

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ИМЕНИ И. М. СЕЧЕНОВА

THE JOURNAL OF PHYSIOLOGY
OF THE USSR



11

ТОМ XXVII, ВЫП. 5

НАРКОМЗДРАВ СССР • МЕДГИЗ
МОСКВА • 1939

п-1

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ИМЕНИ И. М. СЕЧЕНОВА

ОСНОВАН И. П. ПАВЛОВЫМ В 1917 г.

ОРГАН ВСЕСОЮЗНОГО ОБЩЕСТВА
ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ И ФАРМАКОЛОГОВ

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

акад. Л. А. ОРБЕЛИ

ЗАМ. ОТВ. РЕДАКТОРА

проф. И. П. РАЗЕНКОВ и проф. С. Я. КАПЛАНСКИЙ

ОТВ. СЕКРЕТАРЬ

С. М. ДИОНЕСОВ

11

ТОМ XXVII, ВЫП. 5

инв. 1054



НАРОДНЫЙ КОМИССАРИАТ ЗДРАВООХРАНЕНИЯ СССР

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
МОСКВА—1939

XXII ГОДОВЩИНА ВЕЛИКОЙ ОКТЯБРЬСКОЙ СОЦИАЛИСТИЧЕСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ

Каждая годовщина Великой Октябрьской социалистической революции представляет собой величественное явление в жизни народов Советского Союза, радостный праздник для всех трудящихся нашей страны. В дни 7—8 ноября из года в год вся наша необъятная родина подводит итоги пройденного за год пути и мобилизует свои силы для дальнейшего движения вперед, к коммунизму. Вступая в 23-й год существования Советского Союза, все народы страны советов имеют заслуженное право гордиться своими достижениями за истекший год. Вся промышленность по сравнению с предыдущим годом возросла на 14,4%, крупная промышленность — на 15%, а оборонная — на 45%; сбор зерновых хлебов, несмотря на неблагоприятные климатические условия этого года, увеличился на 11%, а таких культур, как лен, сахарная свекла, картофель, — соответственно на 16, 26 и 60%; подъем производительности труда в промышленности на 17%. Вот результаты, которых добились трудящиеся нашей великой родины за 10 месяцев 1939 г. Грандиозный сталинский план развития промышленности и сельского хозяйства в третьей пятилетке, утвержденный XVIII Съездом нашей партии, таким образом, не только выполняется, но и перевыполняется. Все расширяющееся стахановское движение, олицетворяющее объединение науки и труда, обуславливает успешное выполнение задачи, поставленной на XVIII Съезде вождем нашей партии, гениальным ее руководителем великим Сталиным — в течение ближайших 10—15 лет догнать наиболее развитые капиталистические страны и в экономическом отношении.

Новые формы стахановского движения в этом году — работа на нескольких станках, совмещение профессий, освоение нашими женщинами-работницами новых для них профессий — уже дали очень эффективные результаты и без всякого сомнения двинут еще дальше вперед производительность труда, ослабят недостаток в квалифицированных кадрах и будут содействовать еще более быстрому сближению культурно-технического уровня рабочего класса с уровнем работников инженерно-технического труда. Только Великая Октябрьская социалистическая революция могла создать такие условия, когда передовые образцы труда приобретают массовый характер, когда открытие, сделанное ученым, как, например, акад. Лысенко, подхватывается сотнями тысяч колхозников, когда опыт передовых людей нашего сельского хозяйства заимствуется на Всесоюзной сельскохозяйственной выставке миллионами.

Успехи нашей промышленности и сельского хозяйства неразрывно связаны с общим идейно-политическим подъемом в нашей стране, подъемом, вызванным изданием в прошлом году книги «Краткий курс истории ВКП(б)». Эту книгу изучали в настоящем году миллионы трудящихся нашего Союза. Ее огромное теоретическое богатство, ее изумительная цельность и ясность, ее железная логика, все ее содержание, проникнутое гением ее творца, величайшего теоретика нашего времени товарища Сталина, дает им отточенное оружие марксистско-ленинской теории, понимание законов общественного развития, приобщает их к теоретическому опыту большевиков.

Громадный идейно-политический подъем среди трудящихся нашей страны особенно выявляется в кампании по проведению выборов в местные советы. Эти выборы будут происходить на основе Сталинской Конституции победившего социализма, на основе самой демократической конституции в мире. Нет сомнения в том, что эти выборы еще более закрепят блок коммунистов с беспартийными, выявят еще большее сплочение рабочих, крестьян и трудовой интеллигенции всех советских республик вокруг партии Ленина—Сталина, вокруг советского правительства.

Наряду с громадными достижениями в развитии народного хозяйства Советский Союз может отметить за прошедший год и огромные успехи в области внешней политики. Никогда еще голос советского правительства не звучал так веско и убедительно на весь мир, никогда еще воздействие наших политических, хозяйственных и культурных достижений, нашего мирного творческого труда на все зарубежные страны не было так велико. В то время как на Западе Англия и Франция стремятся все больше разжечь пожар войны, в то время как на Востоке уже третий год идет война Японии и Китая, в которую вовлечено около 500 млн. населения,—Советский Союз ведет подлинную борьбу за мир. Крупнейшими актами в этом направлении были договор о ненападении и дружбе с Германией и пакты о взаимопомощи с Эстонией, Латвией и Литвой. Эти пакты укрепили обороноспособность Советского Союза и сорвали планы некоторых государств о расширении войны путем втягивания в нее и Советского Союза. Триумфом мудрой внешней политики советского правительства явилось освобождение народов Западной Украины и Западной Белоруссии от ига польских панов. «Солнце свободы и счастья, солнце Великой Сталинской Конституции сияет теперь от берегов Тихого океана до Карпатских гор» (из обращения торжественного пленума Московского Совета, посвященного XXII годовщине Великой Октябрьской социалистической революции, к ЦК ВКП(б) и СНК СССР). Благодаря политике мира, проводимой советским правительством, наш народ избавлен от войны. «...это наше великое счастье, но никто из нас не имеет права забывать, что правильная, мудрая внешняя политика Правительства будет тем успешнее, чем сильнее будет наше государство, чем могущественнее будут Красная Армия и Военно-Морской Флот. Поэтому все трудящиеся Союза обязаны много и хорошо работать, чтобы наша страна была еще более богатой, еще более культурной, а потому и непобедимо сильной» (из речи товарища Ворошилова 7.XI на Красной площади).

Все трудящиеся нашей родины должны постоянно помнить эти слова товарища Ворошилова. Особенно они обязывают работников науки нашей страны. На развитие научных учреждений советское правительство в третьей пятилетке отпускает громадные средства, научные работники нашего Союза поставлены в лучшие в мире условия. В нашей стране, где все строительство базируется на строго научной основе, на основе учения Маркса—Энгельса—Ленина—Сталина, работа научных работников имеет громадное значение. Делом чести каждого научного работника, каждого работника высшей школы является поэтому улучшение его работы для еще более быстрого движения народов Советского Союза вперед к коммунизму.

Да здравствует могущественный советский народ!

Да здравствуют освобожденные народы Западной Украины и Западной Белоруссии—полноправные граждане Советского Союза!

Да здравствует партия Ленина—Сталина!

Да здравствует наш великий и мудрый Сталин!

АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ ФОТОРЕФЛЕКСОВ С КОЖИ У ЛЯГУШКИ

Л. Т. Загорулько

Из кафедры физиологии (нач. — акад. Л. А. Орбели) Военно-медицинской академии РККА
им. С. М. Кирова

Поступила в редакцию 27. III. 1937 г.

В статье «Об эволюционном принципе в физиологии» Л. А. Орбели писал: «Особую ценность приобретает то обстоятельство, что в одном и том же организме мы находим родственные и даже однородные элементы различной высоты эволюционного развития и можем изучать их в строго тождественных и вместе с тем физиологических условиях».

И действительно, обращаясь к физиологии фоторецепторных аппаратов, мы находим ряд ярких примеров, доказывающих правильность взглядов, развиваемых Л. А. Орбели.

У рыб и амфибий имеются уже хорошо дифференцированные зрительные приборы, снабженные вполне развитыми диоптрическим и рецепторным аппаратами, и в то же самое время в качестве исторического пережитка кожа обладает способностью воспринимать действие светового раздражителя. Eigenmann, Raup, Parker показали, что ослепленные *Chologaster*, *Amblyopsis spelacus* и *Ammocoetes* чувствительны к свету. Больше того, облучение кожи декапитированной личинки миноги (Parker) сопровождается двигательной реакцией, вполне координированной и носящей, повидимому, рефлекторный характер. Правда, в другой работе Parker показал, что исследованные им 9 видов морских рыб после перерезки зрительных нервов не обнаружили чувствительности к свету, и на этом основании автор сделал вывод, что способность рецепции света кожей у пресноводных животных носит вторичный характер. В этом отношении мы не можем согласиться с мнением Parker. Дело в том, что многие виды не только пресноводных, но и морских животных, не имеющих глаз, обладают высокой чувствительностью к свету за счет кожных покровов (например, медузы (Nagel, Yerkes), многощупальцевые коралловые полипы (M. Moor), морские ежи (Sarasin, Nagel, Uexküll), морские звезды (A. Moor), голотурии (Crozier), змеехвостки (Mangold), черви (Hoelmeister, Darwin, Graber, Yung, R. Hesse, Smith, Adams, Лившиц), отдельные виды мягкотелых (Nagel, Steinach, Hecht), асцидии (Nagel, Hecht), ланцетник (Nüsslin, Nagel, R. Hesse, Parker)). Кроме того, определенное генетическое родство между кожными покровами и центральной нервной системой, из которой развивается зрительный рецептор у высших животных, позволяет нам придерживаться той точки зрения, что фоторецепторы кожи являются исторически более древними аппаратами, служащими для восприятия действия светового раздражителя.

Можно думать, что в процессе филогенетического развития отдельные виды животных еще сохраняют, наряду с высокодифференцированными фоторецепторами, и более примитивные фоторецепторы кожи. Именно поэтому мы встречаем у таких животных, стоящих на определенной ступени эволюционной лестницы, одновременно функционирующими два фоторецепторных аппарата. В частности, у амфибий а) постоянножаберных — *Proteus anguineus* (Configliani, Rusconi, Semper, R. Dubois), *Necturus* и *Cryptobranchus allegheniensis* (Reese, Smith, Eycleshymer, Pearse, Sayle, Cole); б) саламандровых — *Triton cristatus*, *Plethodon cinereus*, *Diemyctylus viridicentus* (Graber, Pearse)] фоторецепторная функция кожи выражена отчетливо. Кожа лягушки — как ее взрослых, так и личиночных форм — чрезвычайно чувствительна к свету (Введенский, Engelmann, Koganui, Torette, Parker, Pearse, Laurens, Cole и Dean, Obreshkove, Загорулько и Лебединский, Загорулько).

В работе Загорулько и Лебединского было показано, что освещение кожи ослепленных лягушек сопровождается изменением электрического состояния последней. Физиологический анализ явления показал, что это изменение носит рефлекторный характер; после разрушения центральной нервной системы не наступает изменения потенциалов кожи при ее освещении. Кроме того, было обнаружено, что колебание

Таблица 1. Опыты с перерезкой задних корешков. Световой раздражитель равен 0,3—0,5 г-кал в 1 секунду. Продолжительность раздражения 30 секунд

20.II.1936 г.		4.III.1936 г.		26.II.1936 г.	
В р е м я	э. д. с. в mV	В р е м я	э. д. с. в mV	В р е м я	э. д. с. в mV
14 час. 35 мин.	87,5	18 час. 55 мин.	23,7	11 час. 44 мин.	170
14 » 41 »	88,5	18 » 59 »	27,6	11 » 46 »	172
14 » 45 »	92,0	19 » 03 »	31,9	11 » 50 »	178
14 » 47 »	93,5	19 » 07 »	35,6	11 » 54 »	184
14 » 47 »	Свет;	19 » 11 »	40,7	11 » 58 »	186
14 » 47 »	кол. нет	19 » 17 »	44,2	12 » 10 »	191
14 » 49 »	94,5	19 » 22 »	46,3	12 » 10 »	Свет; кол. нет
14 » 54 »	96,5	19 » 22 »	Свет; кол. нет	12 » 12 »	192
14 » 58 »	99,6	19 » 24 »	47,4	12 » 18 »	194
15 » 01 »	101,5	19 » 30 »	49,0	12 » 22 »	196,3
15 » 01 »	Свет; кол. нет	19 » 34 »	50,5	12 » 26 »	199,8
15 » 03 »	102,5	19 » 34 »	Свет; кол. нет	12 » 26 »	Свет; кол. нет
15 » 07 »	104,5	19 » 41 »	50,9	12 » 28 »	201
15 » 11 »	107,5	19 » 47 »	52,0	12 » 32 »	203
15 » 17 »	111,0	19 » 54 »	53,2	12 » 38 »	208
15 » 17 »	Свет; кол. нет	19 » 55 »	Откр. камеру	12 » 39 »	Откр. камеру
15 » 33 »	124,0	19 » 56 »	53,6	12 » 42 »	218
15 » 35 »	126,0	20 » 00 »	54,9	12 » 43 »	Такт. раздр.; кол.
15 » 36 »	Откр. камеру	20 » 01 »	Такт. раздр.; кол.	12 » 44 »	нет
15 » 37 »	127,5	20 » 02 »	55,5	12 » 45 »	220
15 » 38 »	Такт. раздр.; кол.	20 » 03 »	Такт. раздр.; кол.	12 » 46 »	Шипок пинц.; кол.
15 » 39 »	Шипок пинц.; кол.	20 » 04 »	нет	12 » 47 »	нет
15 » 40—41 »	нет	20 » 06—07 »	51,3	12 » 48 »	222
15 » 42 »	NaCl на thal.		NaCl на thal. Кол.	12 » 49—50 »	Смаз. кожи 5% H ₂ SO ₄ ; кол. нет
15 » 48 »	Знач. кол.		в стор. увел.		224
	134,0		э. д. с.		NaCl на thal.; кол.
	131,0	20 » 10 »	58,9		в стор. уменьш.
		20 » 16 »	60,6		э. д. с.
				12 » 52 »	180
				12 » 57 »	138
				13 » 01 »	144
				13 » 17 »	157

«кожных токов» протекает по-разному в зависимости от наличия или отсутствия промежуточного мозга. Действие света на фоторецепторы кожи бульбарных и спинальных животных сопровождается только быстрым колебанием потенциалов при освещении и очень часто при затемнении. Точно такое же освещение кожи ослепленных таламических лягушек дает быстрое колебание потенциалов, как у бульбарных и спинальных животных, сменяющееся развитием медленных изменений электрического состояния кожи. Последнее было истолковано как результат возбуждения высших симпатических центров.

В настоящей работе мы попытались: а) подвергнуть физиологическому анализу те механизмы, с помощью которых осуществляется изменение электрического состояния кожи при ее освещении (фоторефлекс); б) обнаружить явления, связанные с местными процессами, имеющими место в кожных фоторецепторах при действии на них светового раздражителя (локальные фотореакции).

Методика

Измерение наличных э. д. с. кожи и медленных изменений их производилось потенциометрически, по схеме Poggendorff, видоизмененной Dubois-Reymond. Наша

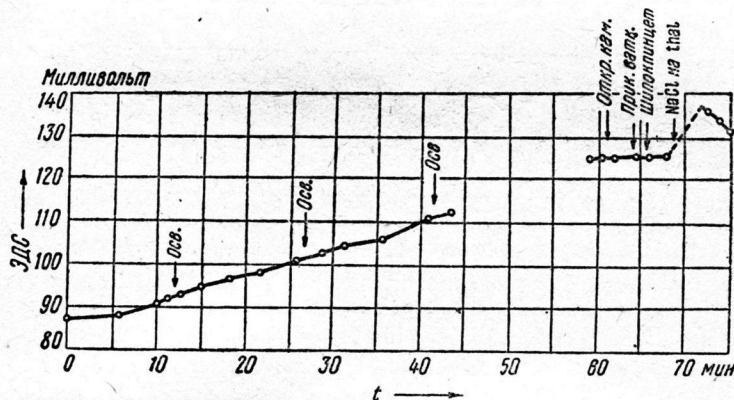


Рис. 1. Изменение э. д. с. кожи таламической ослепленной деафферентированной лягушки при освещении кожных фоторецепторов. На оси абсцисс обозначено время опыта в минутах, на оси ординат — э. д. с. в милливольт. Стрелкой и «осв.» отмечен момент освещения. Сокращено обозначение: шипок пинцетом, прикосновение ваткой к коже и наложение NaCl на thalamus

методика в основном была той же, что и в работе Орбели, Федотова, Волохова, Асратяна, Александяна, Загоруйко и Лебединского. Быстрые колебания потенциалов кожи и их направление наблюдались визуально по отклонению зайчика гальванометра от нулевой линии на миллиметровой шкале. Отведение «кожных токов» производилось с помощью неполяризующихся электродов. В качестве отводящей жидкости применялся 0,6% раствор NaCl. При этом мы руководствовались указаниями Л. А. Орбели, касающимися количества отводящей жидкости и создания наилучших контактов между участками отведения и омывающей их жидкостью. Для наших опытов мы пользовались только осенними и зимними лягушками (*Rana temporaria*). Опыты велись на кураризованных животных.

Опыты с перерезкой задних корешков

У животного, предварительно кураризованного, вскрывался спинномозговой канал и перерезались задние корешки, после чего мышцы и кожа спинки зашивались раздельно. Затем удалялся передний мозг до передней границы промежуточного (таламический препарат) и перерезались зрительные нервы.

После этих приготавлений животное помещалось в объектную камеру специального адаптометра. Отведение «кожных токов» производилось от наружной поверхности кожи задних лапок, погруженных в стаканчик с отводящей жидкостью до голеностопного или коленного сустава и от мышц задней лапки или брюшной стенки.

Результаты некоторых опытов этой серии представлены в табл. 1 и на рис. 1.

Из таблицы и рисунка видно, что действие светового раздражителя на фоторецепторы кожи таламических животных при полной их деафферентации не сопровождается колебанием потенциалов, которое описано в нашей с Лебединским работе. Из таблицы видно, что точно так же не наблюдается колебания потенциалов кожи при действии на нее других раздражителей, как, например, прикосновение волосистой кисточкой и ватой, щипок пинцетом, смазывание кожи 5% H_2SO_4 . Из этого следует, что при перерезке задних корешков мы тем самым исключаем афферентные пути для импульсов возбуждения, вызываемых не только действием механического, химического и других раздражителей, но в том числе и для импульсов возбуждения, вызываемых действием светового раздражителя.

Кроме этого, опыты показывают, что наложение кристаллов NaCl на *thalami optici* у тех же животных дает довольно резкое

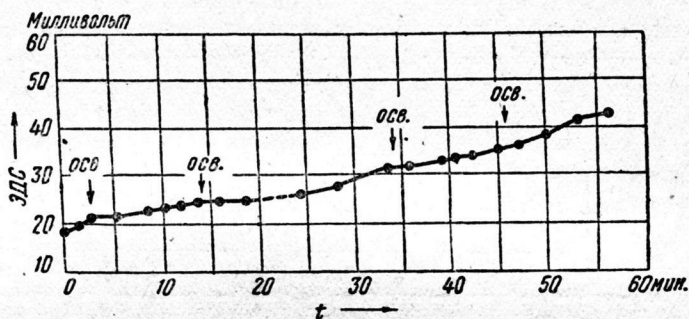


Рис. 2. Изменение э. д. с. кожи таламической ослепленной и симпатэктомизированной лягушки при освещении кожных фоторецепторов. Обозначения те же, что и на рис. 1

изменение (в сторону увеличения или уменьшения) потенциалов, как это впервые наблюдал Вартанов и тщательно исследовал Волохов.

Следовательно, эфферентные образования, осуществляющие изменение электрического состояния кожи при условиях наших опытов, сохраняют способность проводить импульсы возбуждения.

Частичная и полная симпатэктомия

* У лягушки за день или за два до опыта под эфирным наркозом перерезались все или только идущие к VII, VIII, IX (X) нервам симпатические соединительные веточки с оставлением в целости соматической иннервации. В случае полной симпатэктомии отведение кожных токов производилось от наружной поверхности кожи задних лапок (как и в предыдущей группе опытов) и от мышц брюшной стенки; в случае частичной симпатэктомии — от мышц бедра и наружной поверхности кожи задних лапок. Действию светового раздражителя подвергались фоторецепторы кожи спинки.

Результаты некоторых опытов этой серии представлены в табл. 2 и на рис. 2.

