшении силы поляризационного тока электрод последовательно проходит различные стадии звукоактивности. Отметим только гистерезисный характер этого явления. Например на чертеже (рис. 3) показана в условном масштабе звукоактивность платиновых электродов, получаемая при последовательном понижении с определенной скоростью силы поляризационного тока (верхняя кривая), затем увеличение его (нижняя кривая). Второго порога в этих опытах при примененной силе тока не достигнуто.

### 4. Отравление электродов

В присутствии некоторых веществ, не меняющих заметно электропроводности ячейки, электроды перестают улавливать звуковые колебания. „Отравление“ электродов можно чрезвычайно эффектно демонстрировать на платиновых электродах, погруженных в 0,001п HCl (электрическая схема та же: усиление ~ 2000). Обычно такие электроды при поляризации в несколько миллиампер прекрасно улавливают различные звуки, например звук, производимый струей пузырьков

воздуха, выходящего из капиллярного кончика стеклянной трубки, находящейся в том же растворе. При насыпании хлористого аммония или хлористого калия электроды внезапно теряют свою способность улавливать звуковые колебания. При насыпании хлористого аммония наблюдатель в телефоне после усилителя улавливает при помощи платиновых электродов характерный шум, производимый падающими в раствор и трущимися друг о друга кристалликами хлористого аммония. Затем, в некоторый момент, когда концентрация растворающегося при этом хлористого аммония достигнет некоторого предела, явление улавливания звука исчезает. Электроды перестают быть звукоактивными.

## 5. Сущность звукоактивности электрода

Нас привлекала мысль объяснить улавливание электродами звука существованием на электродах такого механизма, который в некоторых чертах своих аналогичен некоторым деталям слухового аппарата животных.

Мы предположили, что громадную роль в возникновении в слуховом аппарате потенциалов должны играть поляризованные полупроницаемые мембраны. Hill (4) — исследователь, который ярко выразил концепцию, согласно которой такие мембраны играют роль диэлектриков и обуславливают возможность появления электрических зарядов и тока, объясняемые в первую очередь процессами диффузии, концентрационными разностями, окислительно-восстановительными реакциями и, что особенно важно, изменением электрической проводимости мембран.

Согласно Hill можно предположить, что при разности потенциалов в несколько десятков милливольт на поверхности нерва находится молекулярный фильм; эта разность потенциалов обусловлена в общем случае разным составом и разной концентрацией электролитов внутри и вне нерва (так называемый — мембранный потенциал).

При передвижении импульсов вдоль нерва происходит разряд конденсатора. Зная размеры нерва и толщину слоя можно вычислить энергию, которая должна перейти в конце концов в тепло.

Удивительно тонкими опытами Hill удалось измерить изменения температуры, наблюдаемые при движении волны возбуждения вдоль нерва, и отсюда сравнить вычисленную энергию разряда предположенного конденсатора с выделенной теплотой. Результаты таких сравнений дают вполне соизмеримые числа.

В точно установленном факте появления электрических токов в слуховом аппарате животного громадную роль в процессе слышания играют полупроницаемые мембраны, на которых локализуются электрические заряды, объясняющие появление сравнительно больших — в несколько десятков милливольт — потенциалов.

Возможное представление о существовании аналогичной полупроницаемой мембраны, образованной газовым фильмом на электроде, является чрезвычайно заманчивым, но на первый взгляд чрезвычайно сложно доказуемым.

В этом случае возможен к счастью такой эксперимент, которым можно в известной степени подтвердить сделанное только что выше предположение. Конечно, мы не можем отделить газовый фильм от электрода и локализовать явления на нем, но аналогичный фильм, обладающий предположенными свойствами полупроницаемости, возможно создать отделенным от электрода.

Из многих испытанных нами полупроницаемых мембран удовлетворительные результаты дали мембраны, приготовленные из коллодия. Конечно, по своему строению они стоят ближе к физиологическим мембранам, чем к газовым фильмам. Постановка опыта, в котором хорошо можно демонстрировать звукочувствительность таких мембран, следующая (рис. 4 и 5).

Мешочек, приготовленный из коллодия, погружается в стакан с 0,1 н раствором KCl. В мешочек также помещается раствор KCl этой или иной концентрации. Для приведения мешочка в „возбужденное“ состояние употребляются два платиновых электрода, включенные в контур цепи поляризации. Поляризация производится посредством последовательно включенной аккумуляторной батареи. Те изменения электрического потенциала этой поляризованной мембраны, которые происходят при „раздражении“ мембраны звуковыми колебаниями, снимаются с нее при помощи двух дополнительных электродов, подключенных к цепи содержащей усилитель; к выходу усилителя, как обычно, прикрепляется телефон.

Такая ячейка необычайно чувствительна к механическим колебаниям. Она легко улавливает шаги в комнате, царапание по стеклу стакана, легкие удары по столу, на котором стоит эта ячейка, и при несколько особенном расположении электродов и мешочка улавливает звуки, производимые человеческим голосом или музыкальными инструментами (усиление обычно — 2000).

Вполне естественное сомнение в том, что явление действительно реализуется на мембране, а не на электродах, легко устраняется. При расположении электродов, кроме указанного выше, в этих растворах явление не может быть реализовано.

В связи с этим возможен чрезвычайно эффектный опыт, аналогичный известному в физиологии опыту, где определенные участки в слуховом аппарате животного проколами тонкой иглой лишались своей способности улавливать звуковые колебания.

Наблюдатель, который слышит в телефоне на выходе усилителя звук, улавливаемый поляризованной мембраной, перестает что-либо слышать, если тонкой иглой проколоть мембрану.

Между прочим этот метод может быть применен для определения целостности некоторых мембран.

Эти опыты, по сравнению с опытами реализации звука на металлических электродах, являются более точной, более совершенной моделью аналогичных физиологических явлений.

В то же время эти опыты проливают свет на электродные процессы, представляя в совершенно новом аспекте роль газового фильма, как полупроницаемой мембраны.<sup>1</sup>

Мы считаем себя до некоторой степени продвинувшимися в поставленной задаче моделирования физиологических процессов.

Созданная модель поможет нам выяснить природу явления.

Целый ряд предположений о природе явления улавливания мембраной звуковых колебаний нами сделан в нашей диссертации (6). Одним из критериев их правильности служит количественный расчет явления на основе сделанного предположения и близкое совпадение вычисленных и экспериментально наблюдаемых величин. Одно из сделанных предположений (об электрокинетическом характере явления) в этом отношении дало более или менее удовлетворительные результаты.

<sup>1</sup> См. также чрезвычайно важные работы для понимания звукоэлектрохимических явлений на электродах, принадлежащие акад. Кистяковскому (5).

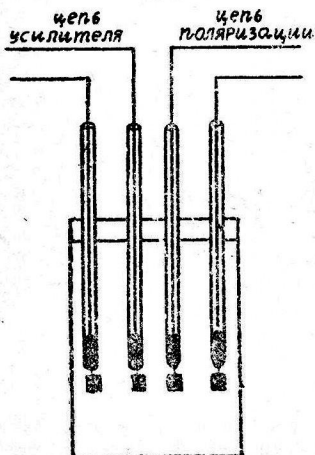


Рис. 4.

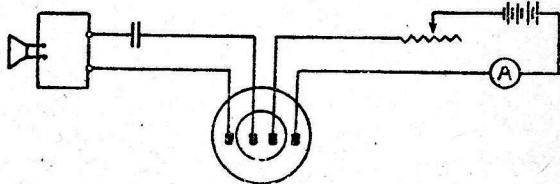


Рис. 5.



Мы предположили, что электрокинетические явления реализуются в порах полупроницаемой мембраны. Под влиянием переменного фактора — давления звуковой волны — осуществляется движение в порах мембраны одних слоев жидкости относительно других.

Здесь уместно вспомнить замечательные опыты с тонкими капиллярами Schade и его сотрудников. Они показали, что в определенных условиях тонкие капиллярные трубки делают в большой степени чувствительными к минимальным изменениям давления. Мы можем рассматривать полупроницаемую мембрану как систему капиллярных трубок.

Расчет электрокинетического потенциала ( $\xi$ ) для коллоидных мембран производится по формуле:

$$u = \frac{\xi \cdot D \cdot E}{4\pi\eta (300)^2},$$

где  $u$  — скорость движения частиц.

При максимальном звуковом давлении 1 дин/см<sup>2</sup> соответствующие амплитуды давления можно принять  $10^{-6} - 10^{-7}$  см, откуда  $u$  для частоты 100 пер/сек вычисляется в  $10^{-4} - 10^{-5}$  см/сек. Тогда при некоторых значениях  $E$  вычисленные  $\xi$  имеют порядок величин, близкий к наблюдаемым экспериментально. Однако характер зависимости звукоактивности от поляризационного тока требует для сохранения приведенного объяснения ряда дополнительных предположений, которые являются предметом работы, подготовляемой нами к печати.<sup>1</sup>

Говоря о полупроницаемых мембранах в слуховом аппарате можно думать о реализации явлений не только в клеточных элементах, но и на натянутых в жидкостях внутреннего уха мембранах (базиллярной, текториальной и др.).

Гершуни и Волохову (7) путем пропускания переменного электрического тока через слуховой аппарат удалось добиться у человека слухового ощущения.

Возможно, что в случае поляризованных мембран пропускание через них переменного тока вызовет их механические колебания синхронные электрическим колебаниям; таким образом намечается новый путь в создании генераторов звука.

Мы добавим здесь, что по предварительным опытам, носящим, правда, сейчас крайне ориентировочный характер, некоторые поляризованные мембраны могут обладать светочувствительностью.

Таким образом изучение поляризованных мембран, изучение на указанных моделях различных переменных факторов, имеющих место в живом организме, может дать многое для понимания процессов, связанных с нервным возбуждением.

Я приношу глубокую благодарность за ценные указания акад. Ухтомскому, д-рам Гершуни и Волохову.

Поступило в редакцию  
24 января 1936 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Кистяковский В. А. Электрохимические реакции и электродные потенциалы некоторых металлов, 1910. — 2. Никитин Л. В. Звукоэлектр. хим. явления. Доклады Акад. наук, 1934. Журнал эксп. и теор. физики, 1935, 5; Природа 1935, № 7

<sup>1</sup> Отметим, что мембрана, являющаяся дополнительной емкостью, может увеличить чувствительность ячейки.

Природа 1935, № 10; Журнал слаботорочной промышленности 1935, № 7; Известия Акад. наук (принято к печати). — Hill A. V. Физиол. журн. СССР, 1935, 19, в. 1. — 4. Hill A. V. Chem. Wave Transmis. in Nerve, 1932. — 5. Кистяковский В. А. Изв. Акад. наук, 1933. (Фильмовая-теория коррозии металлов). — 6. Никитин. Звукохимические явления и электродные процессы. (Докт. диссертация). — 7. Волдох, Гершуни и Лебединский. Физиол. ж. СССР, 1934, 17, № 2.

## EINIGE ELEKTROCHEMISCHE MODELLE BIOCHEMISCHER PROZESSE

Von L. W. Nikitin

Leningrad

In der vorliegenden Arbeit werden einige Ergebnisse aus dem Gebiet der elektrochemisch-akustischen Erscheinungen mitgeteilt; wie es scheint, können sie zum Verständnis der Natur der Tonempfindungen wie auch überhaupt zu einem umfassenden Verständnis der Natur der Nervenreizung beitragen.

Die elektrochemisch-akustischen Erscheinungen bestehen darin, dass sich bestimmten Bedingungen die Potentiale von Polarisationselektroden synchron mit den auf sie fallenden Tonschwingungen ändern können. Die Potentialschwankungen können verstärkt und dann auf ein Registrierinstrument, beispielsweise ein Telephon, übertragen werden. (Fig. 1.) Es bestehen ganz offenbare Analogien in den Prozessen, durch welche die Elektroden in den akustisch-aktiven Zustand gebracht werden, und der Nervenreizung. Zur Herbeiführung eines akustisch-aktiven Zustandes der Elektroden ist bei einer gegebenen Verstärkung die Anlegung eines bestimmten kritischen Potentials erforderlich, welches von der hindurchflossenden Elektrizitätsmenge abhängt.

Liegt der Wert des Potentials über dem kritischen, so gibt die Elektrode während einer gewissen Zeit die Tonschwingungen wieder. Dann nehmen bei gleichbleibender Intensität der Tonschwingungen die von diesen hervorgerufenen Potentialschwankungen ab; die Elektrode „ermüdet“. Die Dauer des akustisch-aktiven Zustandes der Elektrode hängt exponential von der hindurchgeflossenen Elektrizitätsmenge ab. (Fig. 2.) Bei einer weiteren Potentialänderung (Erhöhung der Stärke des Polarisationsstromes) tritt praktisch schon keine Ermüdung der Elektrode mehr ein (Fig. 3) und sie bleibt unbegrenzt lange in dem aktiven Zustand, falls nur die Elektrolytkonzentration in gewissen Grenzen konstant bleibt. Bei einer weiteren Verstärkung des Stromes erreichen die Potentialänderungen ein Maximum, um dann allmählich wieder abzunehmen. Für jede Elektrode bestehen möglicherweise mehrere Optima akustischer Aktivität.

Im weiteren tritt bei einer genau bestimmten Stärke des Polarisationsstromes, welche von der Art der Elektroden und dem Zustand der Oberfläche abhängt, irgendwie eine „Hemmung“ ein und die Elektroden verlieren die Fähigkeit, die Tonschwingungen wiederauftreten der akustischen Aktivität der Elektroden, und zwar in hysteresisartiger Form. Es ist zu erwähnen, dass die Elektroden, welche sich im akustisch aktiven Zustande befinden, durch Zusatz gewisser Substanzen „vergiftet“ werden können, wobei sich die Stärke des Polarisationsstromes merklich nicht verändert.

Es wird vermutet, dass die „Aufnahme und Wiedergabe“ des Tones durch einen fertigen Film verursacht wird, welcher die Elektroden bedeckt. Zum Beweis dieser Annahme wurde eine solche Erscheinung mittels einer Kollodiummembran verwirklicht, welche die Eigenschaften eines von der Elektrode „abgetrennten“ Filmes wiedergibt. Das Vorhandensein entsprechender Membrane im lebenden Organismus kann die Tätigkeit des Gehörorgans erklären.

## РЕГУЛЯЦИЯ ВОДНОГО ОБМЕНА У ЛЯГУШКИ В ПРЕСНОЙ ВОДЕ И В СОЛЕВЫХ РАСТВОРАХ

З. И. Барбашева

Из отделения сравнительной физиологии (зав.—проф. Е. М. Крепс) Отдела специальной и эволюционной физиологии (зав.—акад. Л. А. Орбели) ВИАМ

С переходом животных от морского образа жизни к пресноводному они попадают в условия, где не может существовать изотонии между внешней средой и жидкостями и тканями организма. Поэтому встает суровая необходимость выработки физиологических аппаратов, обеспечивающих постоянство осмотической концентрации внутренней среды организма. Подобное приспособление пресноводного животного к окружающим природным условиям лучше всего изучено на лягушке. Лягушка принадлежит к амфибиям, но как и большинство амфибий является в сущности водным животным, так как без внешней водной среды длительное существование ее невозможно.

Согласно Adolph (1927, 1932), Backman и Sundberg (1912) и другим авторам лягушка, находясь в естественных условиях в пресной воде, постоянно омывающей ее покровы и проникающей через кожу в ткани, не меняет ни своего веса, ни концентрации солей внутренней среды. В воздушной среде, даже насыщенной водяными парами, лягушка постепенно высыхает, теряет влагу.

Однако, как указывает Adolph (1927), лягушка не при всех условиях способна удерживать постоянным вес своего тела. Если помещать лягушку в среды, содержащие NaCl в концентрации гипотоничной по отношению к внутренней среде организма, лягушка начинает увеличиваться в весе, притом тем больше, чем выше концентрация NaCl во внешней среде. В концентрации NaCl, равной 0,3—0,4%, лягушка дает наибольшее набухание, наибольшее увеличение веса, достигающее 15—20% от первоначального веса тела. При дальнейшем увеличении концентрации NaCl прибавление в весе несколько уменьшается, но оно еще наблюдается даже и при изотонии внешнего раствора с внутренней средой лягушки, и лишь в гипертонической среде лягушки теряют в своем весе, высыхают и гибнут.

Опыты Adolph представляют значительный интерес. Лягушки помещаются в ряд растворов с возрастающей концентрацией солей (хотя все еще гипотоничной по отношению к крови); разница в осмотическом давлении между внешней и внутренней средой (осмотический градиент) уменьшается, а поступление воды из внешнего раствора увеличивается, воды проникает через кожу больше чем в нормальных условиях, т. е. в пресной воде. Механизм этого, обнаруженного Adolph, осмотического парадокса\* был подвергнут ни тщательному и всестороннему исследованию. Adolph (1931) нашел, что если, сняв с лягушки кожу, помещать лягушку в растворы различных концентраций NaCl, то лягушка вбирает воду из внешнего раствора подобно осмометру, т. е. в пресной воде больше всего, а чем ближе к изотонии, тем все меньше и меньше. То же самое Adolph (1933) нашел на лягушке с сохраненной кожей, но с разрушенной центральной нервной системой. На основании этих данных он делает вывод, что защитная способность кожи удерживать проникновение воды в тело в естественных условиях в каком-то постоянном уровне связана с наличием центральной нервной системы. Свое регулирующее влияние центральная нервная система оказывает рефлекторным путем, получая раздражение от внешней среды через какие-то рецепторы в коже. Кроме влияния внешней среды через нервную систему, внешняя среда может воздействовать на кожу непосредственно. Так по Backman

и Sundberg (1912) хлористый натрий, находящийся в среде, окружающей лягушку, растворяя кожную слизь, делает кожу более проницаемой для воды.

Однако, по мнению Adolph, влияние солей не является решающим фактором в вопросе регуляции водно-солевого обмена.

В работах Adolph (1927—1933) указывается на существование каких-то особых физико-химических сил, заключенных в коже, регулирующих водный обмен. Эти силы способны удерживать проникновение воды в лягушку на пониженном уровне, если лягушка находится в естественных условиях, т. е. в пресной воде. Эти силы, следовательно, противостоят осмотическим силам, которые стремятся сделать проникновение воды в лягушку наибольшим, когда она погружена в пресную воду. Разница в количестве воды, которая должна проникнуть в лягушку под действием осмотических сил и которая действительно проникает в лягушку — есть количественное выражение регуляторных „сил“, заключенных в коже.

При погружении лягушки в растворы NaCl действие этих „сил“ уменьшается, вода в лягушку входит в большем количестве и лягушка увеличивается в весе, не успевая выбрасывать избыточно поступающую воду. Природа этих „сил“ неизвестна. Так смотрит на дело Adolph.