Из таблицы видно, что какой бы величины световой раздражитель мы ни посылали на кожные фоторецепторы симпатэктомизированных животных, эффект его действия всегда был отрицательным, т. е. не наступало колебания э. д. с. кожи. Следовательно, симпатэктомия ведет к полному выключению эфферентного компонента фоторефлекса, осуществляющего изменение электрического состояния кожи. Правда, можно высказать предположение, что в условиях симпатэктомии кожа теряет функцию фоторецепции. Но, как показали опыты Загорулько и Лебединского, действие света на

Таблица 2. Опыты с полной и частичной симпатэктомией. Световой раздражитель равен 0,3 — 0,5 г-кал в 1 секунду. Продолжительность раздражения 30 секунд

28. III. 1936 г.			31. III. 1936 г.			2. IV. 1936 г.		
Время		э. д. с. в мВ	Время		э. д. с. в мВ	Время		э. д. с. в мВ
15 час. 10 мин.	23,6		16 час. 42 мин.	32,6		12 час. 46 мин.	17,7	
15 " 12 "	26,8		16 " 41 "	36,6		12 " 50 "	19,3	
15 " 14 "	31,7		16 " 46 "	41,0		12 " 52 "	20,1	
15 " 17 "	Свет;	кол. нет	16 " 46 "	43,3	кол. нет	12 " 52 "	Свет;	кол. нет
15 " 20 "	41,4		16 " 48 "	46,7		12 " 54 "	20,9	
15 " 22 "	44,1		16 " 50 "	50,5		12 " 58 "	22,8	
15 " 24 "	46,1		16 " 54 "	Свет;	кол. нет	13 " 02 "	24,2	
15 " 26 "	48,3		16 " 54 "	56,2		13 " 04 "	24,9	
15 " 28 "	49,9		17 " 02 "	57,8		13 " 04 "	Свет;	кол. нет
15 " 28 "	10 сек.	Свет;	17 " 05 "	59,2		13 " 06 "	25,7	
15 " 30 "	51,5	кол. нет	17 " 07 "	Свет;	кол. нет	13 " 10 "	27,1	
15 " 42 "	56,9		17 " 07 "	39,5		13 " 14 "	28,4	
15 " 42 "	Свет;	кол. нет	17 " 10 "	61,9		13 " 14 "	Свет;	кол. нет
15 " 44 "	57,8		17 " 16 "	64,2		13 " 16 "	23,0	
15 " 46 "	58,5		17 " 23 "	Свет;	кол. нет	13 " 20 "	30,3	
15 " 50 "	60,6		17 " 23 "	64,8		13 " 24 "	31,2	
15 " 51 "	62,1		17 " 25 "	66,4		13 " 24 "	Свет;	кол. нет
15 " 53 "	64,9		17 " 30 "	69,2		13 " 26 "	31,8	
16 " 00 "	Свет;	кол. нет	17 " 36 "	Свет;	кол. нет	13 " 32 "	33,0	
16 " 03 "	65,2		17 " 36 "	69,2		13 " 36 "	33,6	
			17 " 38 "	71,2		13 " 36 "	Свет;	кол. нет
			17 " 45 "	Свет;	кол. нет	13 " 38 "	33,9	
			17 " 45 "	71,4		13 " 44 "	34,9	
			17 " 47 "	72,5		13 " 46 "	35,3	
			17 " 53 "			13 " 46 "	Свет;	кол. нет
						13 " 48 "	35,0	
						13 " 52 "	36,4	
						13 " 57 "	37,4	

кожу симпатэктомированных животных сопровождается изменением рефлекторной деятельности и, следовательно, это возражение отпадает.

В таком случае наши данные в основном совпадают с результатами опытов, полученными в лаборатории Л. А. Орбели Асратяном, который точно так же не обнаружил рефлекторных колебаний потенциалов кожи на симпатэктомированных ее участках.

Опыты с перерезкой соматических нервов

В этой серии опытов перерезались соматические нервы VII, VIII, IX до присоединения к ним соединительных веточек симпатических нервов. Отведение «кожных токов» производилось от наружной поверхности кожи задних лапок и от мышц бедра.

В результате этих опытов оказалось, что действие светового раздражителя на фоторецепторы кожи спинки сопровождается отчетливым колебанием потенциалов как при освещении, так и при затемнении животного, когда применяется раздражитель достаточной величины.

В качестве иллюстрации сказанного мы приводим протокол одного из 10 подобных опытов.

Опыт 10.IV.1936 г. Лягушка (самец) кураризованная; ослепленный таламический препарат. Помещена в объектную камеру в 15 час. 07 мин.

15	час.	20	мин.	—56,7	mV	
15	»	22	»	—58,1	»	
15	»	27	»	—60,8	»	
15	»	27	»	10 сек.	—	Свет (0,6 г-кал); колебания в сторону уменьшения э. д. с.
15	»	27	»	40 »	—	Темнота; колебания в сторону увеличения э. д. с.
15	»	29	»	—61,6	mV	
15	»	31	»	—62,2	»	
15	»	34	»	—62,0	»	
15	»	36	»	—62,0	»	
15	»	38	»	—61,4	»	
15	»	38	»	10 сек.	—	Свет (0,18 г-кал); колебаний нет
15	»	38	»	40 »	—	Темнота; колебаний нет
15	»	40	»	—61,4	mV	
15	»	42	»	—61,5	»	
15	»	44	»	—61,5	»	
15	»	44	»	10 сек.	—	Свет (0,29 г-кал); колебания в сторону уменьшения э. д. с.
15	»	44	»	40 »	—	Темнота; колебания в сторону увеличения э. д. с.
15	»	48	»	—61,1	mV	
15	»	51	»	—60,4	»	
15	»	56	»	—59,8	»	
15	»	56	»	10 сек.	—	Свет (0,18 г-кал); колебания в сторону уменьшения э. д. с.
15	»	56	»	40 »	—	Темнота; колебания в сторону увеличения э. д. с.
15	»	58	»	—60,6	mV	
16	»	00	»	—60,8	»	
16	»	04	»	—59,8	»	
16	»	04	»	10 сек.	—	Свет (0,15 г-кал); колебаний нет
16	»	04	»	40 »	—	Темнота; колебаний нет
16	»	06	»	—60,4	mV	
16	»	10	»	—60,2	»	
16	»	12	»	—60,3	»	
16	»	15	»	—60,4	»	
16	»	15	»	10 сек.	—	Свет (0,16 г-кал); колебания в сторону уменьшения э. д. с.
16	»	15	»	40 »	—	Темнота; колебания в сторону увеличения э. д. с.
16	»	20	»	—60,8	mV	
16	»	24	»	—61,2	»	

16	час.	27	мин.	—61,3	mV	
16	»	29	»	—61,2	»	
16	»	31	»	—61,2	»	
16	»	31	»	10 сек.	—	Свет (0,15 г-кал); колебания в сторону уменьшения э. д. с.
16	»	31	»	40	»	— Темнота; колебания в сторону увеличения э. д. с.
16	»	36	»	—62,2	mV	
16	»	38	»	—62,6	»	
16	»	40	»	—60,0	»	
16	»	43	»	—60,0	»	
16	»	43	»	10 сек.	—	Свет (0,09 г-кал); колебания в сторону уменьшения э. д. с.
16	»	43	»	40	»	— Темнота; колебания в сторону увеличения э. д. с.
16	»	46	»	—61,7	mV	
16	»	47	»	—62,7	»	
16	»	50	»	—62,9	»	
16	»	54	»	—63,4	»	
16	»	54	»	10 сек.	—	Свет (0,0222 г-кал); колебаний нет
16	»	54	»	40	»	— Темнота; колебаний нет
16	»	56	»	—63,6	mV	
16	»	58	»	—63,8	»	

Итак, на основании этого мы можем сделать вывод, что эффективные пути фоторефлекса, осуществляющего изменение электрического состояния кожи при ее освещении, идут в составе симпатических нервов.

Изменение э. д. с. нервно-кожного препарата

Теоретически можно предполагать, что действие светового раздражителя на кожные фоторецепторы лягушки должно сопровождаться целым рядом локальных фотохимических и биофизических реакций, возникающих на месте приложения лучистой энергии.

Это предположение не должно казаться невероятным уже потому, что аналогичные явления имеют место в покровах низших животных при действии на них светового раздражителя. Так, например, Uexküll, Steinach, Crozier на морском еже (*Diadema setosum*), на головоногих моллюсках (*Octopus vulgaris*) и голотуриях (*Holothuria captiva*, *Rathbuni surinamensis*) показали, что, помимо фотореакций, осуществляемых рефлекторно, обнаруживаются и локальные фотореакции, связанные с действием светового раздражителя прямо на покровы тела животных. Последние реакции проявляются в виде характерных окрашиваний (на *Octopus vulgaris*), выцветания пигментов покровов (морской еж и голотурии).

С целью разрешения поставленной задачи мы остановились на отведении э. д. с. от наружной поверхности кожи и от нервов, идущих к тем же участкам кожи спинки. Нервы в количестве 2—3—4 укладывались на специально сконструированный для этой цели агар-агаровый мостик и заливались несколькими каплями физиологического раствора. Световой раздражитель в течение опыта был всегда постоянным и равнялся 0,30—0,35 г-кал на 1 см² в 1 секунду. Подобных опытов было поставлено 17.

Действие светового раздражителя на фоторецепторы кожи сопровождается определенными и характерными изменениями э. д. с., а именно: в ответ на действие светового раздражителя на кожу наступает быстрое колебание потенциалов той же области кожи. Как правило, при освещении препарата э. д. с. кожи уменьшается, в то время как затемнение препарата сопровождается увеличением

«кожных токов» (рис. 3). Величина ответных колебаний одного порядка и равняется нескольким милливольтам, в то время как направление их различно. В наших условиях отведения мы имеем (по Орбели) входящий ток покоя (einsteigender Bestandstrom), и тогда колебания, обнаруживаемые в момент освещения и затемнения, мы должны толковать следующим образом: при освещении возникает ответный ток противоположного направления (aussteigender Antwortstrom), что в сумме дает уменьшение разности потенциалов; при затемнении возникает ответный ток того же направления (einsteigender Antwortstrom), что дает увеличение разности потенциалов. ...{

Оказалось, что для получения эффекта колебания потенциалов требуется определенной силы раздражитель, величина которого колеблется в пределах от 0,22 до 0,41 г-кал. Кроме этого, после предварительного разрушения центральной нервной системы отмечается

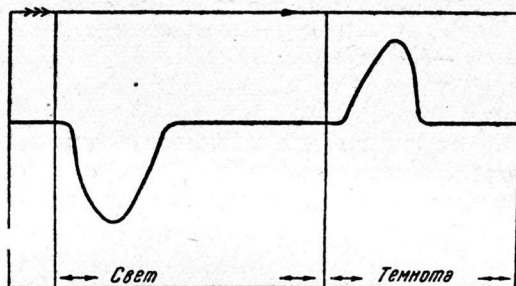


Рис. 3. Схематическое изменение э. д. с. кожи при освещении нервно-кожного препарата

довольно быстрое исчезновение колебания потенциалов при освещении и при затемнении кожи нервно-кожных препаратов. Вероятно это является одной из возможных причин того, что в опытах с разрушением центральной нервной системы мы не наблюдаем большого диапазона изменений чувствительности кожных фоторецепторов к свету.

Лягушка (самка); полностью разрушена центральная нервная система; отведение «токов» от кожи и нервов, идущих к коже. Посажена в объектную камеру в 10 час. 29 мин.

10	час.	49	мин.			59,9 mV
10	"	55	"			60,1 "
10	"	57	"			61,3 "
10	"	57	"	10 сек.	} — Свет (0,24 г-кал); колебаний потенциалов нет	
10	"	57	"	40 "		
10	"	59	"			61 mV
11	"	01	"			60,9 "
11	"	03	"			60,9 "
11	"	06	"			59,8 "
11	"	08	"			59,0 "
11	"	08	"	10 сек.	} — Свет (0,31 г-кал); колебания при освещении и затемнении	
11	"	08	"	40 "		
11	"	10	"			58,8 mV
11	"	13	"			57,0 "
11	"	15	"			54,4 "
11	"	17	"			55,8 "
11	"	19	"			55,0 "
11	час.	19	мин.	— 19 мин. 40 сек.	— Свет (0,24 г-кал); колебаний нет	
11	"	21	"		— 54,7 mV	
11	"	24	"		— 51,0 "	
11	"	29	"		— 53,0 "	
11	"	31	"		— 52,2 "	

11	час.	33	мин.	30	сек.	— 34	мин.	— Свет (0,24 г-кал); колебаний нет
11	"	35	"	"	"	"	"	— 51,8 mV
11	"	41	"	"	"	"	"	— 50,5 "
11	"	43	"	"	"	"	"	— 50,0 "
11	"	44	"	30	сек.	— 45	мин.	— Свет (0,31 г-кал); колебания при освещении и затемнении
11	"	46	"	"	"	"	"	— 49,8 mV
11	"	48	"	"	"	"	"	— 49,4 "
11	"	54	"	"	"	"	"	— 48,3 "
11	"	56	"	"	"	"	"	— 48,2 "
11	"	56	"	"	— 56	мин.	— 45	сек. — Свет (0,41 г-кал); колебания при освещении и затемнении
11	"	58	"	"	"	"	"	— 48,0 mV
12	"	02	"	"	"	"	"	— 47,8 "
12	"	04	"	"	"	"	"	— 47,1 "
12	"	04	"	"	"	"	"	— 47,1 "
12	"	04	"	30	сек.	— 0,5	мин.	— Свет (0,41 г-кал); колебаний нет
12	"	06	"	"	"	"	"	— 46,9 mV
12	"	08	"	"	"	"	"	— 46,8 "

Итак, наши данные показывают, что при действии светового раздражителя на кожные фоторецепторы происходит изменение электрического состояния кожи, выражающееся в колебании «кожных токов», отводимых от кожи и нервов, идущих к ней.

В настоящее время мы еще не можем с точностью ответить на вопрос о природе кожных фоторецепторов лягушки. Можно думать, что в коже лягушки имеются универсальные рецепторы, способные приходить в состояние возбуждения при действии на них любого раздражителя внешней среды, как это предполагал Nagel для рецепторов некоторых червей и полипов. Вместе с тем у нас нет оснований не согласиться с мнением Koganui и Cole, которые считали, что в коже лягушки имеются специфические фоторецепторы. Известно, что в нервной системе ланцетника находятся парные, сегментарно расположенные светочувствительные клетки — «глазки Hesse», описанные R. Hesse в 1898 г. Вполне вероятно, что эволюция позвоночных сопровождалась миграцией на периферию этих светочувствительных клеток. Именно поэтому нам кажется более правдоподобным предположение, что в коже лягушки имеются разбросанные специфические фоторецепторы, связанные через посредство афферентных нервов с определенными сегментами спинного мозга. Во всяком случае наши данные показывают, что пути фоторефлекса с кожи, осуществляющего изменение электрического состояния ее, принципиально совпадают с обычными тактильными и химическими путями, если в качестве индикатора этих рефлекторных реакций мы берем э. д. с. покоя кожи.

Для объяснения возникновения рефлекторных и локальных изменений э. д. с. кожи при ее освещении можно высказать несколько предположений. Из них наименее вероятным будет то, что в коже лягушки имеются особые светочувствительные пигменты, подобные зрительному пурпуру, фотохимические реакции которых сопровождаются изменением электрического состояния кожи. Точно так же мало вероятно, что колебания потенциалов кожи при ее освещении обусловлены изменением проницаемости мембран. Правда, факты изменения проницаемости под влиянием освещения получены на парameциях и на яйцах морских ежей (Gellhorn). С точки зрения этих предположений невозможно объяснить колебания потенциалов при освещении кожных фоторецепторов тех участков кожи, от которых отводятся э. д. с. и которые не подвергаются непосредственному действию светового раздражителя, т. е. в случае, когда мы имеем дело с кожным фоторефлексом.

Нам кажется, что при изучении э. д. с. кожи лягушки и в особенности когда речь идет об изменении их под влиянием действия светового раздражителя на кожные фоторецепторы, нельзя игнорировать роль кожных хроматофоров. Известно, что под влиянием освещения и затемнения лягушки происходят сокращения и расслабления кожных хроматофоров. Механизм сокращения хроматофоров при этом имеет рефлекторный и гуморальный характер. В качестве рецепторных зон для светового раздражителя являются зрительный и кожные фоторецепторы. В настоящее время есть много данных для признания наличия симпатической иннервации кожных хроматофоров лягушки (Kahn, Karàsek, Худорожева). На основании этих данных у нас есть основание предполагать, наряду с другими механизмами, имеющими отношение к изменению э. д. с. кожи, и следующий: в результате действия светового раздражителя на кожные фоторецепторы в последних возникают импульсы возбуждения, которые по афферентным путям достигают центральной нервной системы и оттуда уже по симпатическим (эфферентным) путям идут к кожным хроматофорам, в результате чего наступает изменение их функционального состояния, которое сопровождается колебанием э. д. с. кожи.

За счет этого и происходит рефлекторное колебание потенциалов кожи при освещении ее фоторецепторов.

Вместе с тем также известно, что контрактильные элементы хроматофоров обладают и прямой возбудимостью по отношению к целому ряду раздражителей. Поэтому вполне вероятно, что и световой раздражитель, попадая на хроматофорные клетки лягушки, действует на них раздражающим образом, что точно также сопровождается изменением электрического состояния кожи в месте действия лучистой энергии (локальные фотореакции кожи). Это тем более вероятно, что для получения фоторефлекса с кожи требуется меньшей величины раздражитель, но достаточный для рефлекторного изменения э. д. с., чем в случае прямого действия света на кожу.

Во всяком случае какой бы точки зрения мы ни придерживались, изменение электробиологического состояния кожи может служить индикатором фоторецепторной деятельности кожи лягушки.

Выводы

Автор исследовал фоторецепторную деятельность кожи ослепленных лягушек (*Rana temporaria*).

В частности, был подвергнут физиологическому анализу фоторефлекс, осуществляющий изменение электрического состояния кожи при ее освещении.

В результате опытов оказалось, что: а) афферентные пути фоторефлекса проходят в составе задних корешков и б) эфферентные — в составе симпатических нервов.

Кроме того, было показано, что действие светового раздражителя на кожные фоторецепторы сопровождается колебанием потенциалов при отведении от наружной поверхности кожи и от нервов, идущих к ней (локальные кожные фотореакции).

В опытах автора мы имеем входящий ток покоя (*einsteigender Bestandstrom*); при освещении возникает ответный ток противоположного направления (*aussteigender Antwortstrom*), что в сумме дает уменьшение разности потенциалов; при затемнении возникает ответный ток того же направления (*einsteigender Antwortstrom*), что дает увеличение тока покоя.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексанян, Физиол. журн. СССР, 18, 456, 1935.—Асратян, Физиол. журн. СССР, 16, 363, 1933.—Вартанов, дисс. 1892.—Волохов, Физиол. журн. СССР, 16, 344, 1933.—Дарвин, Образование почвенного слоя дождевыми червями и наблюдение над их образом жизни (русс. пер.), 1882.—Загорулько и Лебединский, Физиол. журн. СССР, 16, 472, 1933.—Загорулько и Лебединский, Физиол. журн. СССР, 18, 711, 1935.—Загорулько, Труды V Съезда физиологов, стр. 84, 1934.—Лившиц, Физиол. журн. СССР, 21, 129, 1936.—Орбели Л. А., Природа, № 3—4, 77, 1933; Z. f. Biologie, 54, 329, 1910.—Федотов, Физиол. журн. СССР, 16, 330, 1933.—Худорожева, Физиол. журн. СССР, 19, 1147, 1935.—Adams, Amer. J. Physiol., 9, 26, 1903.—Cole, J. Gener. Physiol., 4, 596, 1922.—Cole a. Dean, J. Exper. Zool., 23, 361, 1917.—Eigenmann, цит. по Parker.—Engelmann, Pflüg. Arch., 35, 498, 1885.—Grozier, Amer. J. Physiol., 36, 8, 1915; J. gener. Physiol., 3, 57, 1921.—Eycleshymer, Amer. Natur., 40, 123, 1903.—Gellhorn, Проблема проницаемости, 1929 (русс. перевод), 1932.—Graber, Sitz.-Ber. d. math. naturw. Kl. d. K. Akad. Wien, 87, Abteil. 1, 261, 1883; 91, Abteil. 1, 141, 1885.—Hecht, J. Gener. Physiol., 1, 147, 545, 647, 1918—1919; 8, 291, 1925.—Hesse R., Z. f. Wissensch. Zool., 61, 333, 1896; 62, 550, 1897; 63, 456, 1898.—Hofmeister, цит. по Дарвину.—Kahn, Pflüg. Arch., 195, 337, 1922.—Karasek, Biologia generalis (Wien), 9, 403, 1933.—Koranyi, Zbl. f. Physiol., 6, 6, 1892.—Laurens, J. Exper. Zool., 16, 195, 1914.—Mangold, Z. f. allg. Physiol., 9, 112, 1909.—Moore A., J. Gener. Physiol., 4, 169, 1922.—Moore M., J. Gener. Physiol., 6, 385, 1924.—Nagel, Biolog. Zbl., 14, 385, 810, 1894; Der Lichtsinn augenloser Tiere, Jena, 1896.—Nüsslin, цит. по Nagel.—Oreshkove, J. Exper., Zool., 34, 235, 1921.—Parker, Amer. Z. Physiol., 10, 28, 1903; 14, 413, 1905; 25, 77, 1909; Proc. Amer. Arts and Sci., 43, 415, 1908.—Payne, Biol. Bull., 13, 317, 1907.—Pearse, Proc. Amer. Arts and Sci., 45, 159, 1910.—Reese, Biol. Bull., 11, 93, 1906.—Sarasin, цит. по Uexküll.—Sayle, цит. по Cole.—Smith, Amer. Journ. Physiol., 6, 459, 1902; Biol. Bull., 13, 5, 1907.—Steinach, Pflüg. Arch., 87, 1, 38, 1901.—Torelle, Amer. J. Physiol., 9, 466, 1903.—Uexküll, Z. f. Biol., (N. F.), 16, 319, 1896; 22, 447, 1900.—Yerks, Amer. J. Physiol., 9, 279, 1903.—Yung, цит. по Hesse.