Кроме проникновения воды в организм через кожу, водный обмен амфибий определяется еще и второй стороной — экскрецией воды из тела почками.

Еще в 1904 г. Overton показал, что регуляторами водного обмена лягушки в естественных условиях являются почки, которые выбрасывают входящую через кожу воду в таком количестве, что вес и объем тела не меняются. Подтверждением этого является большое скопление воды в мочевом пузыре и кишечном канале, если завязать клоаку и поместить лягушку в воду.

Однако вопрос о регуляции водного обмена как со стороны кожи, так и со стороны почек остается недостаточно изученным. Изучая влияние на водный обмен лягушки различных отделов центральной нервной системы Pohle (1900) обнаружил, что при удалении всей центральной нервной системы наблюдается уменьшение вхождения воды в тело. Кроме того, им было найдено, что вся вошедшая вода задерживается в теле и не выводится почками.

Adolph, Przylecki, Steggerda и др. ставят под сомнение способность почек выступать в качестве регуляторов водного обмена при меняющихся условиях внешней среды.

По данным Adolph (1928), деятельность почек весьма „консервативна“. Скорость и величина мочеобразования очень мало зависят от качества окружающей лягушку среды. Такие различные растворы как дистиллированная или водопроводная вода и изотонический рингеровский раствор, инъецированные под кожу, одинаково влияют на диурез, повышая его, и даже рингеровский раствор, в концентрации вдвое большей чем изотонический раствор, несколько увеличивает диурез по сравнению с нормой.

„Консервативны“ почки лягушки и в смысле качественного состава выводимой мочи. Так согласно Joshida (1924), Przylecki (1922) Schürmeyer (1925), Grupacci (1912), Adolph (1927), Клаас (1933) и др., моча всегда по солевому составу менее концентрирована, чем кровь и лимфа. Введение солевых растворов под кожу, или погружение лягушек в солевые растворы — не изменяет сколько-нибудь значительно концентрацию солей в моче.

Далее (Adolph) (1927) пишет о том любопытном факте, что скорость выведения воды почками не зависит от концентрации солей во внешней среде вплоть до 0,1 M NaCl, ясно указывающем, что почки играют совершенно незначительную роль в сохранении осмотического давления жидкостей организма. Adolph прямо указывает, что: „The kidneys of frogs failed to show under some circumstances any adaptation to the requirements of the organism“ (Adolph, 1928, 81, 323).

Роль почек как регулятора, повидимому, определена рамками естественных условий, т. е. условий, когда лягушка находится в пресной воде. Здесь почки являются регуляторами, так как они способны выводить всю поступающую воду. При любых иных условиях почки лягушки неспособны настраиваться на иной масштаб работы. Поэтому Adolph и другие авторы считают кожу за единственный активный регулятор водного обмена у лягушек.

Описанный Adolph феномен „осмотического парадокса“ представлял большой интерес с точки зрения приспособления животных к пресноводным условиям существования. Биологическая выгода такого минимального вхождения воды через кожу в животное в пресной воде — очевидна. Представляло большой интерес, во-первых, проверить правильность самого факта для другого вида лягушки *Rana temporaria*, так как опыты Adolph ставились на американской *Rana pipiens*; во-вторых, попытаться объяснить механизм этого явления.



Если явление „осмотического парадокса“ зависит от участия центральной нервной системы, интересно и важно найти, какие отделы центральной нервной системы причастны к нему и по каким эфферентным путям центральные влияния распространяются на кожу. Таковы были основные цели и задачи исследования. Однако полученный нами экспериментальный материал заставил по-иному объяснить наблюдающиеся факты и пересмотреть все толкование так называемого „осмотического парадокса“.

Лягушки (*Rana temporaria*) помещались в стаканы, наполненные дистиллированной водой или растворами NaCl в концентрациях 0,1, 0,2, 0,3 и 0,4%. Этот выбор концентраций был указан тем соображением, что проникновение воды в лягушку наиболее выражено в этих пределах. Начиная от концентраций NaCl, равной 0,3—0,4%, набухание лягушек выражено менее резко. Предварительно лягушки взвешивались, причем мочевой пузырь перед взвешиванием каждый раз опоражнивался давлением пальцев на боковые стенки живота. Взвешивание производилось в специальном стакане с точностью до 0,1 г. Изменение веса через определенные промежутки времени рассчитывалось в процентах по отношению к первоначальному весу лягушки.

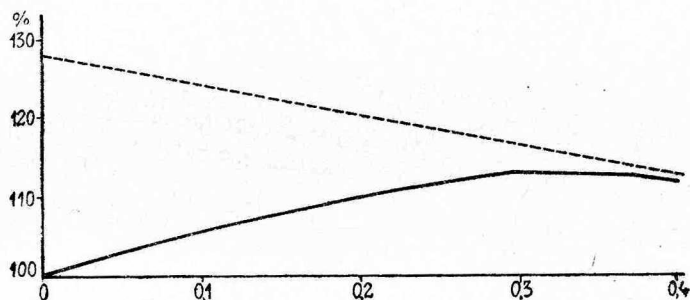


Рис. 1. Изменение веса лягушек за 24 часа при погружении в различные среды. Сплошная линия — изменение веса контрольных нормальных лягушек, прерывистая линия — тоже у лягушек с завязанной клоакой. На оси абсцисс — концентрация NaCl (в %) во внешнем растворе; на оси ординат — увеличение веса лягушек в процентном отношении к первоначальному весу.

Прежде всего для контроля мы поставили ряд опытов, повторяющих работу Adolph: подтвердилось, что нормальные лягушки в пресной воде веса своего не меняют, будучи погружены в нее на сутки и более.

В концентрациях же NaCl, равных 0,1, 0,2, 0,3 и 0,4%, лягушки возрастают в весе в прямой зависимости от концентрации раствора (рис. 1, табл. 1, столбец 1).

ТАБЛИЦА 1

Изменение веса (в граммах) лягушек за 24 часа для различных концентраций NaCl в окружающей среде

| % NaCl во внешнем растворе (%) | Нормальные лягушки (средние из 9 опытов) | Лягушки с завязанной клоакой (средние из 7 опытов) | Лягушки без Ц.Н.С. (средние из 6 опытов) |
|--------------------------------|------------------------------------------|----------------------------------------------------|------------------------------------------|
| 0,0                            | 0,0                                      | 7,0                                                | 5,9                                      |
| 0,1                            | 1,6                                      | 6,2                                                | 5,2                                      |
| 0,2                            | 2,5                                      | 5,9                                                | 4,6                                      |
| 0,3                            | 3,9                                      | 5,0                                                | 4,2                                      |
| 0,4                            | 3,2                                      | 4,8                                                | 3,6                                      |

Увеличение веса было максимальным при концентрации  $\text{NaCl}$ , равной 0,3—0,4%, в которой вес за 24 часа увеличивался в среднем на 15% к первоначальному весу тела.

С точки зрения Adolph и других исследователей в этом феномене нужно видеть проявление особых заключенных в коже „сил“, которые снижают прохождение воды сквозь кожу при пребывании в пресной воде, и которые ослабевают при нарастании концентрации солей во внешней среде.

Если это объяснение справедливо, и проницаемость кожи для воды в пресной воде наименьшая, то устранение выбрасывания воды наружу, путем завязывания клоаки, казалось бы должно изменить характер набухания только количественно, с сохранением характера кривой прохождения воды, т. е. с сохранением „осмотического парадокса“. Однако поставленные нами опыты с перевязкой клоаки не подтвердили этого предположения. Средняя кривая набухания лягушек с завязанной клоакой (рис. 1, табл. 1, столбец 2)

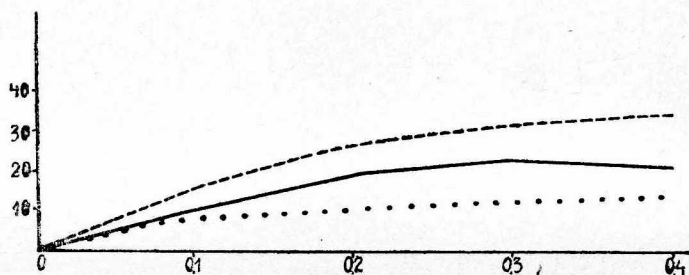


Рис. 2. Переход хлоридов за 24 часа из внешнего раствора в лягушку. Сплошная линия — переход хлоридов в контрольную нормальную лягушку. Прерывистая линия — тоже в лягушку с завязанной клоакой. Пунктирная линия — тоже в лягушку без Ц. Н. С. На оси абсцисс — концентрация  $\text{NaCl}$  (в процентах) во внешнем растворе, на оси ординат — количество хлоридов (в миллиграммах), перешедших в лягушку.

показывает, что проникновение воды из внешней среды в лягушку происходит согласно осмотическим закономерностям, а именно: в пресной воде набухаемость наибольшая, достигающая в среднем 28% первоначального веса при средней температуре равной  $15^\circ \text{C}$  за 24 часа; чем выше концентрация  $\text{NaCl}$  во внешней среде, чем меньше осмотическое различие между внутренней и внешней средами лягушки, тем меньше прохождение воды в лягушку. Этот факт заставляет задуматься в явление „осмотического парадокса“ и пересмотреть его истолкование.

Прежде всего следует думать, что вода, проникая в лягушку под влиянием осмотической разности, увлекает за собой из внешних растворов и хлориды. Факт миграции хлоридов из внешних растворов обнаружен давно. О нем указывают Adolph (1931) и Geilhorn (1932). Хлориды, проходя через кожу, задерживаются в организме вследствие того, что кожа для них односторонне непроницаема. Кожа пропускает хлориды только в направлении снаружи внутрь. Кроме того задержка хлоридов в теле должна происходить вследствие „консервативности“ почечной деятельности, неспособности почек увеличивать выведение хлоридов. Задержанные хлориды должны связывать некоторое избыточное количество воды, за счет которой лягушки будут увеличиваться в весе.

Это предположение надо было экспериментально доказать. Прежде всего важно было установить, существует ли прямая зависимость между проникновением хлоридов из внешней среды в лягушку и изменением веса тела. Для этого содержание хлоридов в растворах, куда погружались лягушки, тщательно измерялось. Мы пользовались микрометодом Volhard, измененным Прикладовицким и Аполлоновым. Измерения производились до погружения лягушек в растворы и через 24 часа пребывания лягушек в них, перед их взвешиванием. Зная концентрации хлоридов во внешних растворах мы вычисляли абсолютное содержание их в данном объеме жидкости. Разница в общем количестве хлоридов в конце опыта и до опыта принималась за количество миллиграммов NaCl, перешедших из раствора в лягушку. Для устранения влияния испарения воды на концентрацию хлоридов в растворах стаканы плотно прикрывались стеклянными пластинками.

Полученные результаты даны в табл. 2 и рис. 2. В табл. 3 и том же рис. 2 даны результаты аналогичных опытов на лягушках с завязанной клоакой.

Они показывают, что существует прямая зависимость между концентрацией хлоридов во внешней среде и увеличением веса лягушки и, во-вторых, что существует прямая зависимость между концентрацией хлоридов во внешней среде и количеством хлоридов, проникших в тело лягушки.

ТАБЛИЦА 2

Переход хлоридов (в миллиграммах) за 24 часа из внешнего раствора в лягушку

| % NaCl<br>во внешнем<br>растворе | 7/III | 13/III | 15/III | 16/III | 19/III | 20/III | 27/IX | 1/X | 2/X | Среднее |
|----------------------------------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|-------|-----|-----|---------|
| 0,0                              | 0     | 0      | 0      | 0      | 0      | 0      | 0     | 0   | 0   | 0       |
| 0,1                              | 49    | 2      | — 25   | 7      | — 15   | 30     | — 5   | — 9 | 23  | 9       |
| 0,2                              | 55    | 16     | 37     | 10     | 10     | 24     | — 6   | 12  | 28  | 20      |
| 0,3                              | 37    | 14     | 24     | 10     | 17     | 34     | 15    | 37  | 24  | 24      |
| 0,4                              | 29    | 11     | 3      | 15     | 6      | 26     | 11    | 20  | 75  | 22      |

Знаком минус обозначено увеличение количества хлоридов (в миллиграммах) во внешнем растворе (миграция хлоридов из лягушки).

ТАБЛИЦА 3

Переход хлоридов в миллиграммах за 24 часа из внешнего раствора в лягушку с завязанной клоакой

| % NaCl<br>во внешнем<br>растворе | 3/X | 7/X | 8/X | 9/X | 15/X | 16/X | Среднее |
|----------------------------------|-----|-----|-----|-----|------|------|---------|
| 0,0                              | 0   | 0   | 0   | 0   | 0    | 0    | 0       |
| 0,1                              | 4   | 5   | 5   | 21  | 11   | 16   | 8,7     |
| 0,2                              | 13  | 32  | 8   | 9   | 18   | 17   | 16      |
| 0,3                              | 24  | 21  | 13  | —   | 20   | 11   | 18      |
| 0,4                              | 36  | 56  | 11  | —   | 38   | —    | 35      |

Встает вопрос, весьма существенный для понимания механизма набухания лягушки в солевых растворах: в какой зависимости стоит увеличение веса от количества проникших хлоридов? Если эта зависимость носит определенный, постоянный характер, мы вправе предполагать причинную связь между ними.

Беря из табл. 1 прибавление веса тела в граммах и из табл. 2—величины перехода хлоридов и деля первое на второе, получим их отношения, указанные в табл. 4.

ТАБЛИЦА 4

Зависимость увеличения веса лягушки от количества проникших в нее хлоридов за 24 часа

| % NaCl во внешней среде                      | 0,0 | 0,1  | 0,2  | 0,3  | 0,4  |
|----------------------------------------------|-----|------|------|------|------|
| Увеличение веса (в граммах) . .              | 0,0 | 1,6  | 2,5  | 3,9  | 3,2  |
| Проникшие хлориды (в миллиграммах) . . . . . | 0,0 | 9    | 20   | 24   | 22   |
| Отношение . . . . .                          |     | 0,18 | 0,12 | 0,16 | 0,15 |

Таблица показывает, что отношение  $\frac{\text{приб. вес}}{\text{мг NaCl}}$ , т. е. количество воды, удерживаемое в теле на 1 мг проникших хлоридов, остается величиной практически постоянной, если учесть малую степень точности проведенных опытов.

Если мы такую же таблицу составим для лягушки с завязанной клоакой, определим, сколько воды в этом случае задерживается на единицу хлоридов, то получим табл. 5.

ТАБЛИЦА 5

Зависимость увеличения веса лягушки с завязанной клоакой от количества проникших в нее хлоридов (за 24 часа),

| % NaCl во внешней среде                      | 0,0 | 0,1 | 0,2 | 0,3 | 0,4 |
|----------------------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|
| Увеличение веса (в граммах) . .              | 7,0 | 6,2 | 5,9 | 5,0 | 4,8 |
| Проникшие хлориды (в миллиграммах) . . . . . | 0,0 | 8,7 | 16  | 18  | 35  |
| Отношение . . . . .                          |     | 0,7 | 0,3 | 0,2 | 0,1 |

Мы видим, что в этом случае о постоянном отношении не может быть и речи. Цифры в последней графе стремительно падают. Кроме того цифры лежат на более высоком уровне. Это совершенно понятно, если учесть, что у лягушек с перевязанной клоакой вся вошедшая вода задерживается, тогда как у нормальных лягушек вода постоянно выбрасывается, и в теле задерживается только небольшая ее часть.

У лягушек с разрушенной центральной нервной системой (об этих опытах будет подробно сказано впереди) в теле задерживается



также вся вошедшая в нее вода, и потому отношения получены сходные с лягушками с перевязанной клоакой (табл. 6).

ТАБЛИЦА 6

Зависимость увеличения веса лягушки без центральной нервной системы от количества проникших в нее хлоридов (за 24 часа)

| % NaCl во внешней среде                      | 0,0 | 0,1 | 0,2 | 0,3 | 0,4 |
|----------------------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|
| Увеличение веса (в граммах) . .              | 5,9 | 5,2 | 4,6 | 3,9 | 3,6 |
| Проникшие хлориды (в миллиграммах) . . . . . | 0   | 8   | 11  | 9   | 18  |
| Отношение . . . . .                          |     | 0,7 | 0,4 | 0,4 | 0,2 |

У лягушек повидимому проникают через кожу вода и хлориды в той же концентрации, в какой они находятся во внешней среде. Отношение  $\frac{\text{колич. хлорид}}{\text{вес воды}} \times 100$  для лягушки с завязанной клоакой, у которой вся вода задерживается, дает величины, равные концентрациям хлоридов во внешней среде. Примерно те же отношения получаются и у лягушек без центральной нервной системы.

ТАБЛИЦА 7

Процентное отношение веса хлоридов, проникших сквозь кожу, к весу воды, равному возрастанию веса тела лягушки

| % NaCl во внешней среде | Нормальные лягушки | Лягушки с завязанной клоакой | Лягушки без центральной нервной системы |
|-------------------------|--------------------|------------------------------|-----------------------------------------|
| 0,0                     | 0,0                | 0,0                          | 0,0                                     |
| 0,1                     | 5,6                | 0,14                         | 0,15                                    |
| 0,2                     | 8,0                | 0,27                         | 0,24                                    |
| 0,3                     | 6,2                | 0,36                         | 0,23                                    |
| 0,4                     | 6,9                | 0,72                         | 0,50                                    |

Для изучения, в какой мере кожная проницаемость лягушки зависит от нервной системы, было поставлено несколько серий опытов. Прежде всего были повторены опыты Rohle с разрушением всей центральной нервной системы. Такие лягушки, так же как и в опытах Rohle, набухают по типу осмометра (рис. 3, табл. 1). При этом вода проходит в лягушку меньше, чем у лягушки с завязанной клоакой, и почечная деятельность сильно понижена или совсем уничтожена.

В наших опытах никогда у лягушки без центральной нервной системы не удавалось выдавить мочу из мочевого пузыря.

За полное отсутствие экскреторной деятельности почек говорит также и то, что если лягушке без центральной нервной системы завязать клоаку, то она набухает совершенно так же, как лягушка без центральной нервной системы, но с завязанной клоакой.

Поведение хлоридов, как оказывается, практически не меняется, есть ли центральная нервная система у лягушки, или нет. Хлориды

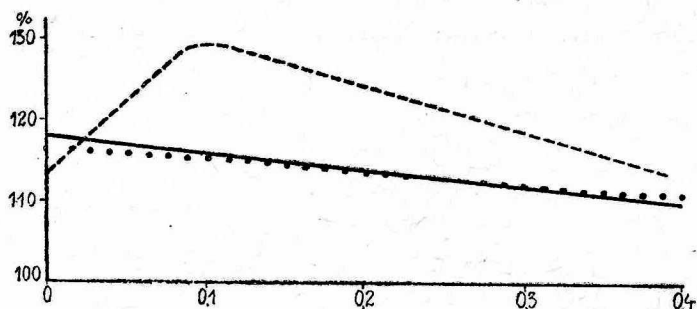


Рис. 3. Влияние нервной системы на прохождение воды сквозь кожу лягушки (изменение веса лягушки за 24 часа). Сплошная линия — изменение веса лягушек с разрушенной Ц. Н. С. Пунктирная линия — изменение веса лягушек с разрушенным головным мозгом. Прерывистая линия — тоже у лягушек с разрушенным спинным мозгом. На оси абсцисс — концентрация NaCl (в процентах) во внешнем растворе. На оси ординат — увеличение веса лягушек (в процентах) к первоначальному весу.

попрежнему входят в лягушку и с прежней закономерностью, т. е. в прямой зависимости от концентрации NaCl во внешней среде, но в несколько меньшем количестве (табл. 8, рис. 3).

ТАБЛИЦА 8

Переход хлоридов (в миллиграммах) за 24 часа из внешнего раствора в лягушку без центральной нервной системы

| % NaCl во внешнем растворе | 8/X | 9/X | 10/X | 11/X | 13/X | 14/X | Среднее |
|----------------------------|-----|-----|------|------|------|------|---------|
| 0,0                        | 0   | 0   | 0    | 0    | 0    | 0    | 0       |
| 0,1                        | 0   | 12  | 10   | 21   | -41  | 7    | 8       |
| 0,2                        | -12 | 20  | 24   | 19   | 7    | 8    | 11      |
| 0,3                        | 11  | —   | -5   | 6    | 5    | 27   | 9       |
| 0,4                        | 14  | 39  | 6    | 23   | 15   | 14   | 18      |

Следовательно можно сказать, что центральная нервная система в деле водно-солевого обмена главным образом контролирует экскрецию, так как при ее разрушении вода и хлориды проходят сквозь кожу в прежних взаимоотношениях (табл. 6), хотя и в уменьшенном количестве, что подтверждает данные Rohle. Нарушение же почечной деятельности при этом превращает лягушку в осмометр.

<sup>1</sup> Знаком минус обозначено увеличение количества хлоридов (в миллиграммах) во внешнем растворе (миграция хлоридов из лягушки).

Для дальнейшего изучения влияния центральной нервной системы ставились опыты с удалением отдельных отделов ее.

Так, разрушение одного спинного мозга влечет за собой некоторое изменение набухания лягушек. Лягушки с незавязанной клоакой, погруженные в пресную воду, набухают, тогда как нормальные контрольные — в воде не меняют веса. Но это набухание все же количественно меньше, чем в случае погружения лягушек в растворы слабых концентраций NaCl (0,1—0,2—0,3%) (рис. 3). Здесь, по всей вероятности, нужно констатировать ослабление экскреторной деятельности, но не полное ее исключение.

Следует добавить, что данная серия опытов ставилась в сентябре, когда температура окружающих лягушек растворов была очень высокой (в среднем 20—22°C).

Повышение температуры, увеличивающее кожную проницаемость (Gelhorn 1932), тоже, конечно, способствовало набуханию лягушки в пресной воде при ослабленной почечной деятельности. Влияние температуры ясно сказывается на общем повышении уровня кривой.

Удаление одного головного мозга до спинного в отношении набухания лягушек эквивалентно удалению всей нервной системы: общий уровень прохождения воды снижен, а в отношении кривой набухания — лягушка представляет собой осмометр (рис. 3).

Кроме влияния центральной нервной системы интересно было выяснить влияние на кожную проницаемость со стороны симпатической и парасимпатической нервных систем.

Оперативное воздействие на п. *vagus* или симпатическую нервную систему (удаление их) связано с повреждением кожных покровов, что очень невыгодно для наших опытов. Поэтому нам пришлось ограничиться влиянием на кожную проницаемость инъекции симпатико- и ваготропных веществ, применяя адреналин (1:10 000) и эрготинин (1:1000), а из парасимпатических веществ — пилокарпин (1:1000) и атропин (1:1000). Количество инъеклируемого яда колебалось от 0,1 до 0,5 см<sup>3</sup>. Инъекция производилась за 40 мин. до начала опыта.

Введение адреналина нормальной контрольной лягушке, лягушке с завязанной клоакой и лягушке без центральной нервной системы не влияет на форму кривой, выражающей зависимость набухания от концентрации хлоридов во внешней среде. За три часа лягушки во всех концентрациях NaCl и в пресной воде не только не увеличиваются, но иногда теряют в весе. За 6 часов они увеличиваются в весе приблизительно на столько, на сколько контрольные лягушки набухают за 2—3 часа без инъекции адреналина. За 24 часа действие адреналина все еще сказывается, и уровни кривых значительно снижены.

Эрготинин же ни у нормальной, ни у лягушки с завязанной клоакой не вызвал никаких изменений в характере и количестве прохождения воды.

Совершенно никакого влияния на набухание лягушки не оказали и ваготропные яды: пилокарпин и атропин.

Анализируя полученный нами фактический материал, мы пришли к иным выводам, чем Adolph. Прежде всего мы придаем деятельности почек большее значение в регуляции водно-солевого обмена у лягушек, оставляя столь же важную роль в этой регуляции за кожей.

Во-вторых, наши данные о характере прохождения воды через кожу, в растворах разной концентрации, противоположны данным, которые получил Adolph.

По нашим данным, прохождение воды в лягушку происходит согласно осмотическим закономерностям, т. е. в пресной воде вхождение воды через кожу наибольшее, в средах же со все увеличивающейся концентрацией NaCl вхождение воды соответственно уменьшается. Согласно же данным Adolph проницаемость кожи для пресной воды наименьшая, в солевых же растворах она увеличивается, вследствие чего воды проходит больше чем лягушки могут вывести, и лягушки набухают. Удержание прохождения воды на пониженном уровне, когда лягушка находится в пресной воде, по Adolph осуществляется, неизвестными еще, какими-то физико-химическими силами, заключенными в коже. Эти силы направлены против осмотических сил, которые заставляют проходить воду в лягушку в тем большем количестве, чем меньше концентрации солей во внешней среде. Увеличение прохождения воды в лягушку при погружении в раствор NaCl Adolph объясняет тем, что регулирующие силы кожи в этих условиях падают.

Наши данные освещают этот вопрос по-иному. Мы предполагаем следующую схему механизма водно-солевого обмена у лягушки. В обычных естественных условиях в пресной воде, лягушка постоянно в большом количестве (около 28% от своего веса за 24 часа при средней температуре, равной 13—15°C) набирает воду, которая целиком выводится почками. Благодаря такому равенству прихода и расхода лягушка удерживает свой постоянный объем и вес.

Соли выводятся почками в очень ничтожных количествах, а если лягушку поместить в дистиллированную воду, то выведение солей совершенно прекращается.

Для пополнения солей в организме вполне достаточно того минимального количества солей, которое находится в пище и, возможно, в небольших количествах в воде. Если же лягушку помещать в среды с увеличенным содержанием NaCl, то, в силу меньшей разницы в осмотическом давлении между внутренней и внешней средой, вода из внешнего раствора в лягушку входит в меньших количествах, а в гипертонических растворах вода начинает покидать тело через кожу.

В гипотонических растворах NaCl в лягушку входит не только вода, но и NaCl, и входит в тем большем количестве, чем больше концентрация хлоридов во внешней среде (до некоторых пределов). Так как почки, повидимому, не способны увеличивать сколько-нибудь значительно выведение хлоридов, последние задерживаются в теле лягушки, удерживая с собой известное количество воды вследствие осмотических сил. Воды задерживается в лягушке тем больше, чем больше вошло хлоридов. Таким образом несмотря на то, что вода входит в тело в количественном отношении в обратной зависимости от концентрации NaCl во внешней среде, однако количество задержанной воды и, следовательно, и вес тела увеличивается в прямой зависимости от концентраций NaCl (в пределе 0,1—0,4%).

Это увеличение веса тела лягушки в растворах NaCl, принятое Adolph за осмотический парадокс и специфическое увеличение проницаемости в солевых растворах, сводится с нашей точки зрения не к увеличению проникновения воды в лягушку (Adolph), а к задержке воды в теле. И мы не видим основания искать в данном феномене какого-либо участия особых таинственных „сил“, заключенных в коже. Снижение кривой набухания лягушек начиная с концентрации NaCl, во внешнем растворе равной 0,3—0,4%, объясняется тем, что осмотическая разница между внешней и внутренней средами настолько



невелика, что нет основания для интенсивного вхождения воды, а следовательно и хлоридов.

Большое значение кожи в деле регуляции водного обмена состоит в свойствах кожи, как односторонне-проницаемой для NaCl мембраны. Это свойство обеспечивает содержание солей в теле, погруженном в естественных условиях в пресную воду. По всей видимости свойства кожи, как мембраны с неодинаковой проницаемостью в обоих направлениях, могут изменяться под влиянием различных внутренних и внешних факторов (температура, нервные влияния, гуморальные влияния и т. д.).

Встает вопрос, в какой мере водный обмен лягушки зависит от нервной системы? Выключение всей центральной нервной системы или хотя бы только головного мозга превращает лягушку в осмометр, так как выводится из строя механизм, откачивающий воду — почечный аппарат. Кроме того снижается весь обмен количественно.

Влияние центральной нервной системы на свойства кожи и пути этого влияния еще мало изучены. Полученные данные о влиянии адреналина на кожную проницаемость не позволяют еще сказать, имеем ли мы влияние на свойства кожи, или это есть результат сужения кожных сосудов.

### Выводы

1. На *Rana temporaria* подтверждается факт, описанный Adolph для *Rana pipiens*, именно, что если погружать лягушку в слабые растворы NaCl (0,1—0,2—0,3—0,4%), то она увеличивается в весе. Этого увеличения в весе нет при пребывании лягушки в пресной воде.

2. Дается иное толкование этого „осмотического парадокса“, нежели толкование, принятое Adolph.

3. Проникновение воды через кожу максимально в пресной воде и убывает с повышением концентрации NaCl во внешней среде, т. е. в полном согласии с осмотическим градиентом. Этот факт доказывается опытами, в которых выведение воды наружу устранено выключением почек — перевязкой клоаки или разрушением центральной нервной системы.

4. Вместе с водой через кожу проникают и хлориды, и в тем больших количествах, чем выше их концентрация во внешней среде.

5. В пресной воде почки откачивают всю воду, которая проникает через покровы, и вес поэтому остается постоянным.

В солевых растворах соли, проникшие в организм, удерживают с собой известное количество воды, тем большее, чем большее количество солей проникает в тело. Отсюда увеличение веса тела при увеличенной концентрации солей во внешней среде (до известных пределов: 0,3—0,4%). Задержка хлоридов в теле объясняется неспособностью почек увеличивать сколько-нибудь значительно выведение хлоридов.

6. Нет необходимости допускать существование особых физико-химических сил, заключенных в коже, которые якобы тормозят проникновение воды в лягушку в нормальной среде, действуя против осмотических сил, как это себе представляют Adolph и некоторые другие авторы.

## ЛИТЕРАТУРА

Adolph. Journ. Exper. Zool. 1925—1926, 43, 105.—2. Adolph. Amer. Journ. Physiol. 1928, 1, 315.—3. Adolph. Journ. Exper. Zool. 1927, 47, 1.—4. Adolph. Amer. Journ. Physiol. 1931, 96, 569.—5. Adolph. Biol. Bullet. 1932, 62, 112.—Adolph. Biol. Rev. 1933, VIII, № 2.—7. Backman und Sundberg. Arch. Physiol. 1921, 148, 396.—8. Brunacci. Zentr. Physiol. 1912, XXV, 1167.—9. Heller. Arch. Exp. path. und pharmak. 1930, 157, 13.—10. Jungmann und H. Bernhart. Zeit. Klin. Med. 1923, 99, 84.—11. Jozhida. Pflug. Arch. 1924, 26, 274.—12. Pohle. Pflug. Arch. 1920, 185, 212.—13. Przyzlecki. Arch. Physiol. 1922, 19, 148.—14. Schürmeyer Pflug. Arch. 1925, 210, 759.—15. Steggerda. Amer. Journ. Physiol. 1931, 98, 255.—16. Гельхорн. Проблема проницаемости, ее физиолог. и патолог. значения. 1932, 173.—17. Клаас. Физиолог. журн. СССР, 1933, XVI, в. 5 805.—Прикладовицкий и Аполлонов Журн. эксп. биол. и мед. 1928, кн. 27, 448.

## REGULATION OF THE WATER EXCHANGE IN FROGS IN FRESH WATER AND SALINE SOLUTIONS

*Z. I. Barbasheva*

From the Laboratory of Comparative Physiology, Department of Evolutionary Physiology  
Institute of Experimental Medicine, Leningrad

Adolph (and others) when studying water exchange in *Rana pipiens*, has discovered the fact that frogs placed in dilute saline solutions (0,1—0,3%) increase in weight whereas frogs kept in ordinary fresh water maintain their weight constant.

The aim of the present investigation was to ascertain the existence of this „osmotic paradox“ in *Rana temporaria* and to attempt to explain its mechanism.

Experiments carried out on *R. temporaria* showed that the same phenomenon could be observed in them. But the analysis of the facts suggested an explanation of the phenomenon quite different from that given by Adolph.

Direct experiments revealed the fact that the penetration of water through the skin into the animal attains its maximum when frogs are immersed in tap water, i. e. in full concordance with the osmotic gradient. This observation was strengthened by experiments, in which the excretion of water by the kidneys was rendered impossible by a ligation of the cloaca or by the destruction of the central nervous system.

When frogs are immersed in hypnotic saline solutions chlorides do also pass into the animal concurrently with the penetration of water, and in amounts depending upon the concentration of chlorides in the outer medium.

The constancy of weight exhibited by frogs in normal fresh water is maintained by the activity of the kidneys which pump out all the water entering in the body through the skin. In saline solutions, however, the salts which enter the body remain therein and retain a known amount of water. The retentions of chlorides in the body is explained by the fact that the frogs' kidneys are unable to increase in any considerable degree the excretion of chlorides.

Thus, the amount of water retained in the body is in direct proportion to the quantity of salts, which have passed through the skin. Hence, the rise in body weight observed in frogs placed in dilute saline solutions (up to 0,3—0,4%).

There is no necessity, therefore, to assume, as Adolph did, the existence of some special „forces“ which reside in the skin and which hinder the entrance of water through the skin, acting against osmotic forces, as long as the frog remains immersed in fresh water.

## ОБ ОКИСЛИТЕЛЬНОМ КОЭФИЦИЕНТЕ МОЛОЧНОЙ КИСЛОТЫ У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Сообщение 2. Об окислительном коэффициенте молочной кислоты у медузы *Pilema pulmo*

В. Борсук

Из отделения сравнительной физиологии ВИЭМ (зав. — проф. Е. М. Крепс) и Физиологической лаборатории Севастопольской биологической станции Академии наук СССР

Настоящая работа представляет собой продолжение целой серии работ по сравнительной физиологии и биохимии мышечного сокращения, проводимой проф. Крепсом и его сотрудниками. В сообщении 1 (Борсук, 1) мы касались вопроса о значении процессов углеводного распада при релаксации мышцы после деятельности и останавливались специально на значении величины окислительного коэффициента молочной кислоты при процессах восстановления после работы. Была показана тесная корреляция между величиной окислительного коэффициента молочной кислоты и условиями окружающей среды, дыхательными возможностями организма и функциональными особенностями мускулатуры (Крепс, 2). Настоящая работа распространяет эти исследования на тип *Coelenterata*. Интерес к изучению биохимических процессов при мышечной деятельности у кишечнополостных особенно возрастает вследствие их положения на зоологической лестнице. У кишечнополостных впервые появляется дифференцированная мышечная ткань, которая у медуз достигает особенного развития. Задачей настоящего исследования было установить окислительный коэффициент молочной кислоты в мускулатуре медузы.

Крупная черноморская медуза *Pilema pulmo* представляет собой удобный объект для физиологического и биохимического исследования. По краю колокола у нее имеется хорошо развитая мышечная лента, легко отделяемая от мезогели при фиксации ее смачиванием трихлоруксусной кислотой (Вержбинская, 3).

Мышца медузы представляет собой спонтанно и ритмически сокращающуюся мышцу, которую путем обычных раздражений невозможно заставить усилить свою деятельность и привести в состояние утомления. Так как задачи исследования требовали вызвать у нее усиление процессов гликолиза или, точнее, увеличение в содержании молочной кислоты, то пришлось прибегнуть к анаэробнозу.

Как уже было указано Н. А. Вержбинской (3) в ее исследовании фосфорных превращений у медузы *P. pulmo*, при глубоком анаэробнозе наблюдаются необратимое нарушение и прекращение спонтанных сокращений животного и даже распад мышечной ткани; поэтому в наших опытах, где необходима была полная релаксация

функции, мы применяли более легкие степени анаэробнозиса, и во всех случаях наблюдалось возвращение к нормальной спонтанной деятельности в условиях аэробного отдыха в морской воде.

Анаэробнозис, создаваемый пропусканием тока водорода через сосуд с кипяченой морской водой в течение 1—2 часов, ведет к тому, что ритм сокращений колокола начинает постепенно замедляться, и к концу первого часа движения прекращаются вовсе.

В условиях аэробного отдыха в морской воде сокращения появляются уже через 10—15 мин. после конца анаэробнозиса и к концу одного часа приобретают нормальную силу и ритм.

Однако и такой анаэробнозис, повидимому, оказывает подавляющее действие на мышцу, так как перенесенная снова в аэробную среду („аэробный отдых“) мышца медузы обнаруживает заметное снижение поглощения кислорода по сравнению с поглощением в „покое“, т. е. при нормальной спонтанной деятельности до анаэробнозиса. Поэтому анаэробнозис был ослаблен еще больше, он создавался просто пребыванием отрезка колокола медузы в сосуде с прокипяченной морской водой под слоем жидкого парафина без продувания водорода в течение одного часа. К концу одного часа движения замедляют свой ритм, делаются реже, слабее, но не исчезают совсем.

Уже в первые полчаса „аэробного отдыха“ после такого анаэробнозиса наблюдается полное восстановление ритма и силы сокращений и увеличение поглощения кислорода мышцей по сравнению с покоем.

#### Методика опытов

По краю колокола медузы отрезались два отрезка ткани (мышечная лента, прикрепленная к мезоглее) и помещались в сосуд, наполненный кипяченой морской водой под слоем жидкого парафина. В части опытов через такую анаэробную камеру еще пропускался ток водорода из аппарата Киппа, промытого через раствор  $\text{KMnO}_4$ , сулему, пирогаллол, гидросульфит натрия и воду. По истечении определенного срока (1—2 часа) оба отрезка вынимались из анаэробной камеры. С одного отрезка снималась мышца по способу описанному в работе Н. К. Вержбинской (3) и шла сразу для анализа на молочную кислоту. Второй отрезок помещался в герметически закупоренный сосуд со свежей морской водой, где и „отдыхал“ в аэробных условиях в течение одного часа. Измерялась величина потребления  $\text{O}_2$  за время этого отдыха.