ANALYSIS OF SOME PHOTOREFLEXES FROM THE FROG'S SKIN

L. T. Zagorulko

Chair of Physiology (Head — Prof. L. A. Orbeli,
Member of the Academy of Sciences), S. M. Kirov
Military Medical Academy

The author investigated the photoreceptive activity of the skin in blindfolded frogs (*R. temporaria*).

An especial, physiological analysis was carried out of the photoreflex to which the alteration of electric status of the skin upon illumination is due.

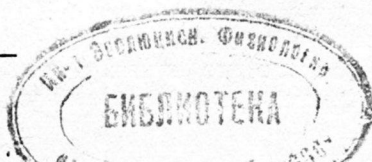
The experimental results lend evidence that

a) the afferent paths of the photoreflex travel through the posterior roots, and

b) the efferent ones — in the sympathetic nerves.

Beside this, it was shown that the action of light stimuli upon the cutaneous photoreceptors is attended by a wave of potential lead off from the outer surface of the skin and from its nerve supply (local cutaneous photoreactions).

In the author's experiments there was an in-going current of rest («einstiegender Bestandstrom»); upon illumination, a response current of opposite direction arises («aussteigender Antwortstrom»), resulting in decrease of potential difference. Upon obscurement, a co-directional response current is set up («einstiegender Antwortstrom»), tending to increase the current of rest.



ФОТОРЕЦЕПТОРНАЯ ФУНКЦИЯ КОЖИ ЛЯГУШКИ И НЕКОТОРЫЕ МЕХАНИЗМЫ ЕЕ РЕГУЛЯЦИИ

Л. Т. Загорулько

Из кафедры физиологии (нач. — акад. Л. А. Орбели) Военно-медицинской академии РККА им. С. М. Кирова

Поступила в редакцию 27.III.1937 г.

Явление адаптации фоторецепторов имеет довольно широкое распространение в животном мире. Так, например, изменение возбудимости рецепторных элементов, воспринимающих действие светового раздражителя, наблюдается не только у животных, имеющих сложные зрительные приборы, но и у таких видов, у которых нет дифференцированных зрительных аппаратов. И действительно, изменение уровня возбудимости фоторецепторов обнаруживается уже у морских ежей (*Uexküll*), у некоторых дождевых червей (*Лившиц*), у ряда улиток, не имеющих глаз (*Hess*), у двустворчатого моллюска *Mya arenaria* (*Hecht*), у асцидий (*Hecht*). Этот факт в физиологии органов чувств приобретает исключительное теоретическое значение потому, что систематическое изучение процессов адаптации на целом ряде животных, стоящих на различных ступенях эволюционной лестницы, позволит вскрыть те физиологические механизмы, которые обеспечивают изменение уровня возбудимости фоторецепторов.

Современное учение об адаптации различного рода фоторецепторов, начиная от зрительного рецептора высших животных и человека и кончая светочувствительными элементами животных, не имеющих глаз, основывается на фотохимических превращениях в светочувствительных субстанциях, обнаруживаемых или в самом рецепторе, как это имеет место со зрительным пурпуром у позвоночных, или в покровах низших животных (*Uexküll*, *Crozier*, *Hecht*).

Именно поэтому исследование сложной физиологической проблемы изменения возбудимости фоторецепторов изучалось в основном с точки зрения законов фотохимии.

Фотохимическая теория адаптации обязана своим развитием главным образом работам акад. П. П. Лазарева, *Rütter* и *Hecht*. В основе адаптации, по представлению этих авторов, лежат фотохимические реакции зрительного пурпура (у высших животных и человека) и гипотетических светочувствительных пигментов (у животных, не имеющих глаз), протекающие по типу мономолекулярных или бимолекулярных реакций.

Правда, за последние годы накопился большой фактический материал, полученный в лабораториях Л. А. Орбели и С. В. Кравкова, который никак не укладывается в рамки фотохимической теории.

Данные школы акад. Л. А. Орбели (*Волохов*, *Гершуни*, *Дионесов*, *Загорулько*, *Лебединский*, *Турцаев*) доказывают, что изменение возбудимости зрительного рецептора является функцией не только периферического, но и интрацентрального взаимоотношения афферентных систем; в основе последнего лежит взаимодействие сложной

мозаики очагов возбуждения и торможения в коре головного мозга, протекающее по типу симультанных и сукцессивных координаций.

Кроме того, вполне вероятно, что деятельность фоторецепторов регулируется и стоит под контролем общих физиологических координационных и корреляционных механизмов, которыми обладает организм животного в зависимости от степени сложности его организации.

С этой точки зрения, пользуясь историческим методом изучения функции, мы сделали попытку исследовать деятельность кожных фоторецепторов лягушки во время пребывания животного в темноте (темновая адаптация).

Это тем более интересно, что в коже лягушки нет специфических светочувствительных веществ, аналогичных зрительному пурпуру или светочувствительным пигментам, имеющим место в коже некоторых животных (морской еж, голотурии).

В литературе имеется единственная (известная нам) работа Obreshkove, в которой автор изучал reaction time ослепленных головастики (*Rana clamitans*) при освещении кожи. Автор обнаружил уменьшение времени фотореакции во время пребывания личинок в темноте.

В настоящей работе мы задались целью исследовать:

а) обладают ли фоторецепторы кожи лягушки способностью изменять степень возбудимости во время пребывания животного в темноте;

б) если действительно кожные фоторецепторы способны адаптироваться, то в течение какого времени завершается процесс темновой адаптации;

в) какими физиологическими механизмами обеспечивается изменение возбудимости фоторецепторов.

Методика

Объектом изучения были осенние и зимние лягушки (*Rana temporaria*). Перед опытом животное подвергалось кураризации. За 50 минут до опыта приготавлился таламический препарат и перерезались зрительные нервы или экстирпировались глаза. После этих приготовлений животное помещалось в объектную камеру специального адаптометра (рис. 1). Индикатором возбуждения фоторецепторов служили колебания потенциалов кожи (Загоруйко и Лебединский). Отведение э. д. с. производилось от кожи задних лапок, погруженных до коленного сустава в стаканчик с отводящей жидкостью (0,6% раствора NaCl), и мышц бедра или стенки живота.

Действию светового раздражителя подвергалась кожа спинки; время раздражения было всегда одинаковым (30 секунд). Определения порогов светового раздражителя производились через каждые 10 минут. Перед опытом животное подвергалось в течение 15—20 минут освещению и таким образом достигалась световая адаптация кожных фоторецепторов. Измерение величины светового раздражителя производилось при помощи актиометра, изготовленного А. Н. Бойко в актиометрической лаборатории ВИС.

Результаты опытов с изменением возбудимости кожных фоторецепторов во время пребывания животных в темноте представлены на рис. 2 и 3. Каждая из точек кривой (рис. 2) является средней из 30 опытов. Крайние значения точек в отдельных опытах (определениях) не опускались ниже и не поднимались выше 10% значения средних величин.

Характер кривых показывает, что в первые 30 минут пребывания животных в темноте происходит довольно быстрое повышение возбудимости фоторецепторов, после которого наступает относительно медленное изменение возбудимости, заканчивающееся в основном к 50—60-й минуте пребывания животных в темноте. В этом отношении наши данные совпадают с результатами опытов Hecht, Obreshkove, изучавших темновую адаптацию фоторецепторов *Mya arenaria*, *Ciona intestinalis* и кожи ослепленных головастиков. Даже

больше, — темновая адаптация зрительного рецептора человека заканчивается примерно в те же сроки.

На основании этого создается впечатление, что каждый фоторецепторный орган независимо от степени сложности его организации завершает процесс изменения возбудимости приблизительно в одно и то же время.

На 20-й и 40-й минутах (рис. 3) мы испытывали действие раздражителя в 0,31 г/кал, результат которого был отрицательным, т. е. ни при освещении, ни при затемнении не наступало характерного

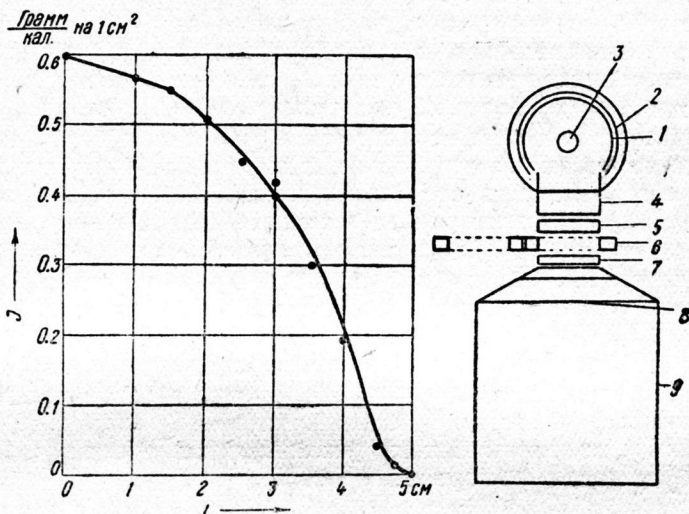
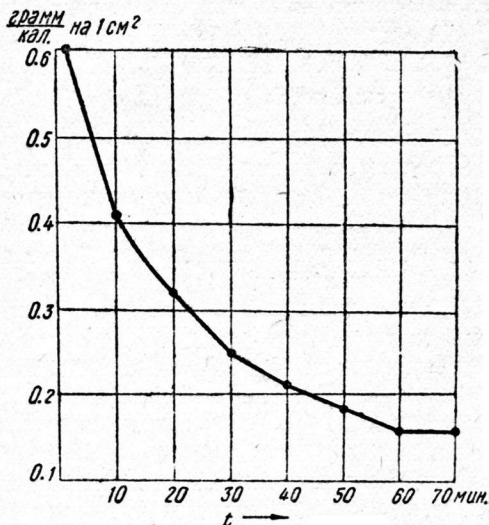


Рис. 1. Схема специального адаптометра. Основные его детали: осветительная камера, в которой находится кино-проекционная лампа 3, и рефлектор 1; между двумя металлическими стенками осветителя пропускается вода для охлаждения 2; регулятор освещенности состоит из диафрагмы 7; площадью в 36 см²; сзади диафрагмы помещен деревянный диск, в котором имеется три отверстия (6×6), в одно из которых вделано одно молочное стекло, во второе—два и третье отверстие—оптически пустое; 6—съемная объективная камера 9. Водяной фильтр 4; кассета для фильтров 5. Максимальная освещенность экрана 8 равняется 0,6 г/кал на 1 см² в 1 секунду. С помощью диафрагмы освещенность можно уменьшить до нуля, см. кривую слева. Каждая из точек освещенности экрана может быть уменьшена в 4 раза введением затемнителя с одним молочным стеклом и в 8 раз введением двойного затемнителя

Рис. 2. Изменение возбудимости кожных фоторецепторов таламических ослепленных лягушек в темноте. На оси абсцисс отмечено время опыта в минутах, на оси ординат—мощность в десятых грамм-калории на 1 см² в 1 секунду. Кривая представляет среднюю из 30 опытов



колебания потенциалов. Определение возбудимости на 30-й минуте сопровождалось, помимо быстрых колебаний потенциалов, еще медленным изменением э. д. с. кожи, что характерно, как это следует из наших и А. В. Лебединского опытов, для таламических препаратов. В одном опыте нам не удалось наблюдать большого диапазона изменений чувствительности лягушки к свету: создается впечатление о довольно быстрой потере возбудимости, как это имеет место в приводимом ниже опыте.

Лягушка (самец), кураризована. Таламическое животное укреплено в объектной камере в 17 час. 45 мин.

18 час.	12 мин.		22,3 mV
18 "	14 "		22,3 "
18 "	14 "	10 сек. —Свет (0,21 г-кал); колебаний нет	
18 "	14 "	40 " —Темнота; колебаний нет	
18 "	16 "		21,9 mV
18 "	18 "		21,5 "
18 "	20 "		22,6 "
18 "	22 "		23,4 "
18 "	24 "		23,5 "
18 "	26 "		22,0 "
18 "	26 "	10 сек. —Свет (0,25 г-кал); колебаний нет	
18 "	26 "	40 " —Темнота; колебаний нет	
18 "	28 "		22,0 mV
18 "	30 "		22,1 "
18 "	32 "		22,3 "
18 "	34 "		22,7 "
18 "	37 "		22,8 "
18 "	37 "	10 сек. —Свет (0,41 г-кал); колебания в сторону уменьшения э. д. с.	
18 "	37 "	40 сек. —Темнота; колебания в сторону увеличения э. д. с.	
18 "	39 "		23,0 mV
18 "	41 "		23,2 "
18 "	43 "		23,6 "
18 "	45 "		23,5 "
18 "	47 "	10 сек. —Свет (0,41 г-кал); колебаний нет	
18 "	47 "	40 " —Темнота; колебаний нет	
18 "	49 "		23,7 mV

Вместе с тем попадают и такие животные, у которых в течение темновой адаптации значительно уменьшаются пороги раздражения, как это произошло в следующем опыте.

Самец; приготовления те же, что и в предыдущем опыте. Укреплен в объектной камере в 16 час. 20 мин.

16 час.	31 мин.		66,6 mV
16 "	33 "		68,2 "
16 "	36 "		70,2 "
16 "	39 "		71,4 "
16 "	39 "	10 сек. —Свет (0,6 г-кал); колебания э. д. с. в сторону уменьшения	
16 "	39 "	40 " — Темнота; колебания в сторону увеличения э. д. с.	
16 "	41 "		70,7 mV
16 "	43 "		70,9 "
16 "	45 "		70,5 "
16 "	48 "		70,2 "
16 "	48 "	10 сек. —Свет (0,51 г-кал); колебаний нет	
16 "	48 "	40 " —Темнота; колебаний нет	
16 "	50 "		70,0 mV
16 "	52 "		69,7 "
16 "	55 "		69,2 "
16 "	55 "	10 сек. —Свет (0,51 г-кал); колебания в сторону уменьшения э. д. с.	
16 "	55 "	40 " —Темнота; колебания в сторону увеличения э. д. с.	

16 час. 57 мин.	...	69,2 mV
16 " 59 "	...	69,5 "
17 " 01 "	...	69,6 "
17 " 04 "	...	69,6 "
17 " 04 " 10 сек.	—Свет (0,35 г-кал.); колебания в сторону уменьшения э. д. с.	
17 " 04 " 40 "	—Темнота; колебания в сторону увеличения э. д. с.	
17 " 05 "	...	70,4 mV
17 " 11 "	...	71,4 "
17 " 13 "	...	71,6 "
17 " 15 "	...	72,2 "
17 " 15 " 10 сек.	—Свет (0,075 г-кал.); колебания в сторону уменьшения э. д. с.	
17 " 15 " 40 "	—Темнота; колебания в сторону увеличения э. д. с.	
17 " 18 "	...	73,3 mV
17 " 20 "	...	73,6 "

Относительно величин э. д. с. покоя кожи в течение пребывания животных в темноте, по данным наших опытов, следует отметить, что они не претерпевают каких-либо характерных изменений: наблюдаются типичные явления очень медленного нарастания или падения потенциалов, как и в обычных условиях экспериментов.

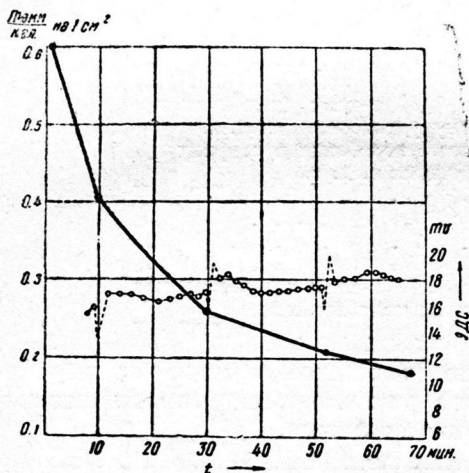


Рис. 3. Изменение возбудимости кожных фоторецепторов ослепленной таламической лягушки в темноте. Обозначения те же, что и на рис. 2. На оси ординат справа нанесены э. д. с. кожи в милливольтках. Пунктиром обозначены колебания потенциалов в ответ на освещение и затемнение животного

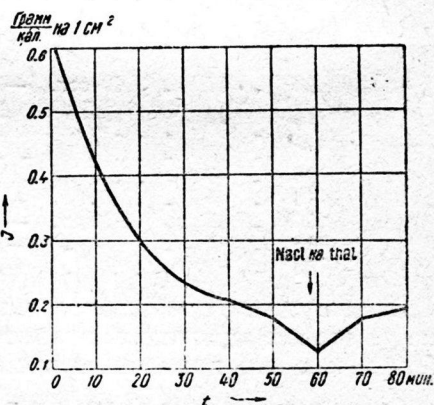


Рис. 4. Изменение возбудимости максимально темноадаптированных кожных фоторецепторов при раздражении промежуточного мозга поваренной солью (на рис.: NaCl на thal.). Кривая представляет среднюю из 33 опытов. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2

В качестве общего вывода из этой серии опытов необходимо отметить, что фоторецепторные образования кожи лягушки обладают способностью адаптироваться, т. е. изменять уровень возбудимости в течение темновой адаптации, и что этот процесс завершается в продолжение 50—60 минут пребывания животного в темноте, совпадая по времени с адаптацией фоторецепторов животных, не имеющих глаз, и с временем адаптации зрительного рецептора человека.

На основании целого ряда данных, касающихся влияния симпатической иннервации на деятельность различных рецепторов кожной

чувствительности, у нас возникло предположение, что и фоторецепторы кожи лягушки могут испытывать влияние симпатической нервной системы.

С целью проверки этого предположения и была осуществлена серия опытов с влиянием раздражения таламической области, где, по данным школы Л. А. Орбели, у амфибий находятся высшие симпатические центры, на пороги возбуждения кожных фоторецепторов лягушки.

Животные готовились к опыту так же, как и в предыдущей серии. Обстановка и методика опытов были те же.

Уже после того как достигалась максимальная адаптация кожных фоторецепторов, т. е. на 60-й минуте пребывания животного в темноте, производилось раздражение *thalamі optісі* наложением на него кристалла соли в течение 1 минуты. Индикатором возбуждения *thalamі optісі* являлось колебание потенциалов кожи. Полость черепной коробки перед наложением

соли предварительно осушалась. Все операции с раздражением промежуточного мозга укладывались в пределах 3 минут. Наложение кристаллов соли на промежуточный мозг, как правило, сказывалось на величине э. д. с. кожи: последняя увеличивалась или уменьшалась. После того как потенциалы кожи достигали стационарных величин, производилось измерение порогов для светового раздражителя кожных фоторецепторов.

В результате опытов этой серии оказалось, что раздражение *thalamі optісі* — возбуждение высших симпатических центров — сопровождается падением порогов для светового раздражителя, т. е. повышением возбудимости кожных фоторецепторов (рис. 4 и 5).

Из кривых видно, что возбуждение высших симпатических центров сопровождается повышением возбудимости фоторецепторных элементов кожи, которое обнаруживается в первые 10 минут от начала раздражения промежуточного мозга.

На кривой рис. 5 видно, что нанесение кристалла соли на промежуточный мозг сопровождается довольно быстрым изменением э. д. с. покоя, и определение порогов светового раздражителя, произведенное вслед за этим, обнаруживает повышение возбудимости фоторецепторов, сменяющееся затем некоторым ее понижением.

Особенно отчетливо выступило волнообразное изменение возбудимости кожных фоторецепторов после раздражения высших симпатических центров в следующем опыте.

Кураризованная таламическая лягушка (самка) укреплена в объектной камере в 13 час. 50 мин.

13 час. 56 мин.	56 mV
13 " 58 "	57 "
14 " 00 "	58 "
14 " 01 "	58 "
14 " 01 " 30 сек.	—Свет (0,41 г-кал); колебания в сторону уменьшения э. д. с.