Методика измерения потребления  $\text{O}_2$  в морской воде очень проста. Она подробно описана в работе Е. М. Крепса (4). Отрезок мезоглеи с мышцей помещался в сосуд известковой емкости с хорошо притертой пробкой. Учитывался объем отрезка, вес мышцы, вес мезоглеи.

Параллельно той же водой, взятой одновременно через сифоны с одного уровня из большого сосуда, наполняются две контрольные кислородные склянки. Взятием проб с одного уровня и одновременно обеспечивается одинаковое содержание кислорода в морской воде во всех трех сосудах.

Все эти сосуды помещаются в ванну, наполненную водой определенной температуры. Ванна затемнена, чтобы избежать фотосинтеза, который мог бы производить фитопланктон, находящийся в морской воде в сосудах.

По истечении одного часа берутся пробы на содержание кислорода в воде с испытуемым объектом. Вода из этого сосуда одновременно по нескольким сифонам разливается по нескольким кислородным склянкам. Кислород определяется по методу В инклера (Хлопин, 5).

С отрезка медузы тотчас после часового отдыха отделялась мышца, которая сразу шла для анализа на молочную кислоту. Получение безбелковых и безуглеводных фильтратов и определение в них молочной кислоты производились так же, как и в предыдущих работах нашей лаборатории (Крепс, Вержбинская, Борсук, 6).

Параллельно с поглощением кислорода у *R. pulmo* во время отдыха после анаэробнозиса определялось и поглощение  $\text{O}_2$  при нормальной спонтанной деятельности („покой“), а в ряде опытов поглощение кислорода определялось у того же отрезка животного, который затем брался для анаэробных опытов и „отдыхал“ после анаэробнозиса.

В специально поставленных опытах определялось поглощение кислорода мезоглей медузы *R. pulmo* как в „покое“, так и после анаэробнозиса. Эти величины не отличаются



друг от друга при одной и той же температуре и очень не велики; именно при  $T^{\circ} = 16-19^{\circ} - 0,002$  мг  $O_2$  на 1 г сырого веса ткани за 1 час, а при  $T^{\circ} = 12-15^{\circ} - 0,001$  мг на 1 г за 1 час.

Зная емкость сосуда, объем отрезка колокола медузы, вес мышц и мезоглей, содержание кислорода в воде, в которой „отдыхала“ медуза, и поглощение кислорода мезоглеей, не трудно вычислить поглощение кислорода мышцей в миллиграммах на 1 г сырого веса за 1 час.

### Результаты опытов

Был поставлен ряд опытов для определения молочной кислоты в мышцах *P. pulmo* в „покое“, т. е. при нормальных ритмических сокращениях мышечного кольца (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1  
Содержание молочной кислоты в мышцах медузы  
в „покое“

| № опыта | Содержание молочной кислоты в миллиграммах на 1 г веса мышцы | № опыта  | Содержание молочной кислоты в миллиграммах на 1 г веса мышцы |
|---------|--------------------------------------------------------------|----------|--------------------------------------------------------------|
| 1       | 0,086                                                        | 4        | 0,060                                                        |
|         | 0,170                                                        |          | 0,113                                                        |
| 2       | 0,101                                                        | 5        | 0,105                                                        |
| 3       | 0,113                                                        |          | 0,104                                                        |
|         | 0,113                                                        | 6        | 0,104                                                        |
| Среднее |                                                              | 0,102 мг |                                                              |

Опыты, в которых мышца подвергалась длительному анаэробнозу с пропусканием водорода через камеру с кипяченой водой в течение 2—3 часов, показали, что после такого длительного анаэробноза совершенно прекращается ритмическая деятельность мышц у *P. pulmo*.

Влияние такого анаэробноза на содержание молочной кислоты показано на табл. 2.

ТАБЛИЦА 2  
Содержание молочной кислоты в мышцах  
*Pilema pulmo* после анаэробноза

| № опыта | Длительн. анаэробноза | Содержание молочной к-ты (в миллиграммах на 1 г) | Образовано молочной к-ты в миллиграммах на 1 г за время анаэробноза |
|---------|-----------------------|--------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------|
| 7       | 2 часа                | 0,243                                            | 0,141                                                               |
| 8       | 3 „                   | 0,226                                            | 0,124                                                               |
| 9       | 2 „                   | 0,224                                            | 0,122                                                               |

Таблица указывает на совершенно отчетливое накопление молочной кислоты во время анаэробноза. Образование ее, повидимому, завер-

шается даже меньше чем в 2 часа пребывания в анаэробнозе, так как пропускание водорода в течение трех часов не дает дальнейшего образования молочной кислоты.

Поэтому во всех дальнейших опытах, как с пропусканием водорода, так и без него, длительность его уменьшена до одного часа. О том, что наблюдается удаление молочной кислоты во время аэробного отдыха после анаэробноза, можно говорить на основании следующих опытов (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Содержание молочной кислоты в мышцах *Pilemarpilmo* после анаэробноза и отдыха в аэробных условиях

| № опыта | Длительность анаэробноза и отдыха                       | Молочная к-та в миллиграммах на 1 г |              |         |
|---------|---------------------------------------------------------|-------------------------------------|--------------|---------|
|         |                                                         | После анаэробноза                   | После отдыха | Исчезла |
| 10      | Анаэробноз 2 часа, отдых 1½ часа под протоком . . . . . | 0,224                               | 0,119        | 0,105   |
| 11      | Анаэробноз 2 часа, отдых 2 часа без протока . . . . .   | 0,203                               | 0,146        | 0,057   |

Молочная кислота, образованная в мышцах *P. pilmo*, за время анаэробноза исчезает во время аэробного отдыха, и это исчезновение идет интенсивнее под протоком, чем без него. Это понятно, так как протоком обеспечивается обильное снабжение кислородом.

В опытах, поставленных уже с прямой задачей измерить величину окислительного коэффициента молочной кислоты, применялась слабая степень анаэробноза.

Животное помещалось в сосуд с кипяченой морской водой под слой жидкого парафина и находилось в нем в течение одного часа без пропускания водорода. К концу этого срока движения становились медленнее и слабее, но не исчезали.

Результаты этих опытов даны на табл. 4.

ТАБЛИЦА 4

Анаэробные опыты без пропускания водорода

| № опыта | Температура | Молочная кислота в миллиграммах на 1 г |              |         | O <sub>2</sub> мг на 1 г за час |                              |                                                      | Избыток кислорода может окислить молочн. кислоты | Окислительный коэффициент молочной кислоты |
|---------|-------------|----------------------------------------|--------------|---------|---------------------------------|------------------------------|------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|--------------------------------------------|
|         |             | После анаэр.                           | После отдыха | Исчезло | Поглощение в покое              | Поглощение после анаэробноза | Избыточно поглощена O <sub>2</sub> после анаэробноза |                                                  |                                            |
| 19      | 12,8°       | 0,220                                  | 0,159        | 0,061   | 0,087                           | 0,111                        | 0,024                                                | 0,022                                            | 3,0                                        |
| 20      | 10°         | 0,207                                  | 0,135        | 0,072   | 0,187                           | 0,112                        | 0,025                                                | 0,023                                            | 3,1                                        |
| 21      | 12,8°       | 0,293                                  | 0,119        | 0,174   | 0,072                           | 0,103                        | 0,031                                                | 0,029                                            | 5,6                                        |
| 22      | 12,5°       | 0,190                                  | 0,120        | 0,070   | 0,072                           | 0,064                        | —                                                    | —                                                | —                                          |
| 23      | 12°         | 0,186                                  | 0,142        | 0,044   | 0,099                           | 0,113                        | 0,014                                                | 0,013                                            | 3,4                                        |
| 24      | 12,5°       | 0,175                                  | 0,108        | 0,064   | 0,091                           | 0,032                        | 0,032                                                | 0,029                                            | 3,14                                       |
| 25      | 12°         | 0,338                                  | 0,296        | 0,043   | 0,026                           | 0,046                        | 0,020                                                | 0,018                                            | 3,0                                        |

Во всех этих опытах имеется окислительное устранение молочной кислоты во время аэробного отдыха после анаэробнозиса.

В большинстве опытов (кроме одного) наблюдается также и увеличение поглощения кислорода мышцей во время отдыха после анаэробнозиса по сравнению с поглощением  $O_2$  мышцей в покое.

В пяти случаях это количество кислорода может окислить одну треть своей исчезнувшей во время отдыха молочной кислоты.

Лишь в одном случае эта величина может окислить  $\frac{1}{3}$  всей убранный молочной кислоты. Итак, для медузы *P. pulmo* окислительный коэффициент молочной кислоты в среднем равен 3,1.

По своему значению эта величина близка к окислительному коэффициенту молочной кислоты у ракообразных (Борсук, 1) и у позвоночных (Meyerhof, 7)

Хотя у медузы *P. pulmo* и нет специальных органов дыхания, все же мышца медузы находится в чрезвычайно благоприятных условиях в смысле снабжения кислородом. Поверхностное расположение мышечного кольца, его непосредственное соприкосновение с дыхательной средой — морской водой, сравнительно небольшая толщина мышечного слоя, постоянное обновление воды у дышащей поверхности благодаря сокращению кольца, чрезвычайно благоприятны для процессов диффузии кислорода из окружающей среды в ткань.

Богатство водой тканей медузы, малое содержание плотного вещества — условия, облегчающие обеспечение кислородом.

Что касается условий внешней среды, то медуза живет в поверхностных слоях моря, всегда богатых кислородом, и поэтому обильное снабжение кислородом тканей ее всегда обеспечено.

Все эти моменты делают для нас понятным большую интенсивность окислительных процессов во время периода реституции после анаэробнозиса во время ликвидации кислородной задолженности. Окислительный коэффициент молочной кислоты у медуз оказался близким к коэффициенту позвоночных и ракообразных, т. е. животных с интенсивным дыханием и кровообращением и эффективными механизмами вентиляции легких или жабр. Разными путями, но в обоих этих случаях снабжение кислородом тканей происходит весьма интенсивно. Тут уместно вспомнить, что животными, которые не дают заметного снижения потребления кислорода при уменьшении напряжения кислорода в окружающей среде, являются также, с одной стороны, организмы с хорошо развитым дыхательным и циркуляционным аппаратом, как позвоночные и высшие раки, а с другой — гиалиновые, прозрачные, богатые водой планктонные организмы (A. Kroggh, 8). Таким образом данные этой работы еще раз подтверждают наличие ясно выраженной корреляции между особенностями организации животного; свойствами среды и т. д. и характером биохимических процессов в мускулатуре.

### Выводы

1. Содержание молочной кислоты в мышце *Pilema pulmo* в условиях нормальной жизнедеятельности (ритмические спонтанные сокращения) в среднем равно 1,102 мг на 1 г сырого веса.

2. Во время анаэробнозиса содержание молочной кислоты увеличивается.

3. Молочная кислота, образованная за время анаэробнозиса, исчезает во время аэробного отдыха.

4. Глубокий и длительный анаэробнозис ведет к тому, что во время аэробного отдыха не только нет увеличения поглощения  $O_2$

мышцей, но имеется даже некоторое его уменьшение по сравнению с поглощением кислорода в покое, т. е. имеется подавление жизнедеятельности ткани.

5. В опытах, где анаэробизм был ослаблен и создавался лишь помещением медузы в кипяченую воду, наблюдается отчетливое увеличение поглощения кислорода по сравнению с нормальным поглощением  $O_2$ .

6. Это избыточно-поглощаемое количество  $O_2$  может окислить около одной трети всей исчезнувшей во время „аэробного отдыха“ молочной кислоты, т. е. окислительный коэффициент молочной кислоты у *P. pulmo* равен са 3,0.

7. Окислительный коэффициент молочной кислоты для мышц медузы близок к таковому у позвоночных и ракообразных. И в случае медузы *P. pulmo* имеется тесная корреляция между условиями жизни, физиологическими особенностями животного с одной стороны и интенсивностью процессов окисления в мышце во время „аэробного отдыха“ — с другой.

Пользуюсь случаем принести мою глубокую благодарность проф. Е. М. Крепсу за руководство и постоянную помощь в работе и зам. директора Севастопольской биологической станции В. А. Водяницкому — за предоставление места, всегда внимательное отношение и создание хороших условий работы.

Поступило в редакцию  
21 февраля 1936 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. В. Борсук. Физиолог. журнал СССР, 1931, 19, № 2. — 2. Е. Крепс. Физиолог. журнал СССР, 1935, 19, № 1. — 3. Н. Вержбинская. Физиолог. журнал СССР, 1935, 18, № 4. — 4. Е. Крепс. Работы Мурманской биолог. станции, 1929, № 3. — 5. Хлопин. Исследования питьевых и сточных вод, 1928. — 6. Е. Крепс, В. Борсук, Н. Вержбинская. Физиолог. журнал СССР, 1933, 16. — 7. Meyerhof. Die chemischen Vorgänge im Muskel, 1930. — 8. A. Krogh. The respiratory Exchange of Animals and Man, 1914.

#### THE OXYDATIVE COEFFICIENT OF LACTIC ACID IN MEDUSA PILEMA PULMO

W. Borsuk

From the Laboratory of Comparative Physiology V. I. E. M. and the Marine Biological Station at Sewastopol

The present paper gives some new data concerning the recovery process in the animal world. The oxydative removal of lactic acid in the jelly-fish *P. pulmo* was studied. The content of lactic acid in the muscle tissue of normal animals, showing spontaneous rhythmic contractions, gives an average figure of 0,102 mgr per gr of tissue. Anaerobiosis brings about a rise in lactic acid content. The rythmical contractions become slower and finally come to a stillstand. When transferred back in normal sea water the spontaneous activity of the muscular ring reappears and the lactic acid content decreases to the original level.

The measurement of the rate of oxydation shows a considerable increase in oxygen consumption during recovery. A comparison of the amounts of lactic acid disappeared with the amount of oxygen used up in the process of restitution shows, that the quantity of additional oxygen is sufficient to oxidise  $\frac{1}{3}$  of the removed lactic acid i. e. the oxydative



coefficient of oxydative lactic acid removal in medusa is of the same order of magnitude as the coefficient in vertebrates and crayfishes.

The medusae do not possess any efficient organs of respiration or circulation, but the superficial position of the muscular ring, its thinness and its close connection to the respiratory medium—the surrounding sea water—are conditions which favour a rather high rate of oxidations in the musculature of medusae.

The results of this study confirm once more the idea of correlation which exists between the physiological peculiarities of the animal, the properties of the milieu and the type of oxydative processes in the musculature of the animal.

---

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЭКСТРАКТИВНОГО АЗОТА МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ В ЭЛЕКТРИЧЕСКОМ ПОЛЕ

### Сообщение 2

Н. П. Мешкова

Из биохимической лаборатории III Моск. мед. ин-та и клинич. ин-та инфекционных болезней (зав. лабор. — проф. С. Е. Северин)

Уже ранее Севериным (1) было исследовано распределение в электрическом поле трех главных азотистых составных частей мышечного экстракта: карнозина, креатина и креатинина. Работа была поставлена на чистых препаратах веществ. Автор пришел к выводу, что электродиализ может считаться удобным методом для отделения в кислой среде вышеназванных веществ от неспособных проникать сквозь перепонки коллоидов.

П. А. Шершнев (2), применяя метод электродиализа для фракционирования, нашел также, что данный метод может быть применен для препаративного получения карнозина из мышечного экстракта. По предложению проф. С. Е. Северина, целью настоящей работы являлось изучение распределения экстрактивного азота мышечной ткани в электрическом поле и выяснение возможности разделения отдельных фракций экстрактивного азота методом электродиализа. Опыты были поставлены на мышечной ткани быка, собаки и кролика.

### Методика определения

Мышечная ткань, освобожденная от жира и соединительной ткани, пропускалась через мясорубку и экстрагировалась дважды двойным объемом воды при температуре 50—60° С; первый раз — в течение 3 часов, второй раз — в течение 1—1½ часов. Полученный экстракт кипятился в течение 10 минут для свертывания белков, фильтровался горячим через складчатый фильтр и выпаривался на водяной бане до небольшого объема (150—200 см³) с таким расчетом, чтобы 1 см³ экстракта соответствовал бы 1 г мышечной ткани. Мышечная ткань кролика была обработана несколько иначе: тотчас же после смерти животного (кролик был убит кровопусканием) мышечная ткань, освобожденная от жира, размельчалась и тщательно растиралась в течение 10—15 минут с 5% раствором трихлоруксусной кислоты; полученная масса центрифугировалась, центрифугат профильтровывался, а остаток экстрагировался дважды водой по 40 минут. Водная вытяжка, после удаления белков кипячением и последующего фильтрования, концентрировалась выпариванием, присоединялась к трихлоруксусному экстракту, после чего все доводилось до определенного объема. Часть экстракта (50 см³) помещалась в среднюю часть трехкамерного электродиализатора Pauli (3) в модификации, предложенной С. Е. Севериным (1).

В остальной части экстракта производилось определение общего азота по Кьельдалю (микро), креатина и креатинина по Folin, карнозина колориметрическим методом с диазореактивом (4), свободные и связанные пурины по Thannhauser, в последних двух опытах производилось также определение азота аминокрупп по van Slyke и азота аммиака по Conway a. Bunge (5).

Для электродиализа мы пользовались двумя электродиализаторами. Объем первой: средняя часть —  $55 \text{ см}^3$ , боковые — по  $60 \text{ см}^3$ ; объем второй: средняя —  $80 \text{ см}^3$ , боковые — по  $100 \text{ см}^3$ . Нами употреблялись платиновые сетчатые электроды площадью в  $2\frac{1}{2} \text{ см}^2$ ; расстояние электродов от перепонки (коллоидная) было равно 2—3 мм. Для получения постоянного тока употреблялся набор аккумуляторов общим напряжением в 100—120. Сила тока проверялась включенным через ключ миллиамперметром.

Сила тока последовательным включением аккумуляторов поддерживалась на 30—40 миллиамперах (во избежание сильного разогревания жидкости в приборе). Для ускорения электродиализа катодная и анодная жидкости сливались и заменялись водой, слитые жидкости тотчас же нейтрализовались и ставились на ледник. Такая смена жидкостей производилась 3 раза через 3—15 и 36 часов от начала электродиализа. Электродиализ продолжался всего около 72 часов. Критерием для окончания электродиализа служила сила тока, доходящая к концу опыта до 2—3 миллиампер. После этого жидкости анодной, катодной и средней частей сливались, выпаривались на водяной бане до небольшого объема<sup>1</sup> и доводились в мерных колбочках на  $150 \text{ см}^3$  до метки. После доведения жидкостей до метки мы всегда их фильтровали, так как при выпаривании катодной и анодной жидкостей появляются иногда какие-то хлопья; в жидкости средней части всегда был осадок выпадающего дополнительно при электродиализе белка. После фильтрования производилось количественное определение тех же компонентов, что и в экстракте.

Благодаря сильному закислению анодной и защелачиванию катодной жидкости не могло сохраниться правильное соотношение между креатином и креатинином, и поэтому эти вещества определялись только суммарно.

При определении пуринов вначале мы всегда получали большой их дефицит. Например: общее количество пуринов в экстракте найдено  $42,6 \text{ мг}\%$ , тогда как после электродиализа суммарное количество пуринов в жидкостях катодной, анодной и средней частей диализатора было равно лишь  $15,6 \text{ мг}\%$ .

Дефицит пуринов можно было, как нам казалось, объяснить их разрушением при стоянии растворов. Это и было подтверждено опытами с препаратом гипоксантина. Навеска гипоксантина  $10,46 \text{ мг}$  в  $10 \text{ см}^3$ .

Найдено гипоксантина — в 1-й день  $10,40 \text{ мг}$  в  $10 \text{ см}^3$  — на 2-й день  $9,56 \text{ мг}$  в  $10 \text{ см}^3$  и на 10-й день  $4,06 \text{ мг}$  в  $10 \text{ см}^3$ .

При последующих определениях экстракт и содержимое электродиализаторов заливались слоем толуола в 1 см.

Для улавливания газообразных аминов и аммиака, могущих выделяться из щелочной жидкости катодной части, нами дополнительно были введены 2 приемника с  $10 \text{ см}^3$   $1/100 \text{ N H}_2\text{SO}_4$  каждый. Приемники герметически присоединялись к катодной части прибора, и водоструйным насосом постоянно просасывался воздух через всю систему.

Результаты определений представлены в табл.<sup>1</sup>.

Как видно из приведенных данных, от 5 до 8,5% (в одном опыте 2%) общего количества экстрактивного азота остается в жидкости средней части.<sup>2</sup> Что касается его распределения между катодной и анодной частями, то здесь наблюдается некоторое различие между опытами, поставленными на мышечной ткани быка, кролика и собаки. Азот катодной жидкости для кролика составляет 58% общего экстрактивного азота, для собаки — 65% (средн.) и в опытах с продажным говяжьим мясом 73,5% (средн.). Еще более высокие цифры (88%) (средн.) получены П. А. Шершневым в опытах с экстрактивными веществами мышечной ткани лошади. Соответственно меняются цифры экстрактивного азота для анодной жидкости. Неодинаковое распределение азота в наших опытах может быть в первую очередь объяснено неодинаковой обработкой материала. Мышечная ткань кролика была обработана тотчас же после смерти животного (через 30—40 минут), мышечная ткань собаки через 12 часов, а для исследования экстрактивных веществ мышечной ткани быка мы пользовались продажным говяжьим мясом. Кроме того, здесь могли сказаться видовые различия животных.

<sup>1</sup> Первые порции катодной и анодной частей не выпаривались.

<sup>2</sup> Наши данные хорошо согласуются с данными П. А. Шершнева, где жидкость средней части давала 5—10% всего экстрактивного азота, хотя условия опыта были несколько иные.

| Дата          | Исследуемые компоненты            | Катодная жидкость + приемн. |                   | Анодная жидкость |                   |
|---------------|-----------------------------------|-----------------------------|-------------------|------------------|-------------------|
|               |                                   | (мг %)                      | проц. к общ. кол. | (мг %)           | проц. к общ. кол. |
| 10/I 1934 г.  | Общее количество азота . . . . .  | 158,0                       | 65,0              | 65,6             | 27,0              |
| 31/I 1934 "   | Общее количество азота . . . . .  | 207,0                       | 63,4              | 95,0             | 29,1              |
|               | N креатина и креатинина . . . . . | 94,3                        | 88,7              | 9,1              | 8,6               |
| 19/IX 1934 "  | Общее количество азота . . . . .  | 407,0                       | 79,3              | 94,7             | 18,5              |
|               | N креатина и креатинина . . . . . | 179,5                       | 85,0              | 31,8             | 15,0              |
|               | N карнозина . . . . .             | 172,8                       | 97,6              | 3,2              | 1,8               |
| 14/X 1934 "   | Общее количество азота . . . . .  | 242,0                       | 74,2              | 66,5             | 20,4              |
|               | N креатина и креатинина . . . . . | 125,8                       | 93,0              | 8,8              | 6,5               |
|               | N карнозина . . . . .             | 62,1                        | 96,3              | 1,0              | 1,5               |
| 22/XI 1934 "  | Общее количество азота . . . . .  | 275,9                       | 73,3              | 75,4             | 20,0              |
|               | N креатина и креатинина . . . . . | Определение не произ        |                   |                  |                   |
|               | N карнозина . . . . .             | Определение не произ        |                   |                  |                   |
|               | N пуринов: свободн. . . . .       | 12,6                        | 38,3              | 11,9             | 35,9              |
|               | " связанн. . . . .                | —                           | —                 | —                | —                 |
| 19/XII 1934 " | Общее количество азота . . . . .  | 246,6                       | 68,6              | 82,1             | 22,8              |
|               | N креатина и креатинина . . . . . | 156,1                       | 85,8              | 25,9             | 14,2              |
|               | N карнозина . . . . .             | Определение не произ        |                   |                  |                   |
|               | N пуринов: свободн. . . . .       | 9,3                         | 23,4              | 17,8             | 44,8              |
|               | " связанн. . . . .                | —                           | —                 | —                | —                 |
|               | N аминокрупп . . . . .            | 19,3                        | 43,9              | 16,2             | 36,8              |
| 31/I 1935 "   | Общее количество азота . . . . .  | 232,2                       | 58,2              | 134,8            | 33,8              |
|               | N креатина и креатинина . . . . . | 125,2                       | 67,0              | 53,0             | 28,3              |
|               | N карнозина . . . . .             | 27,1                        | 86,6              | 2,9              | 9,3               |
|               | N пуринов: свободн. . . . .       | 21,8                        | 30,9              | 8,2              | 45,8              |
|               | " связанн. . . . .                | —                           | —                 | 24,1             |                   |
|               | N аминокрупп . . . . .            | 22,4                        | 45,0              | 16,7             | 33,5              |
|               | N аммиака . . . . .               | 2,8                         | 71,8              | —                | —                 |



ЛИЦА 1

| Жидкость средн. части |                      | Всего<br>(мг %) | Экстракт.<br>(мг %)             | Разница<br>(мг %) | Процент<br>к общему<br>количе-<br>ству | Примечание                   |
|-----------------------|----------------------|-----------------|---------------------------------|-------------------|----------------------------------------|------------------------------|
| (мг %)                | проц. к<br>общ. кол. |                 |                                 |                   |                                        |                              |
| 19,4                  | 8,0                  | 243,0           | Определение не<br>производилось | —                 | —                                      | Мышечная ткань собаки        |
| 23,8                  | 7,3                  | 325,8           | 325,6                           | + 0,2             | —                                      | То же                        |
| 2,9                   | 2,7                  | 106,3           | 113,4                           | — 7,1             | 31,7                                   |                              |
| 11,2                  | 2,2                  | 512,9           | 509,0                           | + 3,9             | —                                      | Говядина (продажное<br>мясо) |
| —                     | —                    | 211,3           | 206,0                           | + 5,3             | 40,5                                   |                              |
| 1,0                   | 0,6                  | 177,0           | 153,6                           | + 23,4            | 30,2                                   |                              |
| 17,6                  | 5,4                  | 326,1           | 352,5                           | — 26,4            | —                                      | То же                        |
| 0,7                   | 0,5                  | 135,3           | 148,3                           | — 13,0            | 42,1                                   |                              |
| 1,4                   | 2,2                  | 64,5            | 68,0                            | — 3,5             | 19,3                                   |                              |
| 25,1                  | 6,7                  | 376,4           | 390,3                           | — 13,9            | —                                      | То же                        |
| водилось              | —                    | —               | —                               | —                 | —                                      |                              |
| водилось              | —                    | —               | 90,8                            | —                 | 23,3                                   | То же                        |
| 8,67                  | 26,0                 | 38,17           | 19,5                            | + 13,7            | } 8,1                                  |                              |
| —                     | —                    | —               | 12,2                            | — 12,2            |                                        |                              |
| 30,7                  | 8,6                  | 359,4           | 346,4                           | + 13,0            | —                                      | То же                        |
| —                     | —                    | 182,0           | Не опред.                       | —                 | 52,5                                   |                              |
| водилось              | —                    | —               | 76,8                            | —                 | 22,2                                   |                              |
| 12,6                  | 31,7                 | 39,7            | 33,1                            | + 6,6             | } 12,3                                 | То же                        |
| —                     | —                    | —               | 9,4                             | — 9,4             |                                        |                              |
| 8,5                   | 19,3                 | 44,0            | Определение не<br>производилось | —                 | 12,7                                   |                              |
| 31,8                  | 8,0                  | 398,9           | 366,8                           | + 32,1            | —                                      | Мышечная ткань кро-<br>лика  |
| 8,8                   | 4,7                  | 187,0           | 196,2                           | — 9,2             | 53,5                                   |                              |
| 1,3                   | 4,1                  | 31,3            | 30,3                            | + 1,0             | 8,3                                    |                              |
| 16,4                  | 23,3                 | 46,4            | 17,6                            | + 28,8            | } 18,9                                 |                              |
| —                     | —                    | 24,1            | 51,7                            | — 27,6            |                                        |                              |
| 10,7                  | 21,5                 | 49,7            | 60,6                            | — 10,9            | 16,3                                   |                              |
| 1,0                   | 25,6                 | 3,9             | 4,5                             | — 0,6             | 1,2                                    |                              |

Креатин-креатинин, составляющий 40—50% всего экстрактивного азота, на 85—90% переходит к катоду и только на 7—15% — к аноду. В жидкости средней части содержание его колеблется от нуля до 0,5% (в одном случае 3%). В опыте от 31/I-35 г. (кролик) содержание креатина и креатинина в анодной жидкости повышается до 28%.

Содержание карнозина для мышечной ткани быка равно 20—30% всего экстрактивного азота. Практически карнозин весь передвигается к катоду (96—97%). Исключение представляет опыт от 31/I-35 г.

Что же касается пуринов, составляющих 10—20% всего экстрактивного азота, то здесь происходит более или менее равномерное их распределение в электрическом поле.

Из литературных данных хорошо известно, что очень быстро после смерти животного происходит расщепление нуклеотидов и нуклеозидов на свои составные части, поэтому не представлялось удивительным, что в наших опытах, от 23/XI и 19/XII-34 г. (продажное мясо) мы нашли преимущественно свободные пурины, а в опыте от 31/I-35 г. количество свободных пуринов оказалось после электродиализа значительно увеличенным при соответствующем уменьшении связанных пуринов.

Определение азота аминокрупп производилось в двух последних опытах. Большая часть азота аминокрупп найдена в катодной жидкости, наименьшая — в жидкости средней части. Азот аминокрупп составляет 16—18% всего экстрактивного азота.

Азот аммиака составляет всего 1,2% общего количества азота.

Таким образом главная масса экстрактивного азота передвигается к катоду и состоит (преимущественно) из азота креатин-креатинина и карнозина. Азот анодной жидкости складывается из азота креатина, креатинина, пуринов и аминокрупп. Причем довольно большой процент азота не входит ни в одну из определяемых фракций.

Азот средней части складывается в равной мере из азота пуринов и аминокрупп.

Подводя итоги исследования распределения экстрактивного азота мышечной ткани в электрическом поле, приходится указать, что электродиализ может быть с успехом применен для выделения в катодную часть карнозина, креатина и креатинина. Это не освобождает, однако, от необходимости пользоваться обычными методами осаждения для получения этих веществ в свободном от примесей виде. Нельзя не согласиться с Шершневым (2), что наилучшим методом разделения экстрактивных азотистых веществ мышечной ткани является, повидимому, комбинированное применение осадителей и электродиализа.

Попеременное пользование этими приемами должно, однако, быть еще специально разработано.

В заключение приношу глубокую благодарность проф. С. Е. Северину за предоставленную тему и руководство при ее проведении.

Поступило в редакцию  
15 декабря 1935 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Северин С. Е. Архив биолог. н., 1935, 37, В. 2, 381; Zeitschr. f. physiol. Chem., 1934, 230, 109. — 2. Шершнев П. А. Архив биол. н., 1935, 37, № 2, 377. — 3. Pauli W. Bioch. Z., 1924, 152, 355. — 4. Мешкова Н. П. К методике определения карнозина и гистидина с диазореактивом (Сдано в печать). — 5. E. J. Conway a. A. Вугне. Biochem. Journ., 1933, 27, 419.

DIE VERTEILUNG DES EXTRAKTIV-STICKSTOFFS DES MUSKEL-  
GEWEBES IM ELEKTRISCHEN FELD*II. Mitteilung**Von N. P. Meschkowa*

Aus dem Biochemischen Laboratorium des 3. Moskauer Medizinischen Instituts und des  
Klinischen Instituts für Infektionskrankheiten (Vorst. — Prof. S. E. Severin)

In der Arbeit wurde die Anwendung der Methode der Elektrodialyse zur Trennung verschiedener Komponenten des Muskel-Extraktiv-Stickstoffs versucht. Man kam zum Schluss, dass die Elektrodialyse für die Abscheidung des Carnosins, Kreatins und Kreatinins in der Kathodenabteilung geeignet ist. Für die Reindarstellung dieser Substanzen bleiben aber die üblichen Fällungsmethoden unentbehrlich.

---

## К ВОПРОСУ О МЕТОДИКЕ КОЛОРИМЕТРИЧЕСКОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ ГИСТИДИНА И КАРНОЗИНА С БРОМОМ

*Н. П. Мешкова*

Из биохимической лаборатории III Моск. мед. ин-та и Клинического института инфекционных болезней (зав. лаб. — проф. С. Е. Северин)

В 1933 г. появилась работа R. Kapperler Adler (1), в которой подробно разработан метод количественного определения гистидина, основанный на реакции этого соединения с бромом (Кпоор, 2). Исходя из положения, что производные гистидина, например имидазолпропионовая, имидазолмолочные кислоты, а также и карнозин не дают этой реакции, данный метод был предложен Kapperler Adler (3) для количественного определения карнозина в присутствии гистидина в мышечном экстракте. Для этой цели в определенной части экстракта производят колориметрическое определение гистидина с бромом, предварительно осадив гистидин в виде ртутного соединения (реактив Hopkins). Другую часть экстракта подвергают гидролизу по прописи Broude (4) и в гидролизате совершенно также вновь производят определение гистидина. Разница между данными 2-го и 1-го определений показывает количество гистидина, образовавшегося из карнозина.

Приступая к определению карнозина в мышечном экстракте (5) и учитывая все возражения против применения различных других методов, нами была поставлена работа по определению карнозина, согласно прописи Kapperler Adler, с бромной водой. Прежде чем приступить к определению карнозина в мышечном экстракте, этот метод был испытан на чистых растворах гистидина, а затем на растворах карнозина в присутствии известного количества гистидина.<sup>1</sup>

Оказалось, что при содержании в растворе одного гистидина в количестве 0,6—1,0 мг в 1 см<sup>3</sup> погрешность метода может достигать 10%; определение же количеств гистидина, меньших чем 0,6 мг в 1 см<sup>3</sup>, невозможно [на это, впрочем, уже раньше указывал Louros (6)].

При содержании гистидина в количестве от 1,0 до 2 мг в 1 см<sup>3</sup> раствора, процент погрешности уменьшается (табл. 1).

Чистый раствор карнозина дает с бромом желтое окрашивание, интенсивность которого увеличивается с увеличением количества карнозина (чистый раствор гистидина дает фиолетовое окрашивание). Однако при одновременном присутствии обоих веществ — карнозина и гистидина — интенсивность образующейся фиолетовой окраски

<sup>1</sup> Препарат карнозина был получен из мышечного экстракта и очищен по методу акад. В. С. Гулевича; гистидин представлял собой чистый препарат гистидин-дихлорида.



ТАБЛИЦА 1

| Количество гистидина<br>(в миллиграммах) |          | %   | Примечание                                          |
|------------------------------------------|----------|-----|-----------------------------------------------------|
| Взято                                    | Получено |     |                                                     |
| 0,6                                      | 0,54     | 90  | Штанд. раствор 1 мг гистидина в 1 см <sup>3</sup>   |
| 0,8                                      | 0,77     | 96  |                                                     |
| 0,6                                      | 0,54     | 90  |                                                     |
| 0,9                                      | 1,02     | 113 |                                                     |
| 0,8                                      | 0,9      | 112 |                                                     |
| 0,6                                      | 0,58     | 97  |                                                     |
| 0,9                                      | 0,94     | 104 |                                                     |
| 0,8                                      | 0,83     | 104 |                                                     |
| 0,6                                      | 0,52     | 87  |                                                     |
| 1,0                                      | 0,98     | 98  |                                                     |
| 1,0                                      | 0,99     | 99  |                                                     |
| 1,0                                      | 1,0      | 100 |                                                     |
| 1,0                                      | 1,02     | 102 |                                                     |
| 1,0                                      | 0,96     | 96  |                                                     |
| 1,4                                      | 1,43     | 102 | Штанд. раствор 1,6 мг гистидина в 1 см <sup>3</sup> |
| 1,80                                     | 2,0      | 111 |                                                     |
| 2,0                                      | 1,98     | 99  |                                                     |
| 1,8                                      | 1,77     | 98  |                                                     |
| 1,6                                      | 1,77     | 110 |                                                     |
| 1,4                                      | 1,43     | 102 |                                                     |
| 1,2                                      | 1,26     | 105 |                                                     |
| 1,2                                      | 1,21     | 101 |                                                     |
| 1,0                                      | 1,0      | 100 |                                                     |
|                                          |          |     |                                                     |

пропорциональна не количеству содержащегося в растворе гистидина, а зависит от содержания обоих веществ, т. е. пропорциональна суммарному содержанию гистидина и карнозина<sup>1</sup> (табл. 2).