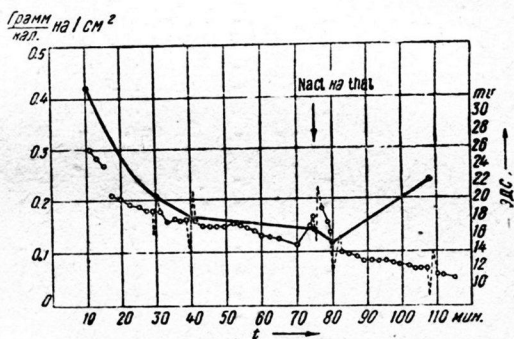


Рис. 5. Изменение возбудимости максимально темноадаптированных кожных фоторецепторов и э. д. с. кожи при раздражении промежуточного мозга (на рис.: NaCl на thal.). Остальные обозначения те же, что и на рис. 3

14	час.	02	мин.	...	—Темнота; колебаний нет	
14	"	04	"	"	"	59,0 mV
14	"	06	"	"	"	59,2 "
14	"	08	"	"	"	59,1 "
14	"	10	"	"	"	59,6 "
14	"	12	"	"	"	59,6 "
14	"	12	"	20 сек.	—Свет (0,31 г-кал); колебания в сторону уменьшения э. д. с.	
14	"	13	"	"	—Темнота; колебаний нет	
14	"	14	"	"	"	59,4 mV
14	"	16	"	"	"	59,0 "
14	"	18	"	"	"	58,7 "
14	"	20	"	"	"	58,6 "
14	"	22	"	"	"	58,4 "
14	"	24	"	"	"	58,0 "
14	"	24	"	10 сек.	—Свет (0,31 г-кал); колебания в сторону уменьшения э. д. с.	
14	"	25	"	"	"	57,8 mV
14	"	26	"	"	"	57,7 "
14	"	28	"	"	"	57,2 "
14	"	29	"	"	"	57,0 "
14	"	32	"	"	"	56,2 "
14	"	34	"	"	"	55,8 "
14	"	36	"	"	"	56,1 "
14	"	36	"	10 сек.	—Свет (0,24 г-кал); колебания в сторону уменьшения э. д. с.	
14	"	36	"	40 "	—Темнота; колебаний нет	
14	"	38	"	"	"	55,0 mV
14	"	40	"	"	"	54,7 "
14	"	42	"	"	"	54,2 "
14	"	44	"	"	"	54,0 "
14	"	46	"	"	"	53,7 "
14	"	48	"	"	"	53,7 "
14	"	50	"	"	"	53,0 "
14	"	50	"	20 сек.	—Свет (0,17 г-кал); колебаний нет	
14	"	50	"	50 "	—Темнота; колебаний нет	
14	"	52	"	"	"	52,5 mV
14	"	53	"	"	"	52,2 "
14	"	53	"	45 сек.	} —NaCl на thalamus opticus	
14	"	54	"	40 "		
14	"	56	"	"	"	66,0 mV
14	"	57	"	"	"	66,3 "
14	"	57	"	05 сек.	—Свет (0,17 г-кал); колебания в сторону уменьшения э. д. с.	
14	"	57	"	35 "	—Темнота, колебания в сторону увеличения э. д. с.	
15	"	01	"	"	"	54,7 mV
15	"	04	"	"	"	54,7 "
15	"	06	"	"	"	54,7 "
15	"	07	"	"	"	54,7 "
15	"	07	"	20 сек.	—Свет (0,17 г-кал); колебаний нет	
15	"	08	"	"	—Темнота; колебаний нет	
15	"	11	"	"	"	54,2 mV
15	"	12	"	"	"	53,7 "
15	"	15	"	"	"	53,2 "
15	"	15	"	30 сек.	—Свет (0,24 г-кал); колебания в сторону уменьшения э. д. с.	
15	"	16	"	"	—Темнота; колебания в сторону увеличения э. д. с.	
15	"	17	"	"	"	52,7 mV
15	"	19	"	"	"	52,3 "
15	"	22	"	"	"	52,0 "
15	"	24	"	"	"	51,7 "
15	"	26	"	"	"	51,3 "
15	"	28	"	"	"	51,1 "
15	"	28	"	30 сек.	—Свет (0,17 г-кал); колебаний нет	
15	"	29	"	"	—Темнота; колебаний нет	
15	"	30	"	"	"	50,9 mV
15	"	31	"	"	"	50,8 "

Но более значительно выступает действие раздражения высших симпатических центров на возбудимость фоторецепторов, когда они в силу каких-то нам неизвестных причин вообще мало чувствительны к действию светового раздражителя. Это хорошо иллюстрируется измерением, проделанным в следующем опыте.

Животное помещено в объектной камере в 15 час. 49 мин.

15	час.	56	мин.		115,2 mV
15	"	58	"		116,2 "
16	"	02	"		117,8 "
16	"	06	"		119,6 "
16	"	09	"		120,5 "
16	"	12	"		120,5 "
16	"	13	"	10 сек. — Свет (0,6 г-кал); колебаний нет	
16	"	13	"	40 " — Темнота; колебания в сторону увеличения э. д. с.	
16	"	15	"		120,7 mV
16	"	18	"		120,9 "
16	"	21	"		121,6 "
16	"	22	"	10 сек. — Свет (0,41 г-кал); колебаний нет	
16	"	22	"	40 " — Темнота; колебаний нет	
16	"	25	"		121,6 mV
16	"	27	"		121,5 "
16	"	36	"		121,5 "
16	"	36	"	10 сек. — Свет (0,41 г-кал); колебаний нет	
16	"	36	"	40 " — Темнота; колебаний нет	
16	"	40	"		121,6 mV
16	"	43	"	44 NaCl на thalamus opticus	
16	"	45	"		88,6 mV
16	"	48	"		77,2 "
16	"	50	"		66,8 "
16	"	50	"	10 сек. — Свет (0,045 г-кал); колебания в сторону уменьшения э. д. с.	
16	"	50	"	40 " — Темнота; колебания в сторону увеличения э. д. с.	
16	"	52	"		— 63,2 mV
16	"	54	"		— 63,4 "

Итак, на основании этих опытов мы можем полагать, что раздражение области промежуточного мозга ведет к понижению порогов для светового раздражителя кожных фоторецепторов лягушки.

У нас есть все основания утверждать, что в результате действия кристаллов соли на thalamus opticus происходит возбуждение высших симпатических центров, откуда импульсы возбуждения следуют по симпатическим путям во все органы и ткани животного и к коже в том числе. В результате этого возбуждения происходит изменение функционального состояния решительно во всех областях организма животного, обладающего симпатической иннервацией, как это доказано работами Л. А. Орбели и его учеников. И надо думать, что фоторецепторные элементы кожи лягушки претерпевают изменение функционального состояния, чему соответствует в наших опытах падение порогов для светового раздражителя, т. е. повышение возбудимости светочувствительных элементов.

В этом предположении ничего невероятного нет потому, что работы учеников Л. А. Орбели с несомненностью было доказано влияние симпатической иннервации на кожные рецепторы лягушки и собаки.

Так, например, Тонких показала, что при одностороннем раздражении симпатических нервов наблюдается в некоторой части опытов несимметричное изменение времени рефлекса при действии кислотного раздражителя, что может быть объяснено с той точки зрения, что изменяется при этом возбудимость кожных рецепторов лягушки по отношению к кислотному раздражителю.

Кунстман обнаружила различие порогов сгибательных рефлексов на симпатэктомизированной и на нормальной стороне кожи собаки.

Волохов, изучая восстановление чувствительности после перерезки нервов у собак на фоне односторонней симпатэктомии, показал различие в характере реституции чувствительности в случае нормальной и симпатэктомизированной конечности.

Аналогичные указания мы нашли у некоторых иностранных авторов. Так, Foerster, Altenburger и Kroll исследовали у пациентов после перерезки шейного симпатического нерва хронаксию точек давления и ощущения боли. Авторы при этом нашли понижение значений хронаксии на симпатэктомированной стороне относительно нормальной.

Achelis на людях исследовал „ausstrahlende Empfindung“ кожи под влиянием таких воздействий, как холод, тепло, и показал, что при этом происходит возбуждение симпатической иннервации, сопровождающееся укорочением хронаксии чувствительных элементов кожи.

Brücke и Krannich на лягушках исследовали сгибательный рефлекс кожи задней лапки и обнаружили, что при ипсилатеральном раздражении симпатического нерва наступало укорочение хронаксии в 8 из 10 опытов. На этом основании авторы сделали вывод, что симпатическая нервная система изменяет возбудимость чувствительного нерва и его рецепторов, заложенных в коже.

Таким образом, наши данные в основном совпадают с результатами опытов о влиянии симпатической иннервации на рецепторные образования как теплокровных, так и холоднокровных животных.

Следовательно, на основании этого мы можем сделать вывод, что фоторецепторы кожи лягушки под влиянием импульсов, возникающих в высших симпатических центрах, претерпевают изменение функционального состояния, выражающееся в повышении их возбудимости.

На первый взгляд может показаться, что данные школы Л. А. Орбели целиком устраняют теоретические представления тех авторов, которые придерживаются фотохимической теории адаптационных процессов. Мы же склонны думать, что учение, развиваемое Л. А. Орбели и его сотрудниками, о значении интрацентральных взаимодействий афферентных систем и об универсальном адаптационно-трофическом влиянии симпатической иннервации не исключает значения местных процессов адаптации в рецепторе, в том числе и в светочувствительных их веществах, а даже наоборот, это учение включает как обязательное участие многих регуляторных механизмов, осуществляющих физиологическую регуляцию деятельности фоторецепторов животных и человека и имеющих различную историческую давность. Можно предполагать, что на организмах, примитивно организованных, не имеющих специальной дифференцировки, действие светового раздражителя будет протекать по типу относительно простых фотохимических реакций. Но когда речь идет о высших животных и о человеке со специальными зрительными приборами, обнаруживающими очень сложные нервные образования и ряд дополнительных иннерваций, трудно представить, чтобы зрительные рецепторы этих животных обнаруживали только простые фотохимические отношения между световым раздражителем и рецептором.

Мы представляем себе процесс адаптации фоторецепторов как чрезвычайно сложный процесс, в механизме которого имеются следующие компоненты: чистые фотохимические реакции, имеющие место в самом фоторецепторе или в светочувствительных его субстанциях; процесс изменения возбудимости фоторецептора в то же время является функцией интрацентрального взаимодействия афферентных систем, осуществляемого центральной нервной системой; наконец, в этот сложный координационный и корреляционный механизм оказывается включенной симпатическая иннервация, осуществляющая присущее ей адаптационно-трофическое воздействие и на фоторецепторы, и на центральную нервную систему.

Выводы

Автор изучал изменение возбудимости кожных фоторецепторов ослепленных таламических лягушек во время пребывания животных в темноте (темновая адаптация).

В результате опытов оказалось, что фоторецепторы кожи в тем-

ноте повышают свою возбудимость, что выражается в уменьшении порогов светового раздражителя.

Процесс адаптации во времени завершается в основном к 50—60-й минуте пребывания животного в темноте. Прямое раздражение высших симпатических центров (накладывание кристалликов NaCl на *thalami optici*) у максимально темноадаптированных животных (на 60—70-й минуте пребывания в темноте) сопровождается повышением возбудимости кожных фоторецепторов. Это повышение обнаруживается в первые 10 минут от начала раздражения, после чего возбудимость восстанавливается или даже претерпевает незначительное понижение.

Автор рассматривает свои данные с точки зрения учения Л. А. Орбели об эволюции функций и координационных механизмов, а также с точки зрения адапционно-трофического воздействия симпатической иннервации.

ЛИТЕРАТУРА

- Волохов, Арх. биол. наук, **30**, 389, 1930.—Волохов, Гершуни, Загорулько и Лебединский, Физиол. журн. СССР, **19**, 1115, 1935.—Волохов, Гершуни, Дымшиц, Загорулько и Лебединский, Сов. вестн. офтальм., **6**, 757, 1935.—Дионесов, Лебединский и Турцаев, Физиол. журн. СССР, **17**, 23, 1934.—Дионесов, Загорулько и Лебединский, Физиол. журн. СССР, **17**, 560, 1934.—Загорулько и Лебединский, Физиол. журн. СССР, **18**, 711, 1935.—Загорулько, Лебединский и Турцаев, Физиол. журн. СССР, **16**, 740, 1933.—Кравков, Физиол. журн. СССР, **19**, 826, 1935.—Кравков, Богословский и Семеновская, Физиол. журн. СССР, **19**, 814, 1935.—Кравков, Graefe's Arch., **132**, 421, 1934; Acta Ophthalmolog. Separat., **14**, 348, 1936.—Лазарев, Исслед. по ионной теории возбужд., 1916; Исслед. по ионной теории цветн. зрения, **1**, **2**, **3**, 1918; Основы учения о химич. действ. света, **1**, **2**, **3**, 1919—1920; Соврем. усп. биол. физ., 1927.—Лебединский, Физиол. журн. СССР, **19**, 945, 1935.—Лившиц, Физиол. журн. СССР, **21**, 129, 1936.—Кунстман, Изв. Научн. инст. им. Лесгафта, **14**, 1928.—Орбели, Физиол. журн. СССР, **15**, **1**, 1932; **17**, 1105, 1934; Лекции по физиол. нерв. системы, Биомедгиз, 1935.—Тонких, Русск. физиол. журн., **8**, в. 5—6, 31, 1925.—Achelis, Pflüg. Arch., **226**, 212, 1931.—Brücke u. Krannich, Pflüg. Arch., **228**, 267, 1931.—Crozier, Amer. J. Physiol., **36**, **8**, 1915.—Foerster, Altenburger u. Kroll, Z. f. Neurol. u. Psych., **121**, 139, 1929.—Hecht, J. Gener. Physiol., **1**, 147, 545, 647, 1918—1919; **2**, 229, 337, 499, 1919; **3**, **1**, 1926; **4**, 113, 1921; **5**, 555, 1923; **6**, 355, 731, 1923; **8**, 291, 1925; **10**, 781, 1927.—Hess, Pflüg. Arch., **136**, 282, 1910.—Obreshkove, J. Exper. Zool., **34**, 235, 1921.—Pütter, Pflüg. Arch., **175**, 371, 1919.—Uexküll, Z. f. Biologie (N. F.), **22**, 447, 1900.

THE PHOTORECEPTIVE FUNCTION OF FROG'S SKIN AND SOME MECHANISMS INVOLVED IN ITS CONTROL.

L. T. Zagorulko

Chair of Physiology (Head—Prof. L. A. Orbeli, Member of the Academy of Sciences), S. M. Kirov Military Medical Academy

The author investigated the alterations of excitability of cutaneous photoreceptors in blindfolded thalamic frogs upon exposure to darkness (dark adaptation).

The experimental results show that the excitability of the cutaneous photoreceptors is increased in the dark, as evidenced by lowering of the thresholds of light stimulation.

The process of adaptation goes to completion within 50—60 minutes exposure of the animal to darkness.

In animals adapted to darkness *ad maximum* (60—70 minutes exposure to darkness) direct stimulation of the superior sympathetic centres (application of a crystal of sodium chloride to the *thalami optici*) is attended by an increase of excitability of the cutaneous photoreceptors. This increase manifests itself during the first 10 minutes from the beginning of stimulation; after this, excitability is restored to the original level or even slightly lowered.

СЕКРЕТИНОВЫЙ МЕХАНИЗМ РЕГУЛЯЦИИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ

И. А. Аршавский

Из лаборатории экспериментальной возрастной физиологии (зав. — проф. И. А. Аршавский) ВИЭМ

Поступила в редакцию 29.XII.1939 г.

При формулировке задач экспериментальной возрастной физиологии мы указывали на необходимость анализа той роли, какую имеют механизмы, регулирующие деятельность исследуемого органа, в изменении его функционального состояния в процессе онтогенеза (1, 2). Ряд работ, произведенных в нашей лаборатории, дал нам возможность убедиться в том, что тот или иной иннервационный механизм, включаясь на определенном этапе онтогенеза как регулятор деятельности органа, обуславливает резкую функциональную перестройку этого органа, что находит свое выражение в изменении его физиологических характеристик.

Надо полагать, что тот или иной механизм регуляции (нервный или гуморальный), начиная функционировать на определенном этапе онтогенеза, конечно, не сразу обнаруживает тот тип влияния, которым он характеризуется у взрослого животного.

Смену одного типа влияния другим или присоединение к первоначальному другого, нового типа влияния в пределах одного и того же иннервационного механизма в особенно яркой форме обнаружила работа С. И. Еникеевой (3), в которой дан анализ особенностей симпатической иннервации сердца в онтогенезе.

Возникновение нового типа влияния в пределах одного и того же механизма регуляции является таким же мощным фактором функциональной перестройки органа, как и начало функционирования этого механизма. Но если допустить, что тип влияния, обнаруживаемый определенным механизмом регуляции, остается на всех этапах онтогенеза неизменным, то и при этом мы должны обнаружить, сравнительно со взрослыми, особенности в характере этого влияния, поскольку последнее адресуется на субстрат различного функционального состояния. Такой неизменный тип влияния мы можем допустить в отношении гуморального механизма регуляции, если представлять последний как определенный химический агент, структура которого не меняется в течение всей индивидуальной жизни животного.

В настоящей работе мы поставили перед собой задачу проследить особенности в действии секретинового механизма регуляции деятельности поджелудочной железы, сопоставляя эти особенности у взрослых животных с таковыми у щенят на ранних стадиях постэмбрионального периода.

В ранее опубликованной работе мы отмечали, что секретинный механизм регуляции обнаруживает свое действие в первый день и даже в первые часы жизни щенка (4).

В настоящее время у нас нет достаточных оснований говорить о различных секретинах с различной химической характеристикой в разные возрастные периоды. Наши наблюдения позволяют притти

к заключению, что секретин, полученный от взрослой собаки, по характеру своего действия на поджелудочную железу щенят первых дней жизни ничем не отличается от секретина, полученного у щенят этого же помета. Как у взрослых, так и у щенят раннего возраста мы получали секретин по способу Wertheimer и Lepage (5) и Matsuo (6) и лишь в немногих опытах нами был использован секретин, полученный по способу Bayliss и Starling (7). Вместе с тем секретин, полученный у щенят первых дней жизни, по характеру своего действия на поджелудочную железу взрослых мало чем отличается от секретина, полученного у взрослой же собаки. Х. С. Коштоянц (8) обнаружил в вытяжках слизистой двенадцатиперстной кишки наличие секретина уже в эмбриональном развитии собак. Секретин этот, испытанный им на взрослой собаке, действовал так же, как и секретин взрослого животного.

Если, таким образом, секретин можно считать неизменным в течение всей индивидуальной жизни животного, то, очевидно, особенности его действия будут определяться различным функциональным состоянием поджелудочной железы на разных этапах онтогенеза.

В самом первом приближении мы можем установить особенности секретинного механизма, анализируя содержание секреторной реакции поджелудочной железы в различные возрастные периоды в ответ на раздражение одним и тем же секретинном. Мы говорим одним и тем же секретинном в том смысле, в каком можно полагать, что секретин, получаемый у разных собак различных возрастов одним и тем же способом, характеризуется, очевидно, более или менее однозначными свойствами как по химическому составу, так и по характеру своего физиологического действия.

Чтобы выявить то специфическое и отличное, что характеризует секретинную секрецию у щенят в раннем возрасте, мы предприняли в целях сопоставления одновременное наблюдение на взрослых животных. С последних мы и начали наше исследование.

В настоящей работе мы ограничиваемся анализом и характеристической количественной стороны секретинной секреции поджелудочной железы. Сторона, характеризующая качественные свойства сецернируемого секрета, затронута нами в других работах (4, 9, 10).

Сопоставляя хордальную секрецию на слюнной железе (13) с секретинной секрецией на поджелудочной железе, мы имели возможность выявить далеко идущую аналогию между той и другой.

Как хордальная секреция на слюнной железе, так и секретин в отношении поджелудочной железы является прежде всего сокогонным механизмом. Пользуясь той терминологией, которая предложена была еще Heidenhain (11) для иннервации слюнной железы, мы можем обозначить секретинный механизм как секреторный, что и принято в литературе.

Признание за секретинном роли секреторного или эксцитаторного механизма базируется на том, что секретин обуславливает обильную секрецию поджелудочной железы, так же как и хордальная иннервация на слюнной железе. Качественный состав секрета, сецернируемого на секретин, совпадает с качественными характеристиками слюны, сецернируемой в ответ на раздражение барабанной струны (преимущественная секреция воды и солей).

Существует ли действительно полная аналогия между признаками, характеризующими количественную сторону хордальной секреции, и теми признаками, которые характеризуют количественную сторону секретинной секреции, — вот вопрос, который мы пытались решить в опытах на взрослых животных.

На слюнной железе можно получить как реакцию возбуждения, так и реакцию торможения слюноотделения с одних и тех же волокон барабанной струны, меняя лишь количественные характеристики раздражения [Н. Е. Введенский (12), И. А. Аршавский (13)].

Если секретин является механизмом, аналогичным механизму хордальной иннервации, то, естественно, возникает вопрос, нельзя ли и на поджелудочной железе получить как реакцию возбуждения, так и реакцию торможения, меняя лишь количественные характеристики, т. е. концентрацию секретинового раздражения. А. А. Ухтомский (14), формулируя понятие торможения как результат конфликта возбуждений, приводит 3 частных случая, при которых этот конфликт возможен. Первый случай предполагает чрезмерное сближение во времени двух последовательных импульсов возбуждения в одном и том же субстрате. Примером этого торможения должно считать пессимум на слюнной железе при соответственном раздражении барабанной струны и пессимум на поперечнополосатой мышце при соответственном раздражении соматических нервных волокон. Второй случай предполагает столкновение встречных волн возбуждения, направленных прямо друг против друга. И, наконец, третий случай предполагает обстановку, когда нервному импульсу приходится считаться со стационарным состоянием деполяризации и возбуждения в участке, через который лежит путь проведения.