<sup>1</sup> Здесь не происходит суммирования окрасок; это было проверено на опыте, когда гистидин и карнозин реагировали с бромом отдельно, и уже растворы, содержащие после нагревания в бане окрашенные продукты, были слиты вместе и доведены, как и всегда, до объема в 10 см<sup>3</sup>.

| Количество взятого<br>вещества (в мг) |                | Получено |       | Примечание                                           |
|---------------------------------------|----------------|----------|-------|------------------------------------------------------|
| Гисти-<br>дина                        | Карно-<br>зина | (в мг)   | (в %) |                                                      |
| 1,0                                   | 1,0            | 1,08     | 54    | Штанд. раствор 1 мг<br>гистидина в 1 см <sup>3</sup> |

ТАБЛИЦА 2

| Количество взятого вещества (в миллиграммах) |          |       | Получено |       | Примечание                                        |
|----------------------------------------------|----------|-------|----------|-------|---------------------------------------------------|
| Гистидин                                     | Карнозин | Всего | (в мг)   | (в ‰) |                                                   |
| 1,0                                          | 1,0      | 2,0   | 1,8      | 90    | Штанд. раствор 1 мг гистидина в 1 см <sup>3</sup> |
| 1,0                                          | 1,0      | 2,0   | 1,82     | 91    |                                                   |
| 1,0                                          | 1,0      | 2,0   | 2,0      | 100   |                                                   |
| 1,0                                          | 0,8      | 1,8   | 1,69     | 94    |                                                   |
| 1,0                                          | 0,5      | 1,5   | 1,55     | 103   |                                                   |
| 1,0                                          | 0,3      | 1,30  | 1,27     | 98    |                                                   |
| 1,0                                          | 0,1      | 1,10  | 1,08     | 98    |                                                   |
| 1,0                                          | 0,2      | 1,2   | 1,12     | 93    |                                                   |
| 1,0                                          | 0,9      | 1,9   | 2,0      | 105   |                                                   |
| 1,0                                          | 0,6      | 1,60  | 1,65     | 103   |                                                   |
| 1,0                                          | 0,2      | 1,20  | 1,27     | 106   |                                                   |
| 1,0                                          | 0,4      | 1,4   | 1,6      | 114   |                                                   |
| 0,6                                          | 0,6      | 1,2   | 1,13     | 94    |                                                   |
| 0,6                                          | 0,4      | 1,0   | 1,00     | 100   |                                                   |
| 1,0                                          | 0,5      | 1,50  | 1,51     | 101   |                                                   |
| 1,0                                          | 1,0      | 2,0   | 1,98     | 99    |                                                   |

Молекулярный вес гистидиндихлорида 228; карнозина 226.

Отмеченное правильное нарастание окраски, при одновременном присутствии обоих веществ, происходит только до тех пор, пока содержание карнозина в растворе не превышает количества гистидина (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

| Количество взятого вещества (в миллиграммах) |          |       | Получено (в миллиграммах) | (в ‰) | Примечание                                        |
|----------------------------------------------|----------|-------|---------------------------|-------|---------------------------------------------------|
| Гистидин                                     | Карнозин | Всего |                           |       |                                                   |
| 1,0                                          | 3,0      | 4,0   | 2,0                       | 50    | Штанд. раствор 1 мг гистидина в 1 см <sup>3</sup> |
| 1,0                                          | 3,0      | 4,0   | 2,17                      | 54    |                                                   |
| 1,0                                          | 1,5      | 2,5   | 2,15                      | 86    |                                                   |
| 1,0                                          | 1,5      | 2,5   | 2,20                      | 89    |                                                   |
| 1,0                                          | 1,8      | 2,8   | 1,94                      | 70    |                                                   |
| 0,4                                          | 1,0      | 1,4   | 0,69                      | 50    |                                                   |
| 0,4                                          | 1,0      | 1,4   | 0,65                      | 46    |                                                   |
| 0,6                                          | 0,8      | 1,4   | 1,25                      | 90    |                                                   |
| 1,0                                          | 1,5      | 2,5   | 1,94                      | 77    |                                                   |

Для объяснения описанных явлений необходимо детальное исследование образующегося окрашенного соединения, что должно служить темой специального исследования.

Таким образом количественное определение гистидина в присутствии карнозина этим методом является совершенно невозможным, а, следовательно, и количественное определение карнозина в присутствии гистидина по предложенной R. Kapeller Adler прописи нам кажется неосуществимым.

Поступило в редакцию  
15 декабря 1935 г.

# ЛИТЕРАТУРА

1. R. Kapeller Adler. Bioch. Z., 1933, 264, 131. — 2. F. Knoор. Hofmeister's Beitr., 1908, 11, 356. — 3. R. Kapeller Adler. Bioch. Z., 1934, 269, 263. — 4. L. M. Broude. Zeitschr. f. physiol. Chem., 1926, 158, 19. — 5. Н. П. Мешкова. Распределение экстракт. азота мышечн. ткани (сдано в печать). — 6. N. C. Louros Klin. W., 1934, № 32, 1156.

## ZUR METHODIK DER KOLORIMETRISCHEN BESTIMMUNG VON HISTIDIN UND KARNOSIN MIT BROM

Von. N. P. Meschkowa

Aus dem Biochemischen Laboratorium des 3. Moskauer Medizinischen Instituts und des Klinischen Instituts für Infektionskrankheiten, Moskau (Vorstand — Prof. S. E. Severin)

In der Arbeit wurde die kolorimetrische Methode für Histidinbestimmung mit Brom nach Kapeller-Adler in Gegenwart von Carnosin geprüft.

Man kam zum Schluss, dass die quantitative Bestimmung von Histidin Gegenwart von Carnosin mittels der von Kapeller-Adler vorgeschlagenen Methode unmöglich ist.

## СРАВНИТЕЛЬНАЯ СИЛА ДЕЙСТВИЯ АРОМАТИЧЕСКИХ АМИНО- И НИТРОСОЕДИНЕНИЙ ЧЕРЕЗ КОЖУ

И. С. Александров

Из Токсикологической лаборатории (зав. — Н. В. Лазарев) Ленинградского института гигиены труда и профзаболеваний.

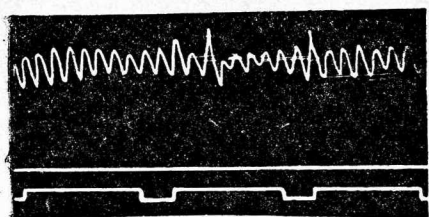
Известно, что ароматические amino- и нитросоединения могут проникать в организм через кожу и таким образом вызывать общее отравление (Lehmann, Schmidt-Kehl и Wasskewitsch). Эти яды подвергаются в организме различным превращениям и только лишь в незначительном количестве выводятся из организма в неизмененном виде. Поэтому трудно было надеяться изучить сравнительную скорость проникания веществ данной группы через кожу путем непосредственного химического определения их в крови и тканях, тем более что и удовлетворительных количественных методов для таких определений пока не существует. Оставалось лишь судить о сравнительной скорости проникания различных ароматических amino- и нитросоединений на основании их действия на животных. Но при этом, вообще говоря, результат опыта зависит от целого ряда факторов: скорости резорбции яда, токсичности его, скорости его превращений в организме, токсических свойств продуктов этих превращений, скорости выделения как самого яда, так и образующихся из него веществ, и т. д.

В нашем частном случае продукты превращений в организме нитро- и аминодериватов бензола и его гомологов являются своеобразными кровяными ядами, вызывающими образование метгемоглобина (Heimberg). Несмотря на все эти соображения (которые нужно иметь в виду и при изучении сравнительной силы действия различных ядов при любом другом способе их введения в организм), вопрос о сравнительной силе действия различных соединений данной группы при нанесении их на кожу сохраняет самостоятельный как теоретический, так и практический интерес. Последний — потому, что в промышленности отравления рабочих ароматическими amino- и нитросоединениями происходят чаще всего через кожу.

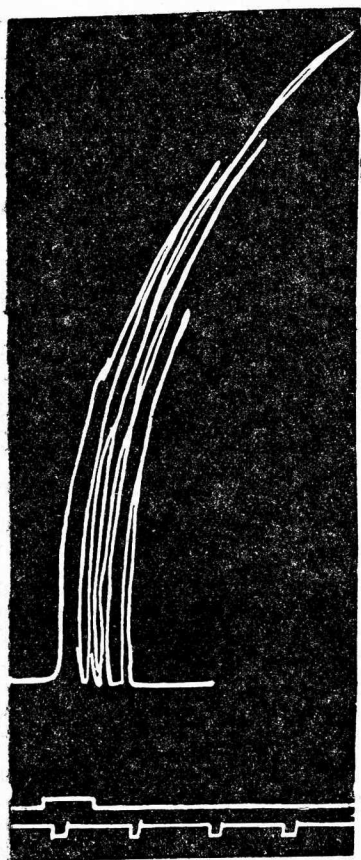
Ниже описывается один из возможных методов для изучения сравнительной силы токсического действия различных amino- и нитродериватов ароматических углеводородов и результаты, полученные с этим методом.

Опыты ставились нами на белых мышах, фиксированных на деревянных дощечках, закрепленных в лапке штатива. К выстриженному месту на боковой стороне грудной клетки животного приклеивался бумажный квадратик с ниткой, соединенной с рычагом типа Энгельмана. Колебания последнего записывались на кимографе. Далее задняя лапка в области голени охватывалась тонкими проволочками, концы которых через ключ Гельмгольца соединялись с индукционной катушкой. Эта лапка для регистрации двигательной реакции соединялась с миографом типа Марей. В качестве источника

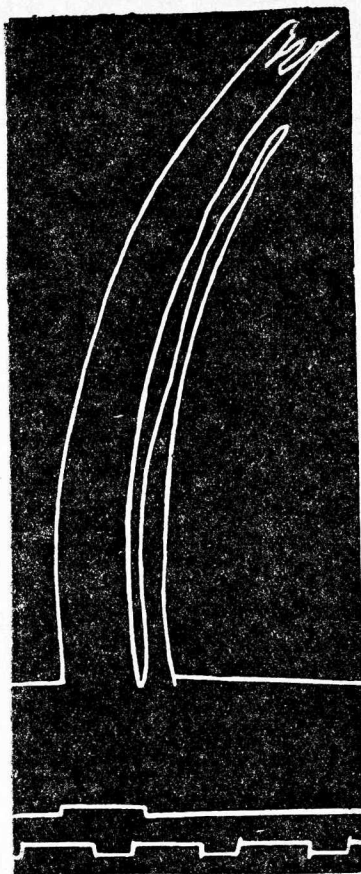




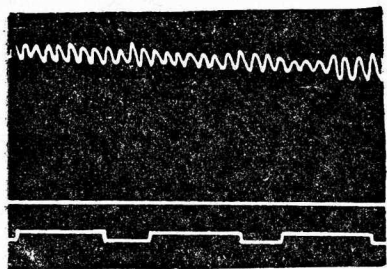
a



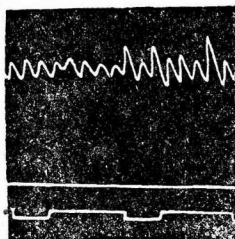
b



d



c



e



f

Рис. 1. Запись дыхания и двигательной реакции белой мыши в контрольном опыте: а—экспозиция 20 мин.; частота дыхания в 1 мин.—420; б—экспозиция 30 мин. Двигательная реакция на электрическое раздражение; с—экспозиция 200 мин.; частота дыхания в 1 мин.—420; d—экспозиция 210 мин.; двигательная реакция на электрическое раздражение; e экспозиция 300 мин.; частота дыхания в 1 мин.—300; —экспозиция 310 мин.; двигательная реакция на электрическое раздражение.

## Сравнительная сила действия ароматических amino- и

| Название вещества       | Химическая формула                 | До воздействия яда на кожу              |                                                   | Э к с |     |      |      |      |
|-------------------------|------------------------------------|-----------------------------------------|---------------------------------------------------|-------|-----|------|------|------|
|                         |                                    | Число дыхательных движений (в 1 минуту) | Двигательная реакция на электрическое раздражение | 20    | 30  | 40   | 50   | 60   |
| Анилин . . . . .        | $C_6H_5 \cdot NH_2$ . . . .        | 300 <sup>1</sup>                        | ++ <sup>2</sup>                                   | 300   | —   | Суд. | Суд. |      |
| этиланилин . . . . .    | $C_6H_5 \cdot NH \cdot CH_3$ . .   | 420                                     | ++                                                | 360   | +   | 300  | Суд. | Суд. |
| Этиланилин . . . . .    | $C_6H_5 \cdot NH \cdot C_2H_5$ . . | 300                                     | ++                                                | 300   | ++  | 240  | +    | 240  |
| Диметилаанилин . . . .  | $C_6H_5 \cdot N(CH_3)_2$ . .       | 360                                     | ++                                                | 300   | ++  | 300  | —    | 300  |
| Нитробензол . . . . .   | $C_6H_5 \cdot NO_2$ . . . . .      | 360                                     | ++                                                | 360   | ++  | 360  | +    | 300  |
| О - нитротолуол . . . . | $C_6H_4 \cdot CH_3 \cdot NO_2$ . . | 420                                     | ++                                                | 420   | +++ | 360  | +++  | 360  |
| М - нитротолуол . . . . | $C_6H_4 \cdot CH_3 \cdot NO_2$ . . | 300                                     | ++                                                | 240   | +++ | 240  | +++  | 240  |
| П — фенетидин . . . .   | $C_6H_4 \cdot NH_2 \cdot OC_2H_5$  | 420                                     | ++                                                | 420   |     |      | ++   |      |
| Контрольный опыт . . .  | —                                  |                                         | ++                                                | 420   | ++  | 420  | ++   | 360  |

<sup>1</sup> Цифры в последующих графах везде также обозначают число дыхательных дви-

<sup>2</sup> ++ обозначает состояние двигательной реакции до воздействия яда. Теми же реакци.

+++ — повышение двигательной реакции.

— — понижение двигательной реакции.

— — отсутствие двигательной реакции.

электрического тока были взяты два сухих элемента с общим напряжением в 2,8 V. Для раздражения мы брали такую силу индукционного тока, при которой получалась отчетливая двигательная реакция, причем эта сила тока в течение опыта не менялась. Опыт каждый раз начинался с того, что до воздействия яда записывались дыхательные экскурсии и двигательная реакция на электрическое раздражение. Далее хвост белой мыши погружался в исследуемое вещество, и периодически повторялась запись дыхания и двигательной реакции. В случае, когда исследовалось жидкое вещество, хвост погружался в пробирку с испытуемым веществом.

Пробирка закрывалась корковой пробкой, имеющей отверстие для хвоста; пробка замазывалась размятченной теплой менделеевской замазкой. В опытах с твердыми веществами хвост мыши погружался в марлю, на которую предварительно насыпался порошок исследуемого вещества. Далее марля помещалась в резиновую трубку, разрезанную продольно, концы которой в трех местах соединялись пеоном. Таким образом нами было исследовано 15 веществ: 8 жидких и 7 твердых. Все взятые для опытов вещества представляли собой технические продукты. Это обстоятельство представляет известный минус с теоретической точки зрения. Тем не менее мы думаем, что исследования все же имеют известное значение, в особенности практическое, так как мы работали именно с теми веществами, которые могут быть причиной отравлений через кожу в промышленности.

Опыты на различных мышах с одним и тем же веществом давали весьма сходные результаты, почему в таблицах приведены данные по каждому веществу лишь для одного животного.

Из табл. 1 и рис. 1 видно, что в контрольном опыте фиксация подопытного животного не отразилась на дыхательных движениях и двигательной реакции. Если и есть изменения, то они, во всяком случае, незначительны по сравнению с теми, которые наблюдались у мышей, хвост которых был погружен в пробирку с тем или иным из amino- и нитросоединений.

Как видно из прилагаемых кимограмм, примененный нами метод позволял шаг за шагом проследить изменения дыхания и двига-

## ЛИЦА 1

нитросоединений через кожу белой мыши (жидкие тела)

позиция в минутах

| 70  | 80  | 90 | 100 | 110 | 120 | 130 | 140 | 150 | 160 | 170 | 180 | 190 | 200 | 210 | 220 | 230 | 260 | 300 | 310 | Состояние животного после опыта |
|-----|-----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|---------------------------------|
|     |     |    |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     | Погибло                         |
| —   | 120 |    |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     | "                               |
| —   | 300 | —  | 180 |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     | "                               |
| —   | 300 | —  | 240 | —   | 180 |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     | "                               |
| +++ | 360 |    |     | —   | 360 | —   | 180 |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     | "                               |
| +++ | 240 | ++ | 240 | —   | 240 | —   |     | 240 | —   | 180 |     |     |     |     |     |     |     |     |     | "                               |
|     |     |    | 360 | +   |     |     | 300 | +   |     | 360 | —   | 300 | —   | 240 | —   | 180 |     |     |     | "                               |
| ++  | 360 | ++ |     |     |     |     | 360 |     |     | ++  |     | 420 | ++  |     |     | 360 | 300 | ++  |     | Живо                            |

жений в 1 минуту.

++ обозначается в следующих графах отсутствие изменений силы двигательной

тельной реакции, постепенно прогрессирующие очевидно по мере возрастания в организме количества яда, проникшего через кожу хвоста, или же продуктов его превращения в тканях животного. Изменения дыхания состояли в том, что последнее делалось редким и все более поверхностным. Двигательная реакция на электрическое раздражение становилась постепенно все слабее, и наконец исчезала вовсе. Лишь в отдельных случаях (например в опытах с орто- и метанитротолуолом и паранитрохлорбензолом) наблюдалось сначала повышение двигательной реакции, которое лишь затем сменялось ее ослаблением, да и то не во всех случаях (в особенности длительное повышение двигательной реакции наблюдалось в опытах с паранитрохлорбензолом). В опытах с аминсоединениями повышение двигательной реакции не было отмечено ни разу.

В приводимых нами таблицах вещества расположены сверху вниз в порядке убывания силы (точнее говоря: скорости) их токсического действия через кожу. Как видно из табл. 1, анилин и продукты замещения водорода в его аминогруппе алкиловыми радикалами действуют сильнее, чем взятые нами нитродериваты ароматических углеводородов. Введение в аминогруппу анилина алкиловых радикалов уменьшает силу действия через кожу. Нитродериваты толуола действуют слабее, чем нитробензол. Есть разница и между изомерами так, орто-нитротолуол действует сильнее, чем его метаизомер. Особое место среди аминсоединений занимает пара-фенетидин, который действовал слабее испробованных нами (жидких) не только амино-, но и нитросоединений. Так как в нашем распоряжении не было аминифенолов, то мы не можем сказать, является ли это общей характерной чертой аминифенолов и их эфиров.