В нашем случае на поджелудочной железе вместо нервного импульса мы имеем гуморальный раздражитель — секретин. Последний, действуя на поджелудочную железу, вызывает реакцию возбуждения, выражающуюся в сокоотделительном эффекте. Надо полагать, что конфликт возбуждений как необходимое условие торможения мы будем иметь, очевидно, тогда, когда секретин, действуя в больших дозах, вызывает последовательное возникновение возбуждений, чрезмерно сближенных во времени, или когда секретин действует на железу, уже находящуюся в состоянии возбуждения.

Так, Липец (15) в условиях интоксикации животного хлоралгидратом и пептоном в ответ на секретинное раздражение наблюдал уравнительную и парадоксальную реакции. В парадоксальной реакции в ответ на секретинное раздражение следует видеть принципиальную возможность получения реакции торможения на поджелудочной железе.

Если, однако, торможение отделения поджелудочного сока возможно при секретинном раздражении, то, очевидно, мы должны получить эту реакцию торможения при обычных физиологических условиях, без того чтобы прибегать к необходимости альтерировать поджелудочную железу, подобно тому как при обычных физиологических условиях мы получаем пессимум на скелетной мускулатуре и пессимум *resp.* торможение слюноотделительной реакции.

Нами была поставлена задача установить возможность получения парадоксальной реакции на поджелудочной железе при инъекции последовательно возрастающих доз секретина у собаки при обычных физиологических условиях.

Методика

Опыты на 30 взрослых собаках были поставлены препаратом нашей лаборатории П. Лавочкиной под моим непосредственным наблюдением. Методика опытов была подробно описана нами в вышецитированной работе (9). Взрослые собаки брались для острого опыта через 16–20 часов после последнего приема пищи. Через каждые 20–30 минут в бедренную вену вводился секретин. Последний готовился по способу Matsuo. Для количественного отсчета выделившегося секрета канюля, вставленная в проток, соединялась с регистратором. Отсчет выделявшегося секрета производился по

минутам в миллиметрах шкалы регистратора. В ниже иллюстрируемых протоколах мы приводим количество всего выделившегося сока на введенную порцию секретина в миллиметрах шкалы регистратора. Наркоз морфинно-эфирный. Особенности методики на щенятах описаны ниже.

Полученные результаты на взрослых собаках

В соответствии с задачей, формулированной выше, мы пытались установить на взрослой собаке закономерности отделения поджелудочного сока в случае, если количество последовательно вводимого секретина увеличивается.

Табл. 1 иллюстрирует один из опытов этого рода, почти как правило повторяющийся у каждой собаки.

Таблица 1. Собака (вес 15,5 кг) через 18 часов после последней еды

№ п/п	Время	Количество введенного секретина в см ³	Количество выделившегося сока в мм делений шкалы регистратора
1	9 час. 20 мин.	1	78
2	9 » 55 »	2	170
3	10 » 25 »	5	240
4	10 » 50 »	5	264
5	11 » 20 »	10	587
6	11 » 55 »	20	674
7	12 » 35 »	40	654
8	13 » 05 »	60	649
9	13 » 45 »	80	642
10	14 » 25 »	100	657
11	15 » 05 »	5	245

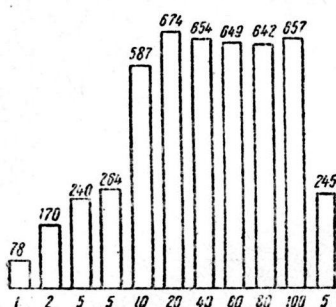
В условиях покоя панкреатической железы, через 16—20 часов после последней еды, инъекция последовательно увеличивающихся доз секретина вызывает соответственное, последовательное увеличение секреторной реакции железы, но до известного предела. Дальнейшее увеличение секретинных доз—20, 40, 60, 80 и даже 100 см³ (чрезмерно большая доза секретина)—не обуславливает дальнейшего увеличения секреторной реакции, которая, начиная с известной дозы секретина, является как бы максимальной.

Диаграмма на стр. 544 иллюстрирует графически результаты наблюдений, приведенных в табл. 1. Высота столбика соответствует количеству выделившегося сока. Цифры внизу столбика указывают количество введенного секретина. Цифры над столбиком указывают количество выделившегося сока.

Эти опыты убедили нас в том, что в условиях обычного физиологического покоя панкреатической железы нельзя получить парадоксальных эффектов в ее секреторной реакции, как бы чрезмерно мы ни увеличили раздражающих доз секретина.

Точно такие же результаты нами были получены в условиях того функционального состояния железы, которое создается голоданием (двухсуточным и трехсуточным).

Исходя из вышеотмеченных условий, которые необходимы для возникновения торможения [А. А. Ухтомский (14)], мы пытались прибегать к таким вариантам опыта, которые были бы наиболее близки к условиям возникновения конфликта возбуждений. В одних вариантах мы пытались получить парадоксальную реакцию на фоне существующего сокоотделения, т. е. на фоне уже имеющегося возбуждения поджелудочной железы. С этой целью в разгаре сокоотделения, вызванного предшествующим введением секретина, на 5-й, 6-й, 8-й минуте, делалась дополнительная инъекция секретина. В том случае, когда предшествующая секреция была вызвана малыми дозами секретина, не вызывающими максимального сокоотделения, дополнительная инъекция вызывала всегда, как правило, заметно выраженный увеличение сокоотделения, иногда увеличивая секрецию вдвое. Тогда же, когда предшествующая секреция вызывалась большими дозами секретина (40, 60, 80 см³), обуславливавшими максимальное сокоотделение, дополнительное введение секретина либо



никак не меняло текущую скорость секреции, либо—что имело место в большинстве наблюдений—скорость секреции поджелудочного сока несколько увеличивалась. В другом варианте опытов мы пытались выявить, как меняются величины сокоотделительного эффекта при разных дозах секретина на фоне пищеварения. Обстановка опытов этого рода была продиктована тем соображением, что поджелудочная железа в период пищеварения находится в состоянии, которое мы можем аналогизировать со стационарным возбуждением или с состоянием стойкой деполяризации. Действуя на такую железу, уже находящуюся в состоянии некоторого стационарного возбуждения, большими дозами секретина, мы могли бы рассчитывать на тот конфликт возбуждений, естественным следствием которого будут парадоксальные эффекты сокоотделения.

И в этих опытах при действии последовательно возрастающих доз секретина мы имели последовательно увеличивающиеся сокоотделительные эффекты до предела, при котором наступало максимальное сокоотделение, не менявшееся в своей величине при дальнейшем увеличении количества вводимого секретина. Лишь в 3 опытах из 12, поставленных в этом направлении, панкреатическая железа обнаружила через 4—6 часов после начала пищеварения тип реакции, который во многих лабораториях обозначается как уравнительный, что соответствует, согласно терминологии, принятой в школе Введенского-Ухтомского, провизорной или трансформирующей реакции.

В половине опытов, поставленных на фоне пищеварения, мы действовали не только последовательно возрастающими дозами, но и попеременно дозами секретина в 5 и 20 см³.

Табл. 2 иллюстрирует опыт на собаке весом 6 кг, кормленной накануне опыта в 12 часов дня и в день опыта в 9 час. 30 мин. утра.

Из таблицы можно видеть, что уравнительный характер реакций достигается не уменьшением сокоотделения на большие дозы секретина (20 см³), а увеличением секреции на малые дозы в 5 см³.

Произведенный нами анализ секреторных эффектов поджелудочной железы, получаемых при последовательно возрастающих дозах секретина, в условиях спокойного состояния ее и при голодании

Таблица 2. Морфинно-эфирный наркоз

№ п/п	Время	Количество введенного секретина в см ³	Количество выделившегося сока в мм делений шкалы регистратора
1	11 час. 00 мин.	5	142
2	11 » 25 »	20	537
3	12 » 00 »	5	245
4	12 » 35 »	20	616
5	13 » 45 »	5	285
6	14 » 30 »	20	502
7	14 » 55 »	5	406
8	15 » 35 »	20	510
9	16 » 10 »	5	500
10	17 » 00 »	20	527

позволяет видеть, что секреторные эффекты растут в пределах от известного порогового значения до максимума. Максимум этот не снижается и не увеличивается, невзирая на значительное последовательное увеличение доз секретина. Внешне мы имеем поразительное сходство с градуированием эффектов от порога до максимума на скелетной мышце (рис. 1). Но нам представляется, что это лишь внешнее сходство, а не сходство по существу. В самом деле, в случае скелетной мышцы величина эффектов от порога до максимума определяется различным числом волоконцев, вовлекаемых в реакцию, и с общепринятой точкой зрения здесь нет противоречия закону «все или ничего». Между тем едва ли можно допустить, что в случае малых доз секретина последний циркулирует через небольшое число капилляров, а в случае больших доз секретина число капилляров, через которое циркулирует секретин, а тем самым и число железистых клеток, вовлекаемых в реакцию, увеличивается. Из этого, очевидно, следует вывод, что панкреатическая железа не следует правилу «все или ничего». И это имеет силу не только для количественных эффектов поджелудочной секреции, но и для качественной стороны секреторной реакции, которая, как мы видели в другой работе, резко колеблется, находясь в значительной зависимости от функционального состояния железы. Если придерживаться классификации М. Verwoerd (16), то поджелудочную железу следует квалифицировать как гетероболическую систему.

Таким образом, при нормальных физиологических условиях мы не можем обнаружить увеличением секретинного раздражения торможение или пессимум в сокоотделительной реакции поджелудочной железы. Наблюдавшиеся Липецом (15) парадоксальные эффекты, очевидно, обязаны своим происхождением той чрезмерной степени деполяризации поджелудочной железы, которая создается введением в кровь хлоралгидрата или пептона. В этом смысле поджелудочная железа, как и всякий физиологический субстрат, характеризующийся крайними степенями деполяризации (выражением которой являются повышенная проницаемость, пониженное электрическое сопротивление), в ответ на сильное раздражение ответит очень слабыми эффектами.

Если в соответствии с взглядами А. А. Ухтомского (17) считать, что торможение есть специально организованный срочный нервный

акт, направленный на срочную же задержку определенного момента в текущей реакции (уже начавшейся), то, очевидно, на поджелудочной железе мы не можем наблюдать тех проявлений торможения, которые наблюдаем на слюнной железе (при действии нервных импульсов с барабанной струны) и на скелетной мускулатуре.

Это, конечно, ни в коей мере не исключает того тождества, о котором мы говорили, сопоставляя секретинный механизм с механизмом хордальной иннервации.

В вышецитированной работе (13) на слюнной железе мной было обнаружено, что при раздражении барабанной струны оптимальными и адекватными характеристиками раздражения (по интенсивности, ритму и длительности отдельного толчка тока) можно получить длительное отделение слюны, длящееся до 2 часов и больше, без каких-либо признаков утомления. Ю. В. Фольбольт (18) на хронических собаках наблюдал непрерывный ток слюны (на протяжении 2—3 часов и дольше), возбуждаемый дачей маленьких кусочков сахарей, весом около 1 г через каждые 15—20 секунд. В течение около 2—3 часов железа, весящая 5—8 г, может выделить 150—200 см³ слюны и больше. Эта черта, выражающаяся в отсутствии истощения, точно так же чрезвычайно резко, если не гораздо резче, выражена и для секретина, характеризуя поразительную неустойчивость поджелудочного сокоотделения при секретинном возбуждении.

Вывод о неустойчивости поджелудочной железы при возбуждении ее секретии секретинном вытекает из целого ряда работ многих авторов [(Starling (19), Zunz (20), Morel и Terroine (21))]. Особенно демонстративны опыты S. Lalou (22), наблюдавшего непрерывный и очень продолжительный ток секретии поджелудочной железы под влиянием многократных введений секретина в кровь. Опыты эти противоречат представлениям Попельского (23), доказывавшего истощение поджелудочной секретии при последовательных инъекциях секретина в кровь. Когда в 1928 г. вновь появилось утверждение истощаемости поджелудочной секретии [Войнар (24)], мной было установлено, что последовательное многократное введение равных количеств секретина в кровь дает в пределах небольших колебаний одинаковый сокоотделительный эффект, не вызывая в течение 20 часов и больше никакого истощения секреторной функции поджелудочной железы (25).

В настоящей работе мы вновь подтвердили это наблюдение. Один из опытов этого рода, в котором беспрерывно, через каждые 10 минут (в течение 4 часов), вводился секретин, иллюстрируется табл. 3.

Таблица иллюстрирует поразительную неустойчивость секреторной реакции поджелудочной железы, возбуждаемой секретинном.

Следует подчеркнуть, что этот признак (отсутствие истощения) характеризует только лишь количественную сторону секретии. Что же касается качественной стороны секретии, то последняя, как правило, испытывает истощение, выражением которого является уменьшение концентрации органических веществ.

Полученные результаты на щенятах в возрасте от 1 дня до 1½—2 месяцев

Наблюдения, излагаемые ниже, сделаны в разное время не только мной, но и А. П. Крюковой в ее работе, посвященной анализу содержания амилазы и липазы в поджелудочном соке у щенят раннего возраста.

Таблица 3

№ п/п	Время	Количество введенного секретина в см ³	Количество выделившегося сока в см ³ за каждые 10 минут
1	14 час. 30 мин.	5	1,9
2	14 » 40 »	5	2,1
3	14 » 50 »	5	2,05
4	15 » 00 »	5	2,00
5	15 » 10 »	5	2,00
6	15 » 20 »	5	1,8
7	15 » 30 »	5	1,8
8	15 » 40 »	5	1,8
9	15 » 50 »	5	1,6
10	16 » 00 »	5	1,7
11	16 » 10 »	5	1,8
12	16 » 20 »	5	1,8
13	16 » 30 »	5	1,8
14	16 » 40 »	5	1,8
15	16 » 50 »	5	1,6
16	17 » 00 »	5	1,8
17	17 » 10 »	5	1,6
18	17 » 20 »	5	1,65
19	17 » 30 »	5	1,8
20	17 » 40 »	5	1,6
21	17 » 50 »	5	1,6
22	18 » 00 »	5	1,8
23	18 » 10 »	5	1,7
24	18 » 20 »	5	1,75

Острые опыты, наркоз в возрасте до 1 месяца эфирный и эфирно-морфинный у щенят в возрасте выше 1 месяца. Учет количества выделяемого секрета производился либо с помощью обычного регистратора (тонкая, почти капиллярная трубка), соединенного с канюлей, вставленной в проток железы, либо с помощью пипетки, куда втягивался сок через посредство специально оттянутого капилляра. Секретин вводился в яремную вену. Однократная инъекция секретина не превосходила 1—2 см³.

Ниже излагаемые особенности количественной стороны секреции у щенят в раннем возрасте не менялись от того, вводили ли мы секретин кислый или нейтральный. Они так же не менялись, испытывали ли мы количественные особенности секреции секретинном от взрослого животного или секретинном от щенят того же помета.

В ранее опубликованной работе мы уже отмечали, что секретин обнаруживает свое действие с первого дня жизни щенка и что до 2 недель и выше скорость секреции характеризуется чрезвычайной медленностью. Качественные свойства последовательных порций секрета однозначны (4).

Что же касается количественной стороны секреции, то отличие ее от секреции взрослых заключается не только в скорости.

Типичным для щенят раннего возраста является наличие резко выраженного истощения секреции, наступающего при последовательных инъекциях секретина, в отличие от отсутствия такового у взрослого животного.

Табл. 4 иллюстрирует один из типичных опытов на щенке 2 дней и табл. 5—на щенке 8 дней. Регистрация сокоотделения производилась с помощью регистратора.

Таблица 4

№ п/п	Время	Количество введенного секрета в см ³	Количество выделившегося сока в мм делений шкалы регистратора
1	11 час. 20 мин.	1	14
2	11 » 50 »	1	9
3	12 » 20 »	1	5
4	12 » 50 »	1	3
5	13 » 20 »	1	0
6	13 » 50 »	2	1
7	14 » 20 »	2	0
8	14 » 50 »	1	0

Таблица 5

№ п/п	Время	Количество введенного секрета в см ³	Количество выделившегося сока в см ³
1	11 час. 00 мин.	1	0,1
2	11 » 20 »	1	0,08
3	11 » 40 »	2	0,05
4	12 » 00 »	2	0,01
5	12 » 15 »	1	0,0
6	12 » 30 »	2	0,0
7	12 » 50 »	1	0,0

У щенят в возрасте до 12—15 дней поджелудочная железа, начиная с 4—6-го введения секрета, перестает сецернировать сок, обнаруживая истощение секреции.

Это истощение характеризует секрецию поджелудочной железы у щенят в возрасте до 1½—2 месяцев, но здесь оно находит свое проявление на уровне несколько более высоких цифр.

В возрасте от 15 дней и до 1½ месяцев на 8—10 введений секрета выделяется в среднем от 1 до 2 см³ сока. В возрасте же до 12—15 дней на те же 8—10 введений секрета выделяется в среднем 0,3—0,5 см³ сока и в очень редких случаях—около 1 см³.

Начиная с 2 месяцев заметно увеличивается скорость секреции. С этого же возраста тип секреции, характеризующийся истощением, сменяется тем типом секреции, который присущ взрослым животным и основным признаком которого является отсутствие истощения.

Секреция, характеризующаяся истощением, является типичной для желез, которые Schifferdecker (27) выделены из состава мерокриновых желез под названием апокриновых.

У нас нет никаких морфологических оснований считать поджелудочную железу в раннем возрасте апокриновой, так как нам неизвестно, сопровождается ли ее деятельность теми же морфологи-

ческими изменениями с отторжением части протоплазмы, которые являются характерными для апокриновых желез.

Базируясь на чисто физиологических признаках, очень важно отметить, что в функциональном отношении тип секреции, которым характеризуется поджелудочная железа на ранних стадиях постэмбрионального периода, близок к тому типу секреции, которым характеризуются апокриновые железы.

Анализируя деятельность слюнной железы в этом возрасте, мы имели возможность попутно наблюдать, что и она обнаруживает явление резко выраженного истощения. Каждое последующее раздражение барабанной струны обуславливало все меньшее отделение слюны, которое через 6—8 раздражений становилось равным нулю.

Обсуждение результатов

Мы знаем, что качественный состав пищеварительных соков (главным образом по содержанию ферментов) у новорожденного лимитирует его пищеварительные возможности. Данные А. П. Крючковой (10) на поджелудочной железе дают экспериментальное обоснование этому взгляду.

Истощение такой важной в пищеварительном отношении железы, как поджелудочная, указывает на то, что и в смысле количественной стороны секреции пищеварительные возможности новорожденного ограничены.

У взрослого животного интервалы между отдельными приемами пищи необходимы главным образом для реституции секреторных гранул, обуславливающих качественный состав пищеварительного сока. Жидкая часть секрета при наличии соответственного раздражителя может сецернироваться длительно и почти непрерывно.

Так как в раннем возрасте истощение касается и жидкой части секрета, то, очевидно, те интервалы, которые имеют место между отдельными приемами пищи, необходимы для того, чтобы обеспечить реституцию способности железистых клеток вообще сецернировать сок. Если бы нам удалось установить тот интервал времени, в пределах которого завершается экструзия секрета с последующим восстановлением способности железистых клеток к очередной секреции, мы могли бы экспериментально обосновать или же понять тот ритм деятельности пищеварительных желез новорожденного, который нам известен из педиатрической практики.

Сам факт истощения способности пищеварительных желез в раннем возрасте длительно сецернировать секрет, надо полагать, имеет важное значение, так как позволяет понять отрицательные стороны перекармливания, хорошо известные в практике детей грудного возраста. В условиях естественного вскармливания такая возможность избыточного введения молока в пищеварительный тракт новорожденного предупреждается, очевидно, тем, что молочная железа является типичной апокриновой железой с явно выраженными признаками истощения, неспособной к длительной секреции. При однократном прикладывании к груди новорожденный отсасывает молоко почти до конца, и необходим известный интервал времени, в течение которого происходит реституция способности к очередной секреции молока.

Выше мы говорили о том соответствии, которое существует между деятельностью молочной железы и деятельностью пищеварительного аппарата новорожденного, имея в виду качественные свойства молока и пищеварительных соков. Нельзя ли думать, что это соответствие касается точно так же и тех особенностей, кото-

рые характеризуют количественную сторону деятельности пищеварительных желез раннего возраста, и если так, то нельзя ли видеть в этом соответствии интереснейшее биологическое приспособление, выработавшееся в процессе филогенеза?

Если секретин в течение индивидуальной жизни животного продолжает оставаться неизменным по своей химической характеристике, то тогда чем следует объяснить столь резкую разницу в характере ответной реакции поджелудочной железы взрослого животного сравнительно с таковой у щенят раннего возраста?

Согласно представлениям школы Введенского-Ухтомского, при неизменных свойствах раздражителя особенности в содержании ответной реакции зависят от особенностей текущего функционального состояния органа. Различное функциональное состояние поджелудочной железы у взрослых и у щенят мы имели возможность оценить на основании анализа качественного состава сока. В предыдущих же работах мы отмечали, что изменение состояния органов в онтогенезе возможно только в связи с теми влияниями, которые исходят от механизмов, регулирующих их деятельность. Анализ последовательности возникновения механизмов, регулирующих деятельность поджелудочной железы, дал нам возможность установить, что вагус обнаруживает свое действие на железу много позднее секретина (4). Начало функционирования вагуса обуславливает резкую функциональную перестройку поджелудочной железы, что находит свое выражение в изменении ее состояния и тем самым в изменении характера ее реакции на неизменное по своим свойствам секретинное раздражение. Окончательное закрепление типичных для взрослого животного вагусных влияний мы наблюдаем у щенят в возрасте 2—3 месяцев. Функциональная перестройка поджелудочной железы по поводу начала функционирования вагуса выявляет себя прежде всего изменением качественного состава сецернируемого сока (10, 4). Вагус по аналогии с симпатиком на слюнной железе является прежде всего механизмом подготовки реакции или, согласно принятой терминологии, адаптационно-трофическим механизмом. Нельзя ли думать, что своим превращением из одного типа секреции, основным признаком которой является истощение, в другой, мерокриновый тип секреции, признаком которой является отсутствие истощения, поджелудочная железа обязана все тем же влияниям с вагуса?

Выводы

1. У взрослого животного раздражение поджелудочной железы последовательно увеличивающимися дозами секретина обуславливает отделение последовательно увеличивающихся количеств поджелудочного сока от порога до максимума. В обычных физиологических условиях поджелудочная железа не отвечает парадоксальными эффектами на последовательно увеличивающиеся дозы секретина.

2. Основным признаком секреторной функции поджелудочной железы взрослого животного является отсутствие истощения, выражающееся в способности длительно, непрерывно сецернировать сок до 20 часов и больше в ответ на секретинное раздражение.

3. Основным признаком секреторной функции поджелудочной железы у щенят в раннем возрасте является заметно выраженное истощение, наступающее в ответ на последовательное секретинное раздражение. У щенят в возрасте до 15 дней прекращение сокоотделения наступает через 5—6 инъекций секретина по 1 см³. У щенят в возрасте от 15 дней до 1½—2 месяцев прекращение сокоотделения наступает через 8—10 инъекций секретина по 1—2 см³.

4. Постепенное превращение типа секреции, который имеет место у щенят в раннем возрасте, в тип секреции, характеризующий взрослое животное, совпадает во времени с моментом окончательного закрепления вагусных влияний на поджелудочную железу.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аршавский И. А., Усп. совр. биол., VIII, 303, 1938.—2. Аршавский И. А., Физиол. журн. СССР, XXV, 199, 1938.—3. Еникеева С. И., Физиол. журн. СССР, XXV, 102, 1938.—4. Аршавский И. А., Арх. биол. наук, II, 125, 1938.—5. Wertheimer et Lepage, Journ. physiol. et path. génér., 4, 1070, 1902.—6. Matsuo, Journ. of Physiol., 45, 447, 1912—1913.—7. Bayliss a. Starling, Journ. of Physiol., 28, 330, 1902.—8. Коштоянц Х. С., Pflüg. Arch., 227, 359, 1931.—9. Аршавский И. А., Сб. ВИЭМ, 93, 1939.—10. Крючкова А. П., Физиол. журн. СССР, XXVII, 1939.—11. Heidenhain, Pflüg. Arch., 17, 1, 1878.—12. Введенский Н. Е., Врач, XIV, № 3, 89, 1893.—13. Аршавский И. А., Сб. ВИЭМ, 127, 1939.—14. Ухтомский А. А., 15 лет советской физиологии, Медгиз, 1933.—15. Липец, Арх. биол. наук, XXXIV, 605, 1934.—16. Verworn M., Erregung und Lähmung, Jena, 1914.—17. Ухтомский А. А., Тезисы, сообщ. XV Междунар. физиол. конгресса, 494, 1935.—18. Фольборт Ю. В., Природа, 10, 43, 1934.—19. Starling E. H., Recent advances in the physiology of digestion, London, 1906.—20. Zunz, Archives intern. physiol., 8, 181, 1909.—21. Morel L. et Terroine E., C. r. Soc. de Biol., 67, 36, 1909.—22. Lalou S. Recherches sur la sécrétine etc., Paris, 1912.—23. Popielski, Pflüg. Arch., 121, 239, 1907.—24. Войнар, Журн. экспер. мед. и биол., X, 414, 1928.—25. Аршавский И. А., Pflüg. Arch., 224, 128, 1930.—26. Цит. по Schäfer «Das Epithel u. Drüsengewebe», Handb. d. mikrosk. Anatomie d. Menschen, II, 1927.—27. Цит. по Schäfer, см. 26.

THE SECRETIN MECHANISM OF CONTROL OF THE ACTIVITY OF THE PANCREAS IN ONTOGENESIS

I. A. Arshavsky

Laboratory for Experimental Physiology of Ontogenesis (Head—Prof. I. A. Arshavsky), VIEM, Moscow

The author undertook to carry out a study of the functional features of the secretin mechanism controlling the activity of the pancreas in adult animals as compared to puppies at early stages of post-embryonic development.

Under the conditions of acute experiment only the quantitative aspect of the secretion induced by secretin was investigated.

From the experimental results the following conclusions are drawn:

1. In adult animals the amounts of pancreatic juice secreted in response to stimulation with gradually increased doses of secretin exhibit a gradual rise from threshold to maximum. Under normal physiological conditions the gland does not respond with paradoxical effects to gradually increased secretin doses.

2. The principal feature of secretory function of the pancreas in adult animals is lack of exhaustion, evidenced by the capacity of the gland for continuous secretion of juice, lasting up to 20 hours, in response to secretin stimulation.

3. The principal feature of secretory function of the pancreas in very young puppies is the marked onset of exhaustion upon lasting stimulation with secretin. In puppies under 15 days age the pancreatic secretion comes to a stillstand after 4—6 injections of 1 c.c. secretin each.

4. The gradual change from the type of secretion observed in young puppies to the one characteristic of the adult dog coincides in time with the period of definitive establishment of vagal control over the pancreas.

МЕХАНОГРАФИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ АВТОМАТИИ ЖЕЛУДКА

Я. И. Дайховский

Из электрофизиологической лаборатории больницы им. С. П. Боткина (консульт. — проф. М. А. Киселев) и из 1-го терапевтического отделения больницы (зав. — засл. деят. науки проф. Р. А. Лурия)

Поступила в редакцию 20.IX.1938 г.]

Если вопрос о существовании автоматизма желудка и независимости его от центральной нервной системы является решенным еще с 1886 г., когда Hoffmeister и Schütz описали координированную перистальтическую работу извлеченного из организма и помещенного во влажную камеру желудка собаки, то вопрос о механизме и закономерностях автоматии желудка до настоящего времени мало изучен. Ряд авторов, которые после Hoffmeister и Schütz занимались изучением перистальтики различных отделов изолированного желудка (Moritz, Ducceschi, Sick и Tedesco, Cannon, Roux и Balthazard), пользуясь различными методами, пришли к одному и тому же результату, а именно, что фундальная и пилорическая части желудка по характеру двигательной деятельности совершенно различны: первая обладает слабыми и неправильными, последняя — сильными и ритмическими сокращениями, и обе они могут быть совершенно разграничены одна от другой (Kelliny, Шемякин и др.). Alvarez, много занимавшийся изучением двигательной деятельности желудка, мог установить, что тело желудка и пилорический отдел его могут сокращаться изолированно, с различным для каждого отдела ритмом, причем Alvarez отмечает, что эта диссоциация в желудке осуществляется в большей степени, чем это наблюдается в сердце между предсердиями и желудочками при сердечном блоке. Он установил большую ритмичность в области малой кривизны желудка, ближе к кардии, а также, что привратниковое кольцо более возбудимо, чем *antrum pylori*.

В соответствии с приведенными данными о двигательной деятельности желудка мы занялись изучением одновременного сокращения различных отделов изолированного желудка. Опыты в количестве 66 проведены были на изолированном желудке кроликов.

Методика экспериментов была следующей. После легкого хлороформного наркоза разрезом по средней линии у кролика вскрывалась брюшная полость; пищевод перевязывался в нижней своей трети почти у самой кардиальной части желудка, перевязывалась также и двенадцатиперстная кишка в начальной своей части; затем путем перерезки выше мест перевязки желудок изолировался и тотчас же помещался в раствор Тироде (+38°). Для того чтобы иметь возможность одновременно регистрировать сокращения различных отделов желудка, серозный и мышечный слои соответствующих отделов желудка по большой кривизне прошивались ниткой, причем один конец этой нитки закреплялся у места прошивки, а другой, свободный конец каждой из прикрепленных к отделам желудка ниток предназначался для соединения с пишущим рычагом; желудок помещался в стеклянный сосуд, наполненный жидкостью Тироде (в жидкости поддерживалась температура в 38° в течение всего опыта) и прикреплялся при помощи нитки к горизонтальной части изогнутой под прямым углом стеклянной трубочки с крючком, которая помещалась в этом же стеклянном сосуде, как это изображено на рис. 1, и через которую в сосуд поступал кислород.

Свободный конец каждой из ниток присоединялся затем к пишущим рычагам, которые записывали одновременно сокращения нескольких отделов желудка на ки-мографе.

В первых опытах этой серии мы изучали одновременные сокращения фундальной части желудка и пилорического отдела его.

На рис. 2. изображены кривые, полученные при сокращении обоих этих отделов желудка.

Сокращения изолированного желудка начинались тотчас же после соединения отдельных отделов его с пишущими рычагами. Сопоставление обеих кривых, представленных на рис. 2, показывает, что как фундальная часть желудка, так и пилорический отдел имеют свой ритм и что ритмы того и другого отдела желудка в значительной мере отличаются друг от друга. По характеру своему каждая волна сокращения фундальной части состоит из пологого подъема, несколько закругленной верхушки и более крутого спуска; между отдельными сокращениями фундальной части желудка отмечается пауза.

Волна сокращения пилорического отдела состоит из крутого и высокого подъема, заостренной верхушки и крутого спуска; пауза между отдельными сокращениями пилорического отдела короче, чем фундальной части. На кривой пилорического отдела отмечаются сокращения двоякого рода: одни более крупные и сохраняющие определенный ритм, которые мы называем основными, и другие более мелкие, добавочные сокращения, которые присоединяются к основным сокращениям. Число этих добавочных сокращений неодинаково. На кривой фундальной части отмечается ряд слабо выраженных сокращений и отдельные, более крупные, сокращения, соответствующие основным сокращениям пилорического отдела, но идущие впереди последних на 2,5 секунды. Число основных сокращений в 1 минуту в фундальной части равно 3—4, в пилорической части—4—5; скорость каждого основного сокращения в фундальной части равна 10—12 секундам, в пилорической части—4—5 секундам.

Таким образом, мы могли установить различие в ритме и характере сокращений фундальной и пилорической частей желудка и независимость их друг от друга. Вместе с тем считаем необходимым отметить, что общими для всех отделов желудка сокращениями следует признать основные сокращения, которые являются выражением сократительной волны, проходящей через весь желудок.

В этом же опыте мы могли отметить, что примерно спустя 1 час с момента изоляции желудка кривые сокращений желудка начинают терять свой первоначальный характер, причем изменения кривых производят впечатление, что сократительная способность желудка начинает истощаться. Кривая фундальной части желудка постепенно превращается в прямую, которая лишь изредка прерывается небольшими сокращениями, на пилорической же кривой отмечается ряд небольших зубцов сокращений, и различие между основными и добавочными сокращениями совершенно исчезает.

В этом же опыте записаны также одновременно сокращения пилорического отдела и двенадцатиперстной кишки. Представленные на рис. 3 кривые показывают, что ритм сокращений пилорического

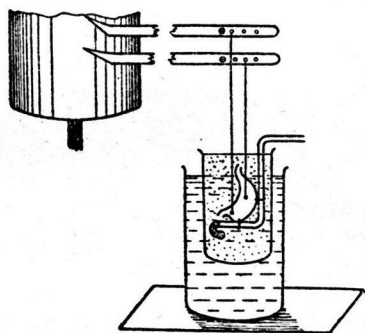


Рис. 1. Прибор для одновременной регистрации сокращений различных отделов изолированного желудка

отдела желудка и ритм сокращений двенадцатиперстной кишки различны.

Сокращения двенадцатиперстной кишки дают гораздо больший размах и по характеру своему, и по ритму больше напоминают сокращения тонкой кишки. Сопоставление кривых, представленных на

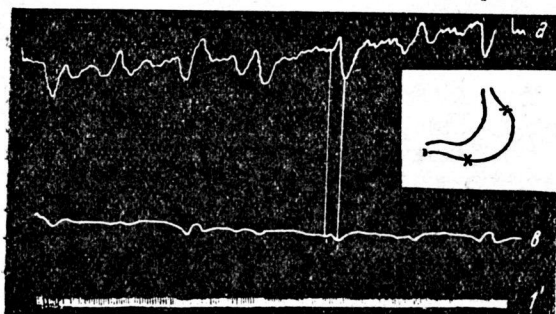


Рис. 2. Механограмма пилорической и фундальной частей изолированного желудка кролика: *a* — кривая сокращений пилорического отдела; *b* — кривая сокращений фундальной части

рис. 3, показывает, что ряд мелких добавочных сокращений на кривой двенадцатиперстной кишки является отображением соответствующих сокращений на кривой пилорического отдела и, наоборот, отдельные сокращения на кривой двенадцатиперстной кишки находят свое отображение на кривой пилорического отдела. Так, на кривых рис. 3 зубцы сокращений b_1, b_2, b_4 пилорической кривой находят свое отображение и соответствуют зубцам a_1, a_3, a_4 на кривой двенадцатиперстной кишки; зубцы a_2, a_5 на кривой двенадцатиперстной кишки соответствуют зубцам b_3, b_5 на кривой пилорического отдела. Эти данные показывают, что существуют взаимная связь и зависимость между сокращениями пилорического отдела и сокращениями двенадцатиперстной кишки. Этот факт имеет физиологическое и большое клиническое значение, ибо может быть использован для объяснения механизма антиперистальтики, а также механизма болей при язве двенадцатиперстной кишки.

Взаимоотношения между сокращениями тела желудка и пилорического отдела его показывает одновременная регистрация движений этих двух отделов, представленная на рис. 4.

С помощью вышеописанной методики тело и пилорический отдел изолированного желудка кролика вдоль большой кривизны в точках, отмеченных на приложенной к механограмме схеме желудка, были соединены с пишущими рычагами и были записаны кривые сокращений этих двух отделов. Сокращения начались тотчас же после соединения изолированного желудка с пишущими рычагами.

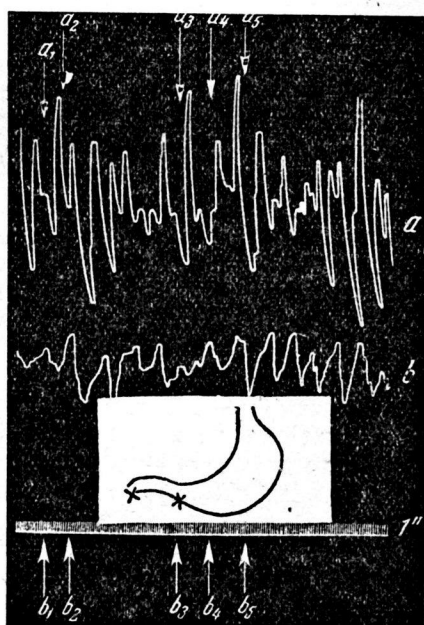


Рис. 3. Механограмма пилорического отдела желудка и двенадцатиперстной кишки кролика: *a* — кривая сокращений двенадцатиперстной кишки; *b* — кривая сокращений пилорического отдела желудка

Полученные кривые показывают, что ритм тела желудка и пилорической части его один и тот же, но характер сокращений их разный. Сокращения тела желудка напоминают сокращения фундальной части его и находят свое отображение на кривой пилорического отдела, с той лишь разницей, что в теле желудка эти сокращения меньших размеров и возникают несколько раньше, чем в пилорической части. На отдельных вершинах зубцов кривой пилорического отдела имеется плато, характеризующее состояние тонического сокращения привратника.

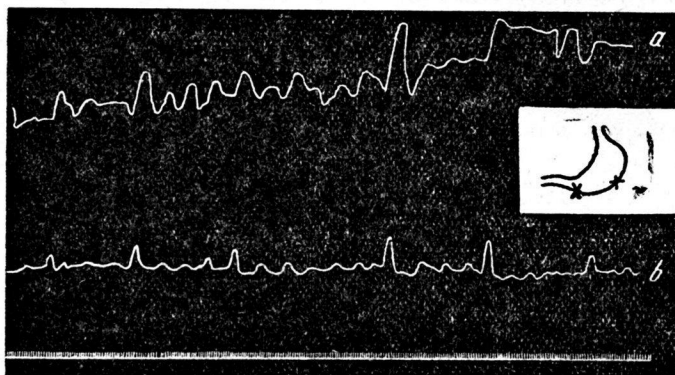


Рис. 4. Механограмма тела и пилорического отдела желудка кролика: *a*—кривая сокращений пилорического отдела; *b*—кривая сокращений тела желудка

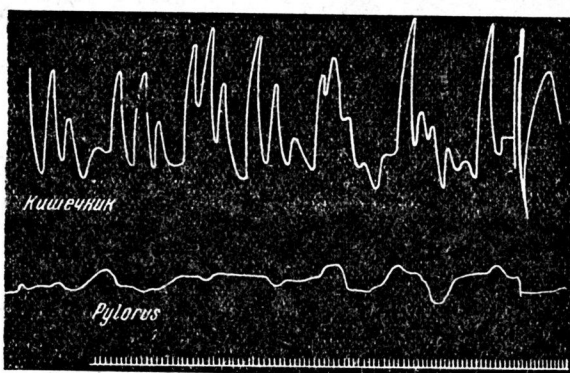


Рис. 5. Механограмма привратника и двенадцатиперстной кишки кролика

Кривые рис. 5 получены в этом же опыте при одновременной регистрации сокращений привратника и двенадцатиперстной кишки при медленном пуске барабана. Эти кривые показывают различный характер сокращений указанных двух отделов и независимость их ритма друг от друга; вместе с тем, так же как на кривых рис. 3, и на этих кривых можно отметить, что отдельные сокращения привратника находят свое отображение на кривой двенадцатиперстной кишки и, обратно, отдельные сокращения двенадцатиперстной кишки совпадают с такими же сокращениями пилорического отдела.

Таким образом, можно с несомненностью отметить, что существуют взаимная связь и зависимость между сокращениями этих двух смежно расположенных отделов.

В ряде следующих опытов этой серии мы изучали одновременные сокращения четырех отделов желудка: fundus, corpus, antrum pylori и pylorus. Сопоставляя одновременно получаемые кривые четырех отделов желудка, можно убедиться в том, что каждый из перечисленных отделов желудка имеет свой ритм и характер сокращений, но вместе с тем эти сокращения связаны между собой. Наиболее крупные и частые сокращения отмечаются на кривой антральной части желудка, в остальных же отделах наблюдаются сокращения меньших размеров; продолжительность каждого сокращения во всех отделах желудка одна и та же, но время наступления соответствующего сокращения неодинаково. Получается впечатление, что волна сокращения последовательно возникает в фундальном отделе, теле желудка, антральной и привратниковой частях. Кривая

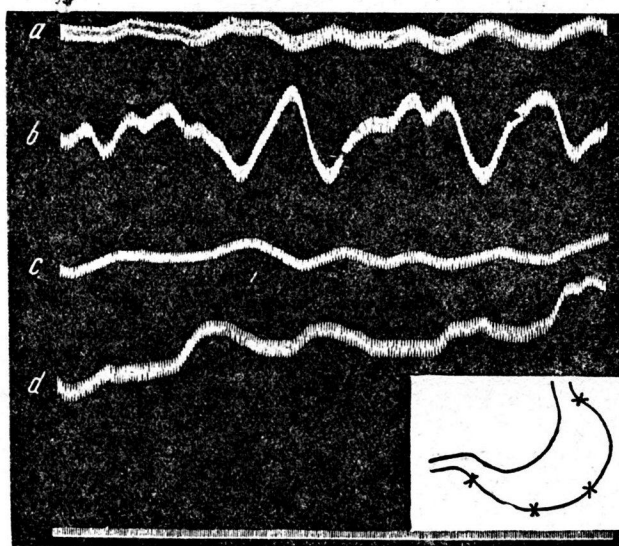


Рис. 6. Механограмма четырех отделов желудка кролика: *a*—кривая сокращений pylorus; *b*—antrum pylori; *c*—corpus; *d*—fundus

пилорического отдела представляет собой зеркальное отображение кривых сокращений других отделов желудка.

Эти данные находят свое подтверждение в наблюдениях Оппенховского, который отмечает, что кардиальная часть и привратник обнаруживают особые изменения характера запираания и открывания, причем в большинстве случаев эти изменения в обоих отделах бывают противоположного характера.

Не удовлетворяясь записью на кимографе сокращений четырех различных отделов желудка вследствие того, что чрезвычайно трудно установить на закопченной бумаге барабана все пищевые рычаги в одной плоскости, наиболее ответственные опыты этой серии мы провели при помощи механофоторегистрации. Методика в основном была та же самая, но пищевые рычаги устанавливались перед щелью фоторегистрационной камеры Эдельмана, установленной вертикально. На камеру направлялся расходящийся пучок света, а тень от пищевых рычагов и от отметчика времени регистрировалась на темном фоне. Преимущество этого метода исследования заключается, во-первых, в том, что здесь совершенно устраняется

трение пера о закопченную поверхность барабана, и во-вторых, в том (и это является самым важным), что щель фоторегистрационной камеры является здесь ординатой, по которой движутся пирующие рычаги, вследствие чего сравнение синхронных точек на кривой не представляет никаких трудностей. На рис. 6 представлены кривые одновременных сокращений четырех отделов желудка: *fundus*, *corpus*, *antrum pylori* и *pylorus*.

На этой механофотограмме находят свое отображение различных характер и ритм автоматических сокращений перечисленных отделов желудка; на ней же видны и вышеописанная связь, и зависимость отдельных отделов желудка между собой.

Выводы

1. Двигательная деятельность желудка изучалась экспериментально при помощи механографии.

2. Изолированные части желудка дают ритмические сокращения, свидетельствующие об автоматизме его.

3. Одновременная регистрация сокращений двух различных отделов изолированного желудка (фундальная часть и привратник, тело желудка и привратник) показала, что каждый отдел желудка имеет свои ритм и закономерность сокращений. В пилорическом отделе отмечаются основные и добавочные сокращения. Сокращения фундальной части и тела желудка соответствуют основным сокращениям пилорического отдела, но идут впереди последних примерно на 2,5 секунды.

4. Одновременная регистрация сокращений привратника и двенадцатиперстной кишки показала различный характер и ритм сокращений этих двух отделов; вместе с тем между этими отделами существует определенная связь, которая выражается в том, что отдельные сокращения привратника находят свое отображение на кривой двенадцатиперстной кишки, и наоборот.

5. Добавочные сокращения привратника соответствуют сокращениям двенадцатиперстной кишки, где они значительно более выражены.

6. Одновременная регистрация сокращений четырех отделов желудка—*fundus*, *corpus*, *antrum pylori* и *pylorus*—показала последовательность возникновения волны сокращения в этих отделах и взаимоотношения противоположного характера, существующие между фундальной частью желудка и привратником.

ЛИТЕРАТУРА

1. Alvarez W. C., Am. Journ. Med. Sci., 1919; Am. Journ. Roentgenol., 1923.—2. Cannon W. B., Am. Journ. Physiol., I, 359, 1898.—3. Ducceschi V., Arch., ges. Physiol., III, 1905—1906.—4. Hoffmeister u. Schütz, Arch. exp. Pathol. u. Pharmak., 20, 1885—1886.—5. Moritz, Zschr. f. Biol., 313, 1895; 365, 1901.—6. Sick u. Tedesco, Deutsch. Arch. klin. Med., 92, 1908.

MECHANOGRAPHISCHE STUDIEN ÜBER DIE AUTOMATIE DES MAGENS

J. I. Dajchowsky

Aus dem elektrophysiologischen Laboratorium (Wissensch. Konsultation: Prof. M. A. Kisselev) des S. P. Botkin-Krankenhauses und der 1. Medizinischen Abteilung des Krankenhauses (Vorst.: Prof. emer. R. A. Luria), Moskau

Auf Grund von 66 Versuchen, in denen die Kontraktionen der verschiedenen Abschnitte des isolierten Kaninchenmagens simultan-mechanographisch aufgezeichnet wurden, gelangt Verf. zu folgenden Schlüssen:

1. Isolierte Magenteile führen rhythmische Kontraktionen aus, die von der Automate des Magens zeugen.

2. Die gleichzeitige Registrierung der Kontraktion von zwei verschiedenen Teilen des isolierten Magens (Fundus-Teil und Pylorus, Corpus und Cardia) lässt erkennen, dass die Kontraktionen eines jeden Magenschnitts einen besonderen Rhythmus aufweisen und ihrer eigenen Geseztbmassigkeit folgen. Im Pylorus-Teil finden Haupt- und Nebekontraktionen statt. Die Kontraktionen des Corpus und des Fundus stimmen im Wesentlichen mit denen des Pylorus überein, eilen jedoch diesen um etwa 2,5 voran.

3. Die gleichzeitige Registrierung der Kontraktion des Pylorus und des Duodenums zeigte den verschiedenen Charakter und Rhythmus der Bewegungen dieser zwei Abschnitte. Es besteht in dessen ein bestimmter Zusammenhang zwischen beiden, der sich darin äussert, dass die einzelnen Kontraktionen des Pylorus von der Kurve der Duodenalkontraktionen abgespiegelt werden, und umgekehrt.

4. Die Nebekontraktionen des Pylorus entsprechen den Kontraktionen des Duodenums, in dem sie viel deutlicher ausgeprägt sind.

5. Die gleichzeitige Registrierung der Kontraktionen von vier Abschnitten des Magens — Fundus, Corpus, Antrum pylori und Pylorus — lässt das aufeinanderfolgende Auftreten der Kontraktionswelle in diesen Abschnitten erkennen, sowie die reziproken Beziehungen, die zwischen dem Fundus-Teil des Magens und dem Pylorus bestehen.

ЭЛЕКТРОГРАФИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ АВТОМАТИИ ДВЕНАДЦАТИПЕРСТНОЙ КИШКИ

Я. И. Дайховский

Из электрофизиологической лаборатории (зав. — проф. М. А. Киселев) Московского государственного университета и из 1-й терапевтической клиники ЦИУ (зав. — проф. Р. А. Лурия)

Поступила в редакцию 20.IX.1938 г.

Вопрос о взаимоотношениях в работе между желудком и двенадцатиперстной кишкой до настоящего времени не может считаться разрешенным.

В ряде работ, произведенных в последние годы, пересматривается роль химического и механического раздражения (исходящего из двенадцатиперстной кишки) в регуляции деятельности привратника. В то время как О. Kestner (1924) в результате наблюдений над фистульной собакой и Klee (1919) на желудке кошки пришли к заключению, что ритмические и периодические повышения и понижения тонуса сфинктера привратника зависят как от перистальтических волн желудка, так и от особых дуоденальных и других тормозящих рефлексов, другие авторы доказывают зависимость регуляции привратника только от перистальтики желудка. Wheelon и Thomas установили на собаках путем введения баллонов в желудок, что ритм открывания привратника совпадает с ритмом сокращений препилорического отдела. Они подчеркивают, что весь пилорический отрезок желудка, включая сфинктер, должен рассматриваться функционально как единый, и отбрасывают учение об особом рефлексе, который регулирует деятельность привратника. Varsovy и Hortobágyi также отрицают наличие этого рефлекса. Таким образом, существование рефлекса, который со времени исследований Hirsch, v. Mering, Moritz, Павлова, Cohnheim и др. казался твердо установленным, в последнее время подвергается сомнению.

Изучение движений желудка и двенадцатиперстной кишки показывает, что ритмические сокращения *bulbus duodeni* являются последовательным актом, увязанным с ритмом желудка (G. Schwarz). Систематически желудочный процесс начинается с изменения тонуса всего полого мускула, своего рода «систола» (Cole), затем следуют перистальтические волны, которые идут по направлению к привратнику и продолжают за пределами органа, распространяясь на двенадцатиперстную кишку. Вместе с тем еще в 1887 г. Frantzen, изучая рвотные движения на кураризованных кошках и пользуясь при этом апоморфином, лобелином и серонокислой медью, мог отметить, что влияние их сказывается прежде всего на кишечнике, который приходил в большое беспокойство. Затем присоединялись обычно сильные сокращения привратника, нижней трети тела желудка, а постепенно и средней его трети. От времени до времени автор наблюдал антиперистальтические движения двенадцатиперстной кишки. Таким образом, подобно тому, как распространяющаяся волна возбуждения от желудка переходит на двенадцатиперстную кишку, так и возбуждение с кишечника распространяется на желудок. Takesi Nukuhara, кинематографически изучая моторику тонких кишок, отметил, что сокращения кишечника берут свое начало в области, примыкающей очень тесно к привратнику желудка, но что они совершенно независимы от перистальтики желудка. Thomas, Earl и Crider, регистрируя при помощи баллонов одновременно сокращения желудка, привратника и двенадцатиперстной кишки и исследуя зависимость сокращений двенадцатиперстной кишки от сокращений желудка, могли установить, что при появлении перистальтической волны в антральной части одновременно в начальной части двенадцатиперстной кишки появляются некоторые перистальтические волны с понижающейся амплитудой. До тех пор, пока в пустом желудке возникало небольшое число сокращений, движения двенадцатиперстной кишки бывали равномерны, но они тормозились при появлении перистальтических сокращений желудка. Alvarez и Mahoney отметили значительные повышения тонуса в начальной части двенадцатиперстной кишки, которые возникают к тому времени, когда желудочные волны достигают привратника; иногда эти тонические волны двенадцатиперстной кишки появляются на несколько секунд раньше, чем желудочная волна достигает сфинктера. Изменения ритмического тонуса наблюдаются часто в кишечнике и тогда, когда желудок находится в покое. Перистальтические

сокращения в кишечнике обычно начинаются от тонических волн двенадцатиперстной кишки] и, таким образом, представляются берущими начало от желудочных волн.

Приведенные литературные данные побудили нас изучить электрографически взаимоотношения между движениями желудка и двенадцатиперстной кишки путем одновременной регистрации токов действия желудка и двенадцатиперстной кишки и этим путем выяснить закономерности, существующие в работе этих двух отделов желудочно-кишечного тракта.

Эксперименты были поставлены на кошках. Мы регистрировали токи действия двенадцатиперстной кишки и желудка у кураризованной кошки, при помощи двух гальванометров с двумя парами неполяризуемых электродов, располагая электроды таким образом, что одна пара помещалась в области двенадцатиперстной кишки, а другая— в различных отделах желудка. Полученные таким образом кривые

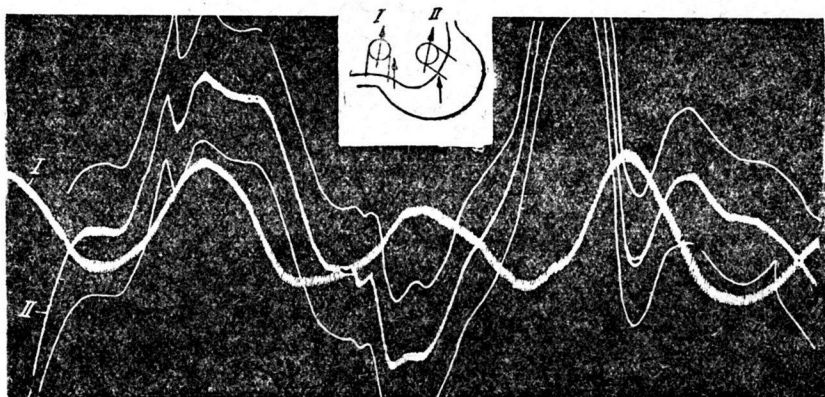


Рис. 11. Электрогастрограмма кошки при расположении одной пары электродов в области желудка, а другой—в области двенадцатиперстной кишки. I—двенадцатиперстная кишка; II—тело желудка

одновременной записи токов действия желудка и двенадцатиперстной кишки позволили обнаружить некоторые закономерности, существующие в работе этих двух отделов. Если сопоставление кривых прохождения волны возбуждения в теле желудка и двенадцатиперстной кишке показывает, что никакой связи и зависимости между ними не существует, то сопоставление кривых привратника и двенадцатиперстной кишки показывает, что между этими двумя отделами определенная связь существует. При помощи электрографии мы могли установить различный характер сокращений желудка и двенадцатиперстной кишки и независимость их друг от друга, но вместе с тем мы могли отметить, что отдельные сокращения привратника находят свое отражение на кривой двенадцатиперстной кишки и, наоборот, отдельные сокращения двенадцатиперстной кишки совпадают с такими же сокращениями пилорического отдела. На рис. 1 представлена одна из серий электрогастрограмм кошки, записанная при расположении одной пары электродов в теле желудка вблизи малой кривизны, а другой пары—в области двенадцатиперстной кишки. Более бледная кривая регистрирует токи действия в области тела желудка, более яркая кривая—токи действия двенадцатиперстной кишки. Сопоставление этих обеих кривых показывает, что они имеют совершенно разный характер. Кривая записи токов действия двенадцатиперстной кишки обнаруживает свое-

образный ритм, напоминающий ритм сокращений тонкой кишки, в то время как кривая токов действия тела желудка обнаруживает характерные для сокращений желудка периодичность и ритм. Установить какую-нибудь связь и последовательность в распространении волны возбуждения в этих отделах, а также какую-нибудь общность в смысле скорости и ритма волны возбуждения при анализе этих кривых не удается. Это обстоятельство заставляет предположить, что для желудка и для двенадцатиперстной кишки имеются два различных центра возбуждения, независимых друг от друга. И если мы на основании своих экспериментальных данных должны при-

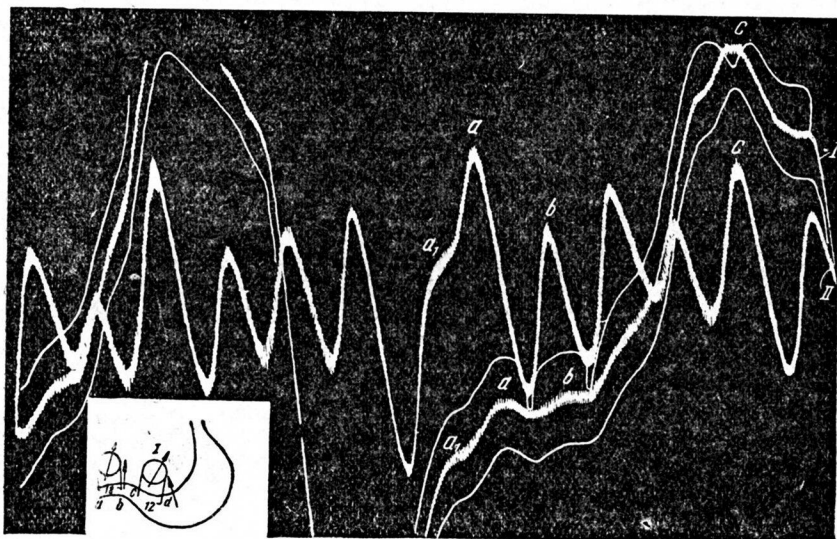


Рис. 2. Электрогастрограмма кошки при расположении одной пары электродов в пилорической части желудка, а другой—в области двенадцатиперстной кишки. I—pylorus; II—duodenum

знать, что центр возбуждения для желудка расположен в области малой кривизны по середине между кардиальной и пилорической частями, то приходится согласиться с мнением Takesi Hukuhara, который считает, что сокращения кишечника берут свое начало в области, примыкающей очень тесно к привратнику желудка, но что они совершенно независимы от перистальтики желудка.

Несколько иные данные получаются при сопоставлении кривых токов действия пилорического отдела желудка и двенадцатиперстной кишки. На рис. 2 представлена электрогастрограмма кошки, записанная при расположении одной пары электродов в пилорической части желудка, а другой пары—в области двенадцатиперстной кишки. Более бледная кривая регистрирует токи действия пилорического отдела желудка, более яркая кривая—токи действия двенадцатиперстной кишки. Сопоставление обеих кривых показывает, что пилорический отдел и двенадцатиперстная кишка также имеют различный ритм и характер сокращений; кривая токов действия двенадцатиперстной кишки по ритму своему напоминает кривую сокращений тонкой кишки с характерной периодичностью и колебаниями и отличается от кривой пилорического отдела характерными для нее более редкими, но более сильными волнами возбуждения. Пилорический отдел желудка и двенадцатиперстной кишки отлича-

ются друг от друга также и по скорости распространения волны возбуждения в них. Так, расстояние между точками приложения электродов в области двенадцатиперстной кишки a и b , равное 18 мм, волна возбуждения пробегает в данном случае в 8 секунд, т. е. со скоростью 4,5 мм в 1 секунду, расстояние же между точками приложения электродов в пилорическом отделе c и d , равное 12 мм, волна возбуждения пробегает в 10 секунд, т. е. со скоростью 1,2 мм в 1 секунду. Но вместе с тем более внимательное исследование обеих кривых показывает, что какая-то внутренняя связь между привратником и двенадцатиперстной кишкой все же существует, несмотря на то что каждый из них имеет свой особый центр возбуждения: для пилорического отдела тот же центр, что и для желудка, для двенадцатиперстной кишки—самостоятельный центр, независимый от желудка. Эта связь выражается в том, что на обеих кривых можно отметить отдельные сокращения, которые от привратника распространяются на двенадцатиперстную кишку (a_1), и отдельные сокращения двенадцатиперстной кишки, которые распространяются на привратник (a , b , c).

Таким образом, между этими двумя соседними органами—между привратником и двенадцатиперстной кишкой, а следовательно, между желудком и тонким кишечником—осуществляются взаимная связь и корреляция в сокращениях. Эта связь и взаимная зависимость в работе между желудком и кишечником имеют большое значение, так как вскрывают ряд механизмов, связанных с функцией этих органов в физиологических и патологических условиях.

Выводы

1. Сокращения двенадцатиперстной кишки имеют свою особую периодичность, характер и ритм.
2. Сокращения двенадцатиперстной кишки и тела желудка не связаны между собой и не зависят друг от друга.
3. Электрогастрограмма показывает, что привратник и двенадцатиперстная кишка имеют различные центры возбуждения; однако единичные волны возбуждения от привратника распространяются на двенадцатиперстную кишку, точно так же как отдельные сокращения двенадцатиперстной кишки распространяются на привратник. Этим путем осуществляется взаимная связь между привратником и двенадцатиперстной кишкой в смысле распространения волны возбуждения от одного к другому в том и другом направлении.
4. Скорость распространения волны возбуждения в двенадцатиперстной кишке больше, чем в желудке.

ЛИТЕРАТУРА

1. Alvarez W. C., Am. Journ. Physiol., 35, 1914; 37, 145; J. Am. Med. Ass., 1915.—2. Alvarez a. Mahoney, Am. Journ. Physiol., 65, 1923.—3. Barsony a. Hortobágyi, Klin. Wsch., 826, 1924.—4. Frantzen, Dissert., ref. Jahresber. ges. Med., 1887.—5. Hirsch, Zbl. klin. Med., 13, 1892.—6. Kestner, Pflüg. Arch., 205, 1924.—7. Klee, Pflüg. Arch., 145, 1912; 154, 1913.—8. Moritz, Ztschr. Biolog., 313, 1885; 369, 1901.—9. Павлов, Лекции о пищеварительном аппарате, 1897—1927.—10. Сердюков, Дисс., СПб., 1899.—11. Takesi Hukuhara, Pflüg. Arch., 235, 11—2, 1935.—12. Thomas, Earl a. Crider, Am. Journ. Physiol., 105, 1933.—13. Thomas a. Wheelon, Am. Journ. Physiol., 59, 1922—1923.

ELEKTROGRAPHISCHE ERFORSCHUNG DER AUTOMATIE DES
ZWÖLFFINGERDARMS*F. A. Dajchowsky*

Aus d. Elektrophysiologischen Laboratorium (Leiter:
Prof. M. A. Kiselev) d. Mosk. Staatl. Univ. und der
1. Therapeutischen Klinik des Instituts für ärztliche
Fortbildung (Direktor: Prof. R. A. Luria)

Mittels gleichzeitiger elektrographischer Registrierung der Bewegungen des Magens und des Zwölffingerdarms gelingt es in der Arbeit dieser zwei Teile des Verdauungskanals gewisse Gesetzmässigkeiten aufzuklären.

Die Versuche wurden an kurarisierten Katzen mit zwei Galvanometern und zwei Paaren unpolarisierbarer Elektroden ausgeführt. Von den letzteren wurde ein Paar entsprechend dem Zwölffingerdarm, das andere nacheinander über verschiedene Teile des Magens aufgelegt. Dabei konnten folgende Resultate gesucht werden:

1. Die Kontraktionen des Zwölffingerdarms haben ihre eigene Periodizität, Charakter und Rhythmus.

2. Die Kontraktionen des Zwölffingerdarms und des Magenkörpers sind miteinander nicht verbunden und laufen unabhängig voneinander ab.

3. Das Elektrogastrogramm zeigt, dass der Pförtner und der Zwölffingerdarm verschiedene Erregungszentren haben. Dennoch verbreiten sich einzelne Erregungswellen vom Pförtner auf den Zwölffingerdarm, sowie auch einzelne Kontraktionen des Zwölffingerdarms auf den Pförtner übergehen. Auf diese Weise der gegenseitige Zusammenhang zwischen dem Pförtner und dem Zwölffingerdarm bewirkt, im Sinne der Verbreitung der Erregungswellen von dem einen auf den anderen, in beiden Richtungen.

4. Die Erregungswellen verbreiten sich im Zwölffingerdarm schneller, als im Magen.

ИЗМЕНЕНИЕ ХРОНАКСИИ МЫШЦ ПРИ НАРУШЕНИИ ЦЕЛОСТИ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА У БЕЛЫХ КРЫС

Г. В. Алтухов

Из лаборатории патофизиологии (зав. — проф.
Н. Ф. Попов) отдела органов чувств ВИАМ

Поступила в редакцию 29.X.1938 г.

Н. Ф. Попов и Палатник, изучая влияние коры головного мозга на возбудимость мышц у собак и обезьян, показали, что у обезьян изменения после удаления одного полушария выражены гораздо более резко, чем у собак.

Исходя из этого, представляло интерес выяснить, как будет отражаться одностороннее и полное удаление коры мозга на возбудимости мышц других животных, в частности, крыс, находящихся на более низкой ступени эволюции, чем собаки. Для исследования возбудимости мышц мы применили хронаксиметрический метод. Впервые этот метод изучения функций коры головного мозга применили Дравович и Шошар в лаборатории проф. Лапика. У собаки ими был выработан условный рефлекс на сгибание лапы. Сгибание производилось через 3—4 секунды после звонка. В течение этого периода определялась хронаксия. Оказалось, что в промежуток между условным и безусловным раздражителями моторная хронаксия увеличивалась. До образования же условного рефлекса звонок не оказывал никакого действия на величину моторной хронаксии. Результаты исследований Дравовича и Шошара показывают, что состояние возбуждения в коре головного мозга, соответствующее условному рефлексу, отражается и на периферической мышечной хронаксии. Таким образом, хронаксия позволяет улавливать очень тонкие изменения в деятельности центральной нервной системы и в тканях.

Методика

Измерение порога мышечной возбудимости. Измерение хронаксии вначале производилось на нормальных крысах, т. е. на крысах, не имевших повреждения коры полушарий, затем у этих же крыс удалялась кора правого полушария и точно так же производилось измерение хронаксии мышц; наконец, измерения производились и после удаления коры второго, левого, полушария.

Хронаксия измерялась при помощи хронаксиметра по Бургиньону.

Дифферентный электрод представлял собой эбонитовый стаканчик диаметром 5 мм и глубиной 10 мм, с цинковой пластинкой внутри, амальгамированной ртутью. Стаканчик предварительно наполнялся раствором $ZnSO_4$ в агар-агаре, поверх агар-агара накладывался ватный тампончик, смоченный физиологическим раствором.

Второй электрод, индифферентный, представлял цинковую пластинку площадью в 6 см², обтянутую марлей, смоченной физиологическим раствором.

При определении хронаксии индифферентный электрод располагался на спине крысы, в нижней грудной части позвоночника. Активный электрод прикладывался к симметричным точкам флексора бедер правой и левой сторон. Места наложения электродов всегда накануне тщательно выбирались. Крыса фиксировалась в специальном стакане так, что тело и го ола ее в течение всего опыта оставались в одном положении. Порядок измерения был следующий. Сначала определялась реобазис, после чего реобазис удваивалась. Набором конденсаторов различных емкостей отыскивался порог времени — хронаксия. В заключение еще раз проверялась реобазис. Использовались данные только тех измерений, в которых начальные и конечные величины реобазиса почти совпадали.

Чтобы выразить хронаксию, измеряемую нами в микрофарадах (мФ), в единицах времени, мы умножали полученные величины на коэффициент превращения хронаксической емкости в хронаксию, равный 4 (по Бургиньону).

Операция удаления коры у крыс производилась следующим образом. Животное подвергалось легкому эфирному наркозу, а затем по средней линии черепа скальпелем делался разрез кожи длиной в 2—3 см. После этого отделялась височная мышца и пепаном вместе с кожей оттягивалась кнаружи. При помощи маленьких анатомических ножниц вырезался костный лоскут, по возможности больших размеров, для того чтобы легче было ориентироваться в топографии коры мозга. Кровотечение останавливалось тампонадой; как только оно прекращалось, острой маленькой ложечкой снимался корковый слой. В качестве опознавательного пункта служило серое вещество оперируемого полушария. После удаления коры на место вырезанного костного лоскута помещалась ранее отделенная от последнего височная мышца, а затем накладывался кожный шов, который смазывался йодом и заливался коломидом. При соблюдении указанной техники и условий операции первая операция — удаление коры правого полушария — почти всегда проходила благополучно. Не всегда бывала удачна операция удаления второго, левого, полушария. Часть таких животных гибла, повидимому, в связи с тяжелой травмой (из 18 подопытных погибло 5). После проведения исследований мы произвели вскрытие головного мозга у всех крыс. Макроскопически оказалось, что из 18 подопытных крыс у 14 кора была удалена целиком в лобных, височных, теменных долях и только у 4 животных оставалась (в незначительном количестве) в задних отделах затылочной доли неповрежденной. Грубых нарушений подкорки не отмечалось.

В таблицах мы приводим результаты только наиболее четких опытов с нормальными и оперированными крысами.

Таблица 1. Величины хронаксии, полученные на нормальных крысах

Д а т а	Правая задняя конечность		Левая задняя конечность	
	реобазав V	хронаксия в с	реобазав V	хронаксия в с
Крыса № 2				
21. XI	6,0	1,1	7,0	1,04
23. XI	6,5	1,12	5,0	1,06
25. XI	7,0	0,94	8,5	1,0
26. XI	8,5	0,8	8,0	0,86
28. XI	9,0	0,76	8,0	0,72
3. XII	8,5	0,84	8,0	0,76
7. XII	9,0	0,8	8,5	0,77
Крыса № 7				
26. III	13,0	0,24	13,0	0,21
27. III	12,0	0,22	11,0	0,22
5. IV	9,0	0,2	8,5	0,19
9. IV	10,0	0,21	8,0	0,19
16. IV	10,5	0,21	9,5	0,2
19. IV	11,0	0,22	9,5	0,19
Крыса № 8				
9. II	10,5	0,22	11,5	0,25
16. II	16,0	0,21	15,0	0,26
22. II	15,5	0,27	14,0	0,32
26. II	15,0	0,2	13,0	0,25
27. III	11,0	0,2	9,0	0,22
4. IV	12,0	0,21	8,0	0,18
16. IV	10,0	0,2	8,5	0,19

Табл. 1 показывает, что хронаксия флексоров бедер правой и левой сторон от опыта к опыту колеблется в небольших пределах. Жаспер и Бонвале (1934) отмечают, что среди крыс имеются так

называемые правши и левши, что ими подтверждается разницей величин хронаксии правой и левой сторон в норме. Производя затем на этих животных удаление участков коры у правшей на левом полушарии, у левшей на правом, они отметили, что правши становились левшами и наоборот, причем соответственно изменялась и хронаксия мышц. Разницу хронаксий мышц конечностей отмечают также и другие авторы.

Наши наблюдения на нормальных крысах № 2 и 8 показывают, что изменение отношения хронаксий правой и левой сторон происходит не только при удалении коры полушарий, как на это указывают Жаспер и Бонвале, но что оно наблюдается и в норме, т. е. у крыс без повреждения коры полушарий.



а—крыса № 2;



б—крыса № 7;



в—крыса № 8

Рис. 1

Послеоперационные измерения хронаксии начинались через 15—20 дней после операции. Этого промежутка было вполне достаточно, чтобы животное успевало оправиться от всех признаков оперативного шока, и поэтому те явления угнетения, которые Монаков называет диашизисом, не имели места в наших измерениях, так как крысы по сравнению с кошками, собаками и обезьянами очень легко переносят операцию; только в течение первых 2—3 дней после операции они находятся в состоянии некоторого угнетения. По истечении же 2—3 дней крысы хотя и остаются еще некоторое время вялыми, но выраженных расстройств двигательных функций у них мы не наблюдали: крысы свободно избегали препятствия, самостоятельно находили пищу и т. д. Нельзя было отметить и выраженных насильственных движений, что обычно наблюдается у собак и особенно у обезьян.

Табл. 2 и рис. 1 показывают, что после удаления коры правого полушария величина хронаксии на противоположной удаленному полушарию стороне (условимся эту сторону называть оперированной) укорачивается. Кривая хронаксии оперированной стороны проходит на более низком уровне по отношению к кривой неоперированной стороны (рис. 1). Уровень кривой оперированной стороны лежит ниже уровня кривой неоперированной; после удаления коры одного полушария хронаксия флексоров оперированной стороны остается укороченной в течение всего периода исследования.

Таблица 2. Величины хронаксии, полученные на крысах с удаленной корой правого полушария

Дата	Правая задняя конечность		Левая задняя конечность	
	реобазы в V	хронаксия в V	реобазы в V	хронаксия в V
Крыса № 1				
17.XI	6,0	0,6	5	0,48
19.XI	6,0	0,56	5	0,4
21.XI	6,5	0,64	6	0,52
23.XI	7,0	0,80	6	0,56
25.XI	7,0	0,92	5,5	0,64
26.XI	6,0	0,84	5,0	0,68
29.XI	6,0	1,0	5,0	0,72
8.XII	6,0	0,72	4,0	0,58
11.XII	9,0	0,80	8,0	0,60
23.XII	8,0	0,54	6,5	0,44
31.XII	9,0	0,42	5,0	0,34
3.I.1935	10,5	10,376	9,0	0,26
29.III	9,5	0,32	9,0	0,23
7.V	9,0	0,3	8,0	0,20
Крыса № 2				
13.XII	6,5	0,8	5,0	0,64
21.XII	6,0	0,76	5,0	0,6
23.XII	6,5	0,66	5,5	0,34
31.XII	8,5	0,36	7,0	0,24
29.III	9,0	0,3	8,0	0,2
2.IV	8,0	0,28	7,5	0,19
5.IV	8,0	0,32	7,0	0,2
Крыса № 7				
20.V	7,5	0,23	9,0	0,18
21.V	8,5	0,21	8,0	0,17
30.V	10,0	0,25	8,0	0,18
9.VI	9,0	0,19	7,0	0,13
10.VI	9,0	0,19	7,5	0,12
14.VI	9,0	0,21	7,0	0,14
15.VI	8,5	0,19	8,0	0,13
Крыса № 8				
9.V	8,0	0,15	8,0	0,11
21.V	10,5	0,17	9,5	0,10
31.V	10,0	0,15	10,0	0,10
9.VI	9,0	0,17	6,0	0,12
10.VI	9,0	0,14	8,0	0,10
13.VI	5,0	0,14	6,0	0,10
14.VI	6,5	0,14	8,0	0,10
15.VI	6,0	0,13	6,0	0,10

Необходимо, далее, остановиться на рассмотрении влияния внешних воздействий на изменение хронаксии. Лапик отмечает, что «хронаксия нерва, отделенного от центров, есть величина постоянная, на нерве же, находящемся в субординации, хронаксия изменяется даже в тех случаях, когда нет заметных внешних влияний».

На рис. 2, построенном на основании данных, полученных на крысе № 1 с удаленной корой правого полушария, колебания величин хронаксии от опыта к опыту обуславливаются чисто внешними воздействиями на эмоциональный тонус организма условий, в которых проводился опыт. В доказательство того, что внешние раздра-

жения воздействуют на изменение хронаксии, нами был поставлен следующий опыт. В начале наблюдения, в то время, когда животное с удаленной корой правого полушария находилось в относительно покоем состоянии, мы определили хронаксию флексоров бедер, затем постукиванием металлическим инструментом (скальпель, пинцет и др.) о столик, на котором крыса была фиксирована для проведения опыта, мы привели ее в состояние повышенной возбудимости и тотчас же произвели измерение хронаксии.

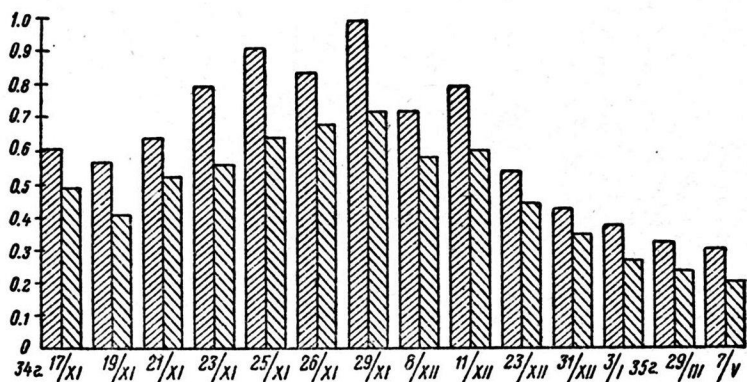


Рис. 2

Оказалось, что хронаксия обеих сторон резко укоротилась, относительное же расположение кривых не изменилось. Через 20 минут мы вновь повторили измерение и отметили, что хронаксия возвращается к первоначальным величинам. Тогда мы точно таким же методом, как и в первый раз, вторично раздражали животное, и хронаксия вновь укоротилась (табл. 3).

Таблица 3

Время воздействия	Правая задняя конечность		Левая задняя конечность	
	реобазы в V	хронаксия в с	реобазы в V	хронаксия в с
Крыса № 1 с удаленной корой правого полушария				
До раздражения	13	0,48	11	0,32
Через 20 минут после раздражения	11	0,34	10	0,22
Еще через 20 минут	12	0,4	11	0,28
Вторичное раздражение	11	0,28	9	0,2
Через 20 минут после вторичного раздражения	12,5	0,44	11,2	0,3

Приведенный здесь опыт показывает, что под влиянием внешних стимулов хронаксия может меняться не только от опыта к опыту, но даже в течение одного и того же опыта.

Результаты измерений хронаксии после удаления коры второго (левого) полушария приведены в табл. 4.

Таблица 4. Величины хронаксии, полученные на крысах с удаленной корой обоих полушарий

Д а т а	Правая задняя конечность		Левая задняя конечность	
	ребазы в V	хронаксия в с	ребазы в V	хронаксия в с
Крыса № 1				
25.V	8,0	0,10	6,0	0,10
27.V	5,0	0,09	4,5	0,084
6.II	6,0	0,09	6,0	0,09
8.VI	5,0	0,10	6,0	0,11
10.VI	5,0	0,11	5,0	0,10
11.VI	6,0	0,10	6,0	0,10
Крыса № 2				
25.V	9,0	0,18	9,0	0,19
27.V	7,0	0,13	7,0	0,18
8.VI	8,0	0,19	7,0	0,15
13.VI	8,0	0,16	7,0	0,14
Крыса № 7				
26.VI	6,0	0,13	5,0	0,13
28.VI	7,0	0,13	5,5	0,12
29.VI	7,0	0,12	5,0	0,12
3.VII	7,0	0,13	5,0	0,12
Крыса № 8				
26.VI	4,0	0,10	4,0	0,11
28.VI	5,0	0,104	5,0	0,11
29.VI	5,0	0,096	4,0	0,10
3.VII	4,5	0,10	4,0	0,11

Интересно отметить, что выравнивание хронаксий идет на уровне кривой соответствующей оперированной ранее стороны, т. е. кривая стороны, подвергшейся операции позже, стремится к уровню кривой оперированной ранее стороны.

Таким образом, при удалении второго полушария мы имеем картину как бы освобождения нижележащих центров и периферии от функциональных влияний коры, что ведет к укорочению хронаксии мышц бедра.

Освободившись от влияния коры, естественно, оставшийся механизм связи должен реагировать иначе. Выработавшиеся в процессе эволюции определенные взаимоотношения в нервной регуляции при снятии коры перестраиваются. При снятии коры мы наблюдаем устойчивую картину хронаксии мышц конечностей. «Время реакции становится стабильным». Картину стабильности хронаксии мышц мы наблюдаем как при удалении обоих полушарий, так и при разрушении только одного из них.

Сравнительные цитоархитектонические исследования структур головного мозга животных (Грюнталь и др.) выявили, что соотношение функций между корой и подкоркой головного мозга у животных, стоящих на разных ступенях филогенетической лестницы, различно. Эта разница отмечена и в работе Н. Ф. Попова и С. А. Палатника; эти авторы отметили также тот факт, что на стороне, соответствующей удаленной коре, мышечная возбудимость у обезьян понижалась почти в 2 раза; у собак эта разница выражалась в значительно меньшей степени.

Наши же исследования хронаксии мышц у крыс, лишенных одного и обоих полушарий, показали, что в противоположность собакам и обезьянам хронаксия укорачивается, а не удлиняется.

Отсюда вытекает интересный вопрос — идя по филогенетической лестнице снизу вверх, как отыскать, где же именно лежит эта переходная граница?

Выводы

После удаления коры одного полушария у крыс хронаксия флексоров бедра на противоположной стороне укорачивается. При удалении второго полушария хронаксии мышц обеих конечностей уравниваются на более низком уровне и остаются стабильными.

ALTÉRATIONS DE LA CHRONAXIE MUSCULAIRE LORS DES LÉSIONS DE L'ÉCORCE CÉRÉBRALE CHEZ LE RAT BLANC

G. V. Altukhov

Laboratoire de Pathophysiologie (Chef: Prof. N. F. Popov), Dept. de Physiologie des Sens, Institut de Médecine expérimentale de l'URSS, Moscou

Après décortication unilatérale on observe chez le rat blanc une diminution de la chronaxie des fléchisseurs de la cuisse contralatérale.

О ЯВЛЕНИЯХ КОНТРАСТА В ДЕЙСТВИИ ЭЛЕКТРОЛИТОВ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ КОЖИ ЛЯГУШЕК

Г. Я. Прийма

Из физиологической лаборатории (зав. — проф. В. Ф. Широкий) Кубанского медицинского института, Краснодар

Поступила в редакцию 26.IX.1938 г.

Исследования действия электролитов на сердца лягушек, произведенные в нашей лаборатории, показали, что при известных условиях у лягушек можно получить как возбуждение, так и торможение деятельности сердца при применении растворов KCl , $CaCl_2$, $MgCl_2$, $NaCl$. У кошек же и в особенности у собак не удается получить возбуждающего действия указанных электролитов: KCl и $CaCl_2$ могут вызывать как возбуждение, так и торможение работы сердца, а магний и натрий при пороговых раздражениях — только торможение. При действии же у собак теми же растворами электролитов на обособленный от симпатических центров центр блуждающих нервов в последнем при пороговых раздражениях возникает как возбуждение, так и замедление сердечной деятельности [(Широкий (1,2))].

В последнее время Минут-Сорохотиной (5), а также Раевским (6) было показано, что при повторном длительном раздражении рецепторов кожи лягушек соляной кислотой развивается торможение спинномозговых рефлексов.

В аспекте рассмотренных работ нас интересовал вопрос: как будет влиять на характер действия электролитов, взятых в пороговых концентрациях, интервал между отдельными раздражителями?

Методика

Опыты ставились на спинальных лягушках и только некоторые (для контроля) — на таламических. Поставлено 218 опытов в течение 3 лет в разное время года. Лягушки для опытов подбирались с неповрежденной кожей, промывались проточной водой и подвешивались на крючок штатива за нижнюю челюсть. Раздражение кожи задних лап лягушек производилось растворами солей и серной кислоты путем погружения в раствор до уровня коленного сустава. Кроме того, проверялась возбудимость кожных рецепторов задних лап к индукционному току и давлению. Основными раздражителями служили пороговые концентрации хлористых солей калия, кальция, магния и натрия. Ввиду колебаний пороговых концентраций указанных растворов солей в зависимости от времени года каждый раз перед постановкой опытов определялся порог для испытуемого раствора. Пороговой концентрацией раствора соли мы считали такую концентрацию, которая на 10 спинальных лягушках вызывала у всех рефлекторную реакцию. Для зимних лягушек пороговыми концентрациями обычно являлись следующие: 4% KCl , 8% $CaCl_2$, 10% $NaCl$, 22% $MgCl_2$. Для весенних и летних лягушек пороговые концентрации были выше. Опыты производились следующим образом. После определения порогов времени рефлекса на левой и правой лапках для каждого из упомянутых выше раздражителей производилось длительное повторное раздражение левой лапки одним каким-либо раздражителем. Интервалы между повторными раздражениями обычно равнялись 30 секундам, а в отдельных опытах — 15 секундам. Когда при применении данного раздражителя при повторном воздействии на кожу левой лапки рефлекс не появлялся в течение 60 секунд, то мы считали, что развивалось торможение рефлексов. После этого вновь определялся порог времени рефлекса при раздражении тем же раствором правой лапки. Вслед за этим производилось на обеих задних лапках определение порогов

времени рефлекса в ответ на остальные раздражители. Пороги времени рефлекса учитывались по стуку метронома.

Приводимые ниже данные относятся к опытам на зимних лягушках. Результаты опытов, полученные на весенних и летних лягушках, принципиально не отличались от приводимых и отличались лишь по времени и интенсивности реакции на раздражители.

Таблица 1

Раздражители	Пороги в начале опыта		Время убы- вания реф- лекса в минутах	Пороги в конце опыта		Примечание
4% KCl	4	4	8	∞	4	Левая лапка раз- дражалась хлори- стым калием
0,25% H ₂ SO ₄	4	4	—	6	4	
Индукционный ток . .	12	12	—	13	12	
Давление	+	+	—	+	+	Левая лапка раз- дражалась хлори- стым кальцием
8% CaCl ₂	4	7	11	∞	7	
0,25% H ₂ SO ₄	3	5	—	4	5	
Индукционный ток . .	11	11	—	11	11	Левая лапка раз- дражалась хлори- стым натрием
Давление	+	+	—	+	+	
10% NaCl	6	7	13	∞	7	
0,25% H ₂ SO ₄	6	6	—	6	6	Левая лапка раз- дражалась хлори- стым магнием
Индукционный ток . .	14	13	—	13	13	
Давление	+	+	—	+	+	
22% MgCl ₂	5	5	5	∞	4	
0,25% H ₂ SO ₄	3	4	—	3	3	
Индукционный ток . .	12	12	—	12	12	
Давление	+	+	—	+	+	

В табл. 