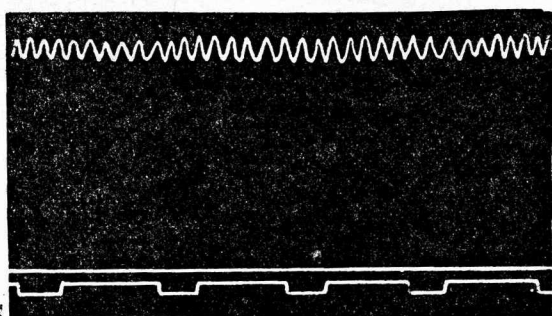
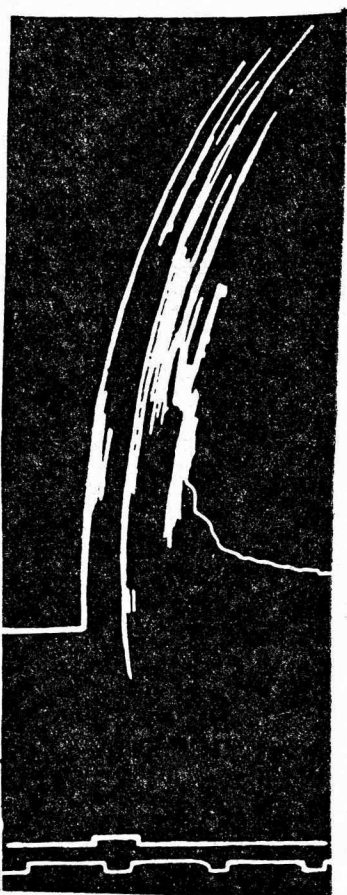
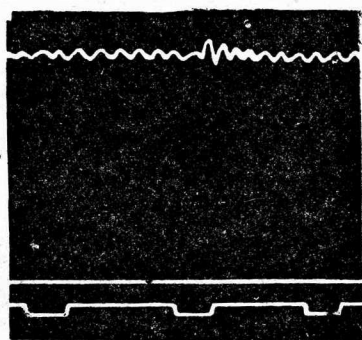
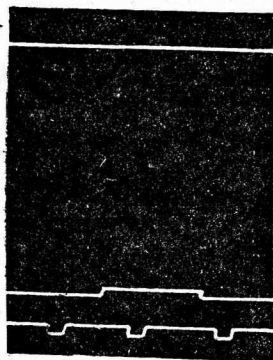
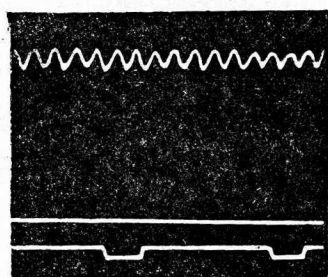
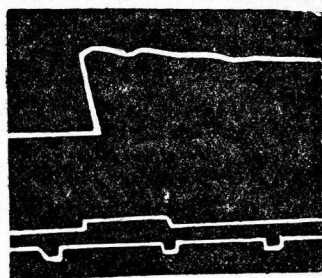
*a**b**c**d*

Рис. 2. Изменения дыхания и двигательной реакции у белой мыши при отравлении ее через кожу анилином: *a*—норма; частота дыхания в 1 мин. = 300. Нижняя линия—отметчик времени; время = 1 сек.; *b*—норма; двигательная реакция на электрическое раздражение; *c*—экспозиция 20 мин.; частота дыхания в 1 мин. = 300; *d*—экспозиция 30 мин.; двигательная реакция на электрическое раздражение.





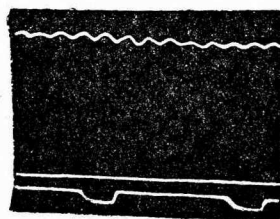
*a*



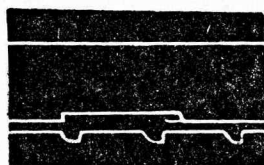
*d*



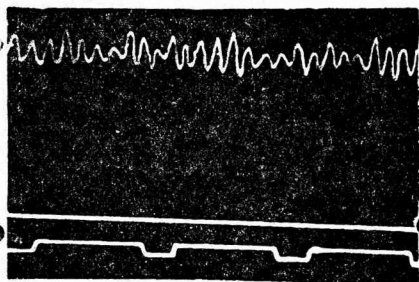
*b*



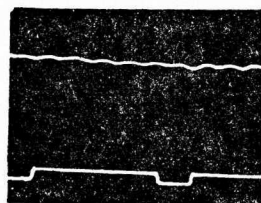
*e*



*f*



*c*



*g*

Рис. 3. Изменения дыхания и двигательной реакции у белой мыши при отравлении ее через кожу нитробензолом: *a* — норма; частота дыхания в 1 мин. = 360; *b* — норма; двигательная реакция на электрическое раздражение; *c* — экспозиция 20 мин.; частота дыхания в 1 мин. = 360; *d* — экспозиция 50 мин.; двигательная реакция на электрич. раздражение; *e* — экспозиция 60 мин.; частота дыхания в 1 мин. = 300; *f* — экспозиция 70 мин.; двигательная реакция на электрическое раздражение; *g* — экспозиция 120 мин.; частота дыхания в 1 мин. = 180.

Как видно из сопоставления табл. 1 и 2, твердые тела, как правило, действовали слабее, чем жидкие. Скорее всего это должно объясняться менее благоприятными условиями для резорбции через кожу (менее плотное соприкосновение), но настаивать на этом объяснении без специальных исследований мы не можем. Наиболее токсичным при нанесении на кожу оказался среди испытанных ве-

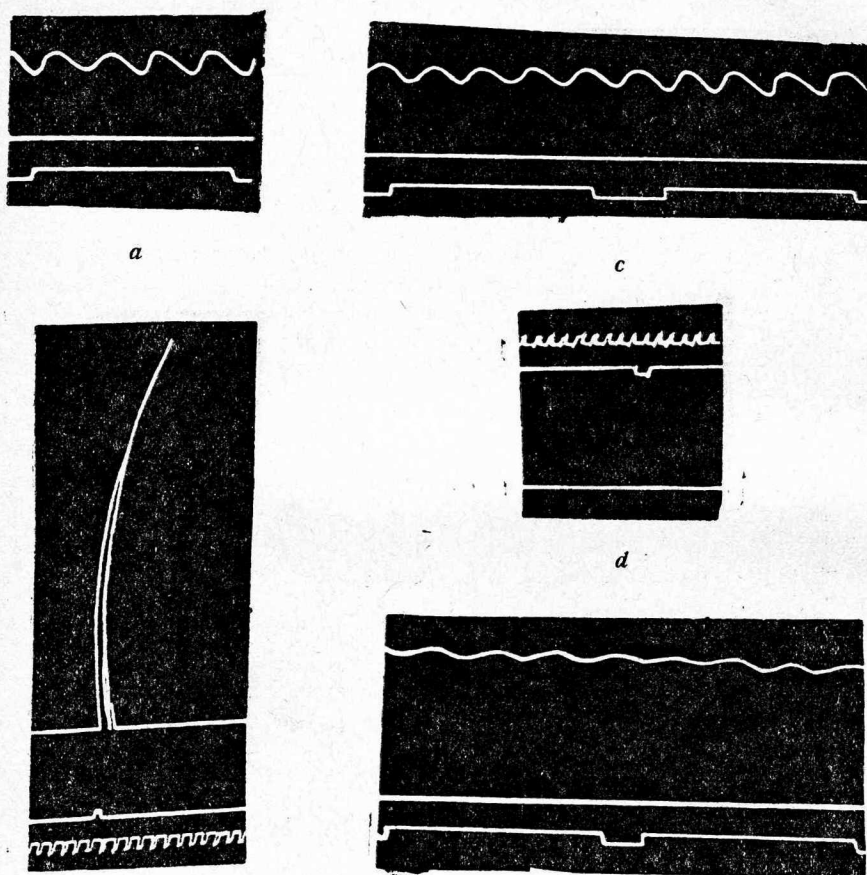


Рис. 4. Изменения дыхания и двигательной реакции у белой мыши при отравлении ее через кожу мета-динитробензолом: *a* — норма; частота дыхания в 1 мин. = 240; *b* — норма; двигательная реакция на электрическое раздражение; *c* — экспозиция 240 мин., частота дыхания в 1 мин. = 240; *d* — экспозиция 250 мин.; двигательная реакция на электрическое раздражение; *e* — экспозиция 360 мин.; частота дыхания в 1 мин. = 180.

ществ паратолуидин, за ним — паранитрохлорбензол и метадинитробензол. Прочие 4 испытанных яда при шестичасовой аппликации вообще заметного действия не оказали.

Немногочисленные имеющиеся в литературе данные о сравнительной силе действия через кожу испытанных нами веществ, полученные в опытах с другими животными, хорошо согласуются с нашими исследованиями. Так, и в опытах Lehmann нитробензол оказался при нанесении на кожу действующим сильнее, чем нитротолуол; из нитротолуолов ортоизомер действовал сильнее, чем мета-

ТАБЛИЦА 2

Сравнительная сила действия ароматических амино- и нитросоединений через кожу белой мыши (твердые тела)

| Название вещества    | Химическая формула                    | Экспозиция в минутах     |                                                   |     |     |              |     |     | Состояние животного после опыта |
|----------------------|---------------------------------------|--------------------------|---------------------------------------------------|-----|-----|--------------|-----|-----|---------------------------------|
|                      |                                       | Число дыханий (в 1 мин.) | Двигательная реакция на электрическое раздражение | 120 | 130 | 240          | 250 | 360 | 370                             |
| п-толуидин . . . .   | $C_6H_4 \cdot CH_3 \cdot NH_2$ . . .  | 360                      | ++ <sup>1</sup>                                   | 180 | +   | 120 (судор.) | —   | —   | —                               |
| п-нитрохлорбензол .  | $C_6H_4 \cdot Cl \cdot NO_2$ . . .    | 300                      | ++                                                | 180 | ++  | 120          | +   | 120 | ++                              |
| п-динитробензол . .  | $C_6H_4 \cdot (NO_2)_2$ . . .         | 240                      | ++                                                | 240 | ++  | 240          | —   | 180 | +                               |
| п-нитроанилин . . .  | $C_6H_4 \cdot NH_2 \cdot NO_2$ . . .  | 240                      | ++                                                | 240 | ++  | 300          | ++  | 240 | ++                              |
| п-дифенилсндамин .   | $C_6H_4 \cdot (NH_2)_2$ . . .         | 240                      | ++                                                | 240 | ++  | 240          | ++  | 180 | ++                              |
| п-нитротолуол . . .  | $C_6H_4 \cdot CH_3 \cdot NO_2$ . . .  | 300                      | ++                                                | 300 | ++  | 300          | ++  | 240 | ++                              |
| п-нитрофенетол . . . | $C_6H_4 \cdot NO_2 \cdot OC_2H_5$ . . | 300                      | ++                                                | 360 | ++  | 240          | +   | 240 | ++                              |

Погибле

.

.

Живо

.

.

.

<sup>1</sup> Обозначения те же, что и в первой таблице.

нитротолуол. Значит ли это, что полученные нами данные о сравнительной токсичности различных ароматических amino- и нитросоединений имеют силу не только для мышей, но и для других животных и человека? Здесь нужно заметить, что мелкие животные, в частности мыши, являются подходящим объектом для изучения на них действия ядов через кожу, так как отношение поверхности тела к объему (массе) у них больше (подробнее см. Лазарев, Брусиловская и Лавров). Поэтому нужно ожидать, что на более крупных животных те же яды будут действовать через кожу медленнее, практически говоря — слабее.

Ожидать значительных принципиальных различий в проницаемости кожи разных млекопитающих — нет оснований (Rothman). Малая толщина эпителия мышинной кожи благоприятствует быстрой резорбции. Но есть факторы, которые затрудняют априорное решение вопроса о сравнительной чувствительности различных видов животных к изучаемым нами ядам при нанесении их на кожу. Действие этих ядов на различных животных явно неодинаково не только количественно, но и качественно. В действии ароматических amino- и нитросоединений на многих животных (в особенности плотоядных) и человека важную роль играет образование метгемоглобина с выте-

кающими отсюда последствиями. Наряду с этим несомненно известную роль играет и действие на центральную нервную систему (давно известный факт, с которым мы также недавно столкнулись — см. Александров). У травоядных животных метгемоглобинообразование идет значительно труднее (Heubner) и действие на нервную систему выступает явно на первый план. Таким образом в опытах на мышах мы изучаем главным образом действие на нервную систему; между тем, когда речь идет о человеке, очень важное значение в механизме отравления приписывается действию этих ядов на кровяной пигмент. Нет никаких оснований считать, что сравнительная сила действия различных представителей изучаемой нами группы соединений на нервную систему — с одной стороны и на кровяной пигмент — с другой — изменяется всегда в одной и той же пропорции. Поэтому без специальных исследований нельзя утверждать, что в опытах, например на собаках или кошках, ароматические amino- и нитросоединения расположатся по силе действия в той же последовательности, как и в опытах на мышах. Эти соображения заставляют пока с осторожностью относиться к переносу полученных нами соотношений на других животных и человека, за исключением тех случаев когда имеются аналогичные данные, полученные на других животных.

### Выводы

На основании опытов с нанесением на кожу различных ароматических amino- и нитросоединений (на кожу хвоста белых мышей) и графической регистрации дыхания и двигательной реакции (а также общего состояния животных) получены нижеследующие выводы:

1. При действии через кожу мышей жидких веществ названных групп таковые располагались в порядке убывания токсичности следующим образом: анилин, метиланилин, этиланилин, диметиланилин, нитробензол, о-нитротолуол, м-нитротолуол, п-фенетидин.

2. В тех же условиях твердые вещества располагались (также в порядке убывания токсичности) в следующей последовательности: п-толуидин, п-нитрохлорбензол, м-динитробензол. П-нитроанилин, п-дифенилендиамин, п-нитротолуол и п-нитрофенетол] при шестичасовой экспозиции заметных изменений со стороны дыхания и двигательной реакции не вызывали.

Поступило в редакцию  
23 февраля 1936 г.

### ЛИТЕРАТУРА

Александров. Сборник: Экспериментальные исследования по промышленным ядам. Труды Ленинградского института гигиены труда и профзаболеваний (в печати). Лазарев, Брусиловская и Лавров. Гигиена и безопасность труда, 1933, № 2. — Heubner. Zentralblatt f. Gewerbehygiene, 1914, 409. — Heubner. Arch. f. exp. Pathol. und Pharm., 1913, 72, 239. — Lehmann. Краткий учебник рабочей и профессиональной гигиены. ГИЗ, 1923. — Rothman. Цитиров. по Лазареву. Общие основы промышленной токсикологии, 1935, вып. I. — Schmidt-Kehl u. Wasske-witsch. Arch. f. Hyg. 1929, 102. — Teschendorf. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharm., 1922, 92, 325. — W. Weichardt. Ergebnisse der Hygiene, 1922, 5.



# ÜBER DIE RELATIVE TOXISCHE WIRKUNG DER AROMATISCHEN AMINO- UND NITROVERBINDUNGEN AUF WEISSE MAUSE DURCH DIE HAUT

Von I. S. Alexandrow

Aus dem toxikologischen Laboratorium (Leiter — N. W. Lazarew) des Leningrader Institutes für Arbeitshygiene und Berufskrankheiten

Auf Grund der Versuche mit kutaner Applikation auf die Haut des Schwanzes von weissen Mäusen verschiedener aromatischer Amino- und Nitroverbindungen und graphischer Registration von Atmung und motorischer Reaktion (so auch des allgemeinen Zustands der Tiere) werden folgende Schlussfolgerungen gemacht:

1. Bei Wirkung durch die Haut von Mäusen stellten sich die flüssigen Stoffe der obengenannten Gruppen je nach Verminderung ihrer Giftigkeit folgenderweise: Anilin, Methylanilin, Aethylanilin, Dimethylanilin, Nitrobenzol, o-Nitrotoluol, m-Nitrotoluol, p-Phenetidin.

2. Unter solchen Bedingungen verhinderte die Wirkungskraft der festen Stoffe folgender Reihe nach: p-Toluidin, p-Nitrochlorbenzol, m-Dinitrobenzol, p-Nitroanilin, p-Diphenylendiamin, p-Nitrotoluol u. p-Nitrophenetol riefen während der 6-stündigen Exposition keine merklichen Veränderungen der Atmung und der motorischen Reaktion hervor.

# Содержание XX тома

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА СССР

им. И. М. Сеченова

Выпуск 1

Стр.

|                                                                                                                                                                                                              |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Н. Н. Савицкий (Ленинград). Кровяное давление и состояние сосудистой стенки в условиях нормального и патологического кровообращения. (Сообщение I. Теория звукового метода) . . . . .                        | 3   |
| Н. Н. Савицкий (Ленинград). Кровяное давление и состояние сосудистой стенки в условиях нормального и патологического кровообращения. (Сообщение II. Теория осциллометрического метода) . . . . .             | 16  |
| Б. И. Кадыков (Ленинград). Новые данные к анализу действия камфоры на сердечно-сосудистую систему . . . . .                                                                                                  | 3   |
| Н. Г. Поляков-Станевич (Ленинград). О механизме прессорного действия эфедрина . . . . .                                                                                                                      | 44  |
| В. С. Фарфель и Н. В. Хранилова (Ленинград). Исследование газообмена, пульса и кровяного давления при статической работе . . . . .                                                                           | 59  |
| С. В. Аничков и Т. М. Михайлов (Ленинград). Исследование электропроводности легких при отеке . . . . .                                                                                                       | 68  |
| С. В. Аничков (Ленинград). Рефлексы на дыхание при внутривенном введении хлористого аммония . . . . .                                                                                                        | 73  |
| И. А. Барышников (Алма-Ата). Влияние сульфат-анабазина на животный организм. (Сообщение I) . . . . .                                                                                                         | 79  |
| Е. К. Жуков (Ленинград). Изменение лабильности гладкой мышцы как фактор перехода клонических сокращений в тонус . . . . .                                                                                    | 87  |
| Е. К. Жуков (Ленинград). Изменение вязко-эластических свойств запирательных мышц Anadonta и Unio под воздействием нервной системы . . . . .                                                                  | 98  |
| А. Г. Гинесинский (Ленинград). Электрические явления в гладкой мышце моллюска . . . . .                                                                                                                      | 108 |
| Л. Г. Меркулов (Ленинград). Наркотики и секреторная функция кишечника. Центральная регуляция кишечной секреции. (Сообщение II. Анализ механизма действия наркотиков на кишечную секрецию) . . . . .          | 116 |
| Л. Г. Меркулов (Ленинград). Наркотики и секреторная функция кишечника. (Сообщение III. Наркотики и влияние питуитрина на кишечную секрецию) . . . . .                                                        | 127 |
| Л. Г. Меркулов (Ленинград). О влиянии вегетативной иннервации и вегетативных ядов на кишечную секрецию . . . . .                                                                                             | 132 |
| А. И. Брусиловская и Н. В. Лазарев (Ленинград). Исследования о сравнительной силе действия различных наркотиков. (Сообщение IV. Сопоставление силы наркотического действия циклогексана и бензола) . . . . . | 142 |
| А. И. Брусиловская и Н. В. Лазарев (Ленинград). Исследование о сравнительной силе действия различных наркотиков. (Сообщение V. Влияние удлинения или разветвления цепи углеродных атомов) . . . . .          | 146 |
| А. И. Брусиловская и Н. В. Лазарев (Ленинград). Исследования о сравнительной силе действия различных наркотиков. (Сообщение VI. Изменение силы действия углеводов при введении галоида) . . . . .            | 156 |
| А. И. Брусиловская и Н. В. Лазарев (Ленинград). Исследование о сравнительной силе действия различных наркотиков. (Сообщение VII. Сравнительная сила действия углеводов и соответствующих спартов) . . . . .  | 161 |
| П. Х. Толмачев (Новосибирск). Усвояемость казеина . . . . .                                                                                                                                                  | 164 |

Стр.

|                                                                                                                  |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| С. С. Серебрянников (Ленинград). Материалы к вопросу об идентичности внешнего и внутреннего торможений . . . . . | 170 |
| Н. С. Савченко (Ленинград). Рационализация кефалографа . . . . .                                                 | 174 |
| Н. С. Савченко (Ленинград). Приспособление к сухим газовым часам Zuntz для забора аликвотных проб газа . . . . . | 177 |
| Н. С. Савченко (Ленинград). Циркуляционный нож . . . . .                                                         | 179 |
| Н. С. Савченко и О. П. Щербакова (Ленинград). К методике функционального исследования слуха у человека . . . . . | 181 |
| Библиография. Н. А. Сошественский. Фармакология . . . . .                                                        | 191 |
| Письмо в редакцию . . . . .                                                                                      | 93  |
| III Международный конгресс сравнительной патологии . . . . .                                                     | 194 |

## Выпуск 2

|                                                                                                                                                                                                                |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Л. А. Орбели (Ленинград). <b>Академик Иван Петрович Павлов</b> . . . . .                                                                                                                                       | 199 |
| М. К. Петрова и М. А. Усиевич (Ленинград). О пределах отношения организма к бром . . . . .                                                                                                                     | 215 |
| Л. И. Котляревский (Москва). Сердечно-сосудистые условные рефлексы на непосредственный и словесный раздражители . . . . .                                                                                      | 228 |
| Р. Б. Гарибьян (Ростов н/Д). Старческая оборонительная реакция у собаки . . . . .                                                                                                                              | 243 |
| П. П. Герасимович (Витебск). Влияние локальной стрихнизации отдельных частей головного мозга на рефлекторную возбудимость спинного мозга . . . . .                                                             | 252 |
| В. Н. Черниговский (Свердловск). О влиянии депрессорных нервов и синусных нервов на возбудимость локомоторных центров коры больших полушарий . . . . .                                                         | 261 |
| А. П. Полосухин (Свердловск). Рефлексы с короткого синуса на селезенку . . . . .                                                                                                                               | 270 |
| Н. А. Подкопаев (Ленинград). Влияние экстракардиальных нервов на размер потери веса сердца у собак при полном голодании . . . . .                                                                              | 277 |
| Ф. Д. Василенко и Х. С. Коштынец (Москва). О рецепторной функции плавательного пузыря у рыб . . . . .                                                                                                          | 281 |
| М. Н. Фарфель (Ленинград). Материалы к патогенезу морской болезни (Сообщение I. О влиянии адекватного раздражения вестибулярного аппарата на сердечно-сосудистую систему и устойчивость при стоянии) . . . . . | 286 |
| М. Г. Закс, Р. Г. Лейбсон и И. И. Лихницкая (Ленинград). О нормальных величинах основного обмена у кролика . . . . .                                                                                           | 299 |
| М. Г. Закс, Р. Г. Лейбсон и И. И. Лихницкая (Ленинград). О влиянии беременности на основной обмен кролика . . . . .                                                                                            | 305 |
| И. И. Федоров (Ленинград). К вопросу об окислительно-восстановительных процессах при мышечной работе. (Сообщение V. Изменение дегидрирующей способности мышц в результате работы) . . . . .                    | 314 |
| Ракел Барсегян (Ленинград). Влияние адреналина на ритмическую деятельность m. sartorii . . . . .                                                                                                               | 321 |
| И. Е. Стерин (Ленинград). О действии резорцина и гидрохинона на поперечнополосатую мускулатуру лягушки . . . . .                                                                                               | 330 |
| Е. И. Бакин (Ленинград). Набухание мышцы, отравленной вератрином . . . . .                                                                                                                                     | 339 |
| Е. И. Бакин (Ленинград). Действие вератрина на мышцу, отравленную моноiodоуксусной кислотой . . . . .                                                                                                          | 347 |
| О. Р. Милинская и О. В. Плотнокова (Ленинград). Изменения хрониксии нерва после длительного раздражения индукционным током различной частоты и силы . . . . .                                                  | 350 |
| Г. А. Медникян и С. А. Щербаков (Эривань). К динамике колебания остаточного азота крови при болевом раздражении. (Сообщение I) . . . . .                                                                       | 357 |
| В. Н. Георгадзе (Ленинград). Об извращении антидиуретического эффекта при повторном многократном введении питуитрина . . . . .                                                                                 | 364 |
| Г. А. Медникян и С. А. Мирзоян (Эривань). К токсикологии трикрезилфосфата . . . . .                                                                                                                            | 369 |
| А. В. Квасницкий (Полтава). Ротовые фистулы как метод изучения физиологии околушных слюнных желез у свиней . . . . .                                                                                           | 375 |
| С. А. Поворинская (Ленинград). Модификация способа Denis-Folin для определения мочевой кислоты в моче и приспособление его к колориметру . . . . .                                                             | 384 |
| М. М. Горбунова и В. В. Савич (Ленинград). Новый способ фиксирования закопченных лент . . . . .                                                                                                                | 388 |
| Н. С. Савченко (Ленинград). Безопасный автоматический электродестиллятор . . . . .                                                                                                                             | 389 |

## Выпуск 3

|                                                                                                                                                                                                                             |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| В. С. Дерябин (Ленинград). Влияние бульбокапнина на пищевые условные рефлексы                                                                                                                                               | 393 |
| С. М. Дионесов (Ленинград). К вопросу о механизме тормозящего влияния препаратов мозгового придатка на секрецию пищеварительных желез                                                                                       | 405 |
| Е. Н. Сперанская-Степанова (Ленинград). Влияние околотитовидных желез на водный обмен. (Сообщение IV. Диурез у гипофизэктомированных собак при паратиреопривной тетании)                                                    | 418 |
| М. И. Сапрохин (Ленинград). Температура желудка собаки при выполнении мышечной работы                                                                                                                                       | 424 |
| И. А. Троицкий (Москва). Механизм секреторной деятельности околотитовидных желез у лошади                                                                                                                                   | 428 |
| Н. М. Климов, А. А. Кудрявцев и Д. А. Цуверкалов (Москва). О всасывании подпептидов в изолированной кишке овцы                                                                                                              | 435 |
| Н. М. Климов и А. А. Кудрявцев (Москва). Всасывание в желудке жвачных (телят)                                                                                                                                               | 441 |
| Е. О. Шульман (Харьков). Некоторые изменения в нервной системе под влиянием высокой внешней температуры                                                                                                                     | 451 |
| Ю. М. Уфлянд и Н. А. Шошина (Ленинград). Дальнейшие материалы к характеристике влияния перемены направления раздражающего тока на кривую сокращений                                                                         | 462 |
| Л. Г. Шерман (Ленинград). К вопросу о средних величинах хронаксии нижних конечностей                                                                                                                                        | 475 |
| Г. Прийма и В. Широкий (Краснодар). К вопросу о распространении торможения в афферентном нейроне                                                                                                                            | 482 |
| Е. К. Жуков (Ленинград). Электрические явления во время тонуса запирающих мышц моллюсков                                                                                                                                    | 492 |
| И. А. Аршавский (Москва). Новые данные о физиологическом электротоне (Сообщение III. Электротонические явления на сердечной мышце лягушки)                                                                                  | 500 |
| С. И. Прикладовицкий (Москва). Токсическое действие высоких давлений кислорода на животный организм (Сообщение III. Природа судорожных припадков у теплокровных животных, подверженных действию высоких давлений кислорода) | 507 |
| С. И. Прикладовицкий (Москва). Токсическое действие высоких давлений кислорода на животный организм (Сообщение IV. Дальнейший анализ действий $O_2$ на животный организм)                                                   | 518 |
| Б. И. Кадыков и Н. М. Марголина (Ленинград). Методика взятия и перенесения крови в универсальный аппарат Van-Slyke для определения ее газового состава у животных, находящихся под повышенным барометрическим давлением     | 534 |
| В. В. Закусов (Ленинград). Токсическое действие нитрогазов, получаемых разными способами                                                                                                                                    | 541 |
| Т. В. Старичина (Ленинград). Об изменении поверхностей и пограничной активности в связи с превращениями органических ядов в животном организме                                                                              | 548 |
| Илья И. Иванов (Москва). О действии монобромуксусной кислоты на гликолиз и подвижность сперматозоидов                                                                                                                       | 561 |
| Я. И. Перихаянц и О. Н. Судняловская (Ленинград). О совместном действии глюкозы и ионов фосфора на рост и дифференцировку головастиков <i>gaetae temporariae</i>                                                            | 566 |

## Выпуск 4

|                                                                                                                                                                       |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| М. А. Усевич (Горький). Деятельность коры больших полушарий и работа внутренних органов (Сообщение IV. Влияние выработки условных рефлексов на кривые желчевыделения) | 573 |
| Л. Немцова и Д. И. Шатенштейн (Москва). Влияние центральной нервной системы на некоторые физиологические процессы при работе                                          | 581 |
| М. Л. Рылова (Ленинград). Митогенетическое излучение крови при работе и утомлении                                                                                     | 595 |
| П. З. Гуляк, Е. А. Кафиева и А. Д. Лантош (Москва). Влияние тренировки на морфологический состав и молочную кислоту крови                                             | 602 |
| М. С. Глекель (Ленинград). Влияние перегревания тела на терморегуляцию и сердечно-сосудистую деятельность у человека                                                  | 611 |



|                                                                                                                                                                  |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| В. В. Парин и В. Н. Черниговский (Свердловск). Влияние местных термических раздражений кожи на сократительную функцию селезенки . . . . .                        | 624 |
| С. М. Дионесов (Ленинград). О влиянии адреналина на секреторную деятельность изолированного желудка собаки . . . . .                                             | 636 |
| Д. Р. Джафаров (Ленинград). О действии адреналина и солей натрия, калия и кальция на микроскопируемые сосуды брыжейки лягушки . . . . .                          | 642 |
| П. Ф. Тетерин (Самара). О пороге возбудимости изолированного сердца после удаления всего параситовидно-щитовидного аппарата у животного. (Сообщение I) . . . . . | 652 |
| Е. Н. Сухова (Москва). Эволюция сердца и появление „вагусного рефлекса“ у щенят . . . . .                                                                        | 657 |
| С. И. Гальперин и А. И. Раппопорт (Ленинград). Влияние удаления верхнего шейного симпатического узла на феномен Vulvian-Heidenhain . . . . .                     | 663 |
| Д. Г. Квасов и А. И. Науменко (Ленинград). Нарушения изолированного проведения импульсов при альтерации нерва водоотнимающими факторами . . . . .                | 669 |
| И. Е. Стерин (Ленинград). Дальнейшие исследования о действии дифенолов на поперечнополосатую мускулатуру лягушки . . . . .                                       | 678 |
| Л. Т. Соловьев (Ленинград). Применение электролиза для разделения продуктов гидролиза белков. (Сообщение II. Роль мембран) . . . . .                             | 688 |
| Я. А. Эголинский (Томск). К вопросу об экскреторной функции желез пищеварительного тракта . . . . .                                                              | 709 |
| Д. А. Дерibas и Р. Ф. Розенцвит (Одесса). К вопросу о методике измерения каталазы крови . . . . .                                                                | 719 |
| Т. И. Батуренко (Днепропетровск). Изменение глутатиона крови под влиянием некоторых веществ, изменяющих дыхательную функцию организма . . . . .                  | 729 |
| И. В. Малкман (Москва). Влияние бензола на двигательный нерв лягушки . . . . .                                                                                   | 737 |
| Ю. М. Огородний (Аскания-Нова). Изменение величины pH в яйце курицы в течение эмбрионального развития в зависимости от факторов инкубации . . . . .              | 741 |

## Выпуск 5

|                                                                                                                                                                                                                                 |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| А. А. Линдберг (Ленинград). О механизме действия брома . . . . .                                                                                                                                                                | 749 |
| А. А. Линдберг (Ленинград). К фармакологии брома . . . . .                                                                                                                                                                      | 763 |
| А. Т. Пшоник и А. А. Рогов (Ленинград). К физиологии температурного анализатора . . . . .                                                                                                                                       | 777 |
| М. П. Бресткин (Ленинград). К вопросу о механизме задерживающего действия мышечной работы и болевого раздражения на секрецию желудочных желез . . . . .                                                                         | 790 |
| С. М. Дионесов (Ленинград). Влияние болевого раздражения кожи на секреторную деятельность изолированного желудка собаки . . . . .                                                                                               | 792 |
| Л. В. Латманисова (Ленинград). Гуморальная сторона пессимального и оптимального раздражения симпатической системы . . . . .                                                                                                     | 798 |
| Н. П. Резвяков (Иваново). К изучению природы центрального торможения . . . . .                                                                                                                                                  | 811 |
| П. А. Некрасов (Ленинград). К анализу действия п. sympathici и солей калия и кальция на скелетную мышцу. (Сообщение X. Действие симпатического нерва и солей калия и кальция на мышцу, отравленную монооксидом азота) . . . . . | 817 |
| Д. Я. Глезер (Ленинград). Влияние УКВ на функцию сердца лягушки . . . . .                                                                                                                                                       | 828 |
| Е. Я. Гейман (Ленинград). Об аммиаке у беспозвоночных . . . . .                                                                                                                                                                 | 846 |
| А. Л. Коников (Ленинград). Влияние выключения зрительного рецептора на моторную хронаксию у человека . . . . .                                                                                                                  | 857 |
| Л. М. Георгиевская (Ленинград). О характере сахарной кривой у нормальных собак и у собаки, лишенной больших полушарий головного мозга . . . . .                                                                                 | 865 |
| К. Х. Кекчеев и Е. И. Костина (Москва). К вопросу о физиологическом изучении ориентировки слепых . . . . .                                                                                                                      | 869 |
| Ф. И. Урьева (Москва). Характер гальванического рефлекса при работе средней интенсивности и разной длительности . . . . .                                                                                                       | 888 |
| Д. Э. Каган (Харьков). Ацетонурическая реакция, как показатель истощения углеводных запасов . . . . .                                                                                                                           | 889 |

|                                                                                                                                                                                                                     | Стр. |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| Н. П. Мешкова (Москва). К методике колориметрического определения карнозина и гистидина с диазореактивом . . . . .                                                                                                  | 896  |
| А. И. Брусиловская и Н. В. Лазарев. Исследования о сравнительной силе действия различных наркотиков. (Сообщение VIII. Субституционные ряды наркотиков) . . . . .                                                    | 906  |
| Н. В. Лазарев (Ленинград). Исследования о сравнительной силе действия различных наркотиков. (Сообщение IX. Сравнительная сила действия наркотиков при определении ее по концентрациям в воздухе и в воде) . . . . . | 927  |
| Н. В. Лазарев (Ленинград). Исследования о сравнительной силе действия различных наркотиков. (Сообщение X. О состоянии наркотиков в крови) . . . . .                                                                 | 939  |

## Выпуск 6

|                                                                                                                                                                                                                                      |      |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| К тридцатипятилетию научной деятельности заслуженного деятеля науки академика А. В. Палладина . . . . .                                                                                                                              | 941  |
| А. А. Линдберг (Ленинград). Нарушение индукционных отношений между положительным и тормозным рефлексам и вследствие этого у собаки возбудимого типа . . . . .                                                                        | 955  |
| А. А. Линдберг (Ленинград). Случай изолированного поражения тормозного процесса в ограниченном пункте звукового анализатора мозговой коры . . . . .                                                                                  | 966  |
| С. Л. Левин и Я. А. Эголинский (Ленинград). О влиянии коры головного мозга на течение энергетических процессов (изменения газообмена при внушенной в гипнозе работе) . . . . .                                                       | 979  |
| М. А. Усиевич (Горький). Деятельность коры больших полушарий и работа внутренних органов. (Сообщение IV. Влияние силы условного раздражителя и нарушения стереотипа на характер желчевыделения) . . . . .                            | 993  |
| М. А. Усиевич (Горький). Деятельность коры больших полушарий и работа внутренних органов. (Сообщение V. Влияние на желчевыделение искусственно вызванного столкновения тормозного и раздражительного процессов — «сшибки») . . . . . | 1002 |
| Н. С. Харченко (Днепропетровск). Условнорефлекторная деятельность мелких птиц и голубей . . . . .                                                                                                                                    | 1009 |
| А. И. Богословский (Москва). Опыт выработки сенсорных условных рефлексов у человека . . . . .                                                                                                                                        | 1017 |
| В. Г. Самсонова (Ленинград). Распределение чувствительности сетчатки в области желтого пятна . . . . .                                                                                                                               | 1030 |
| А. И. Бронштейн (Москва). К характеристике функционального состояния органа слуха при утомлении . . . . .                                                                                                                            | 1045 |
| А. И. Бронштейн (Москва). О сенсibiliзирующем влиянии звуковых раздражений на орган слуха . . . . .                                                                                                                                  | 1051 |
| А. В. Никитин (Ленинград). Некоторые электрические модели биохимических процессов . . . . .                                                                                                                                          | 1062 |
| З. И. Барбашева (Ленинград). Регуляция водного обмена у лягушки в пресной воде и в солевых растворах . . . . .                                                                                                                       | 1071 |
| В. Борсук (Ленинград). Об окислительном коэффициенте молочной кислоты у беспозвоночных . . . . .                                                                                                                                     | 1083 |
| Н. П. Мешкова (Москва). Распределение экстрактивного азота мышечной ткани в электрическом поле . . . . .                                                                                                                             | 1090 |
| Н. П. Мешкова (Москва). К вопросу о методике колориметрического определения гистидина и карнозина с бромом . . . . .                                                                                                                 | 1096 |
| И. С. Александров (Ленинград). Сравнительная сила действия ароматических amino- и нитросоединений через кожу . . . . .                                                                                                               | 1100 |

Редактор С. М. Дионесов

Сдано в набор 8/IV—1936 г.

Тираж 2600 экз

Авт. листов 14,7

Тип. знаков в 1 печ. л. 44912

Ленгорлит № 17642

Бумага 72 × 105

Заказ № 3816

Технич. редактор И. М. Фролов

Подписано и дана в печать 17/IV 1936 г.

Печатных листов 11

Ленбиомедгиз № 37/л

Цена 2 р. 50 к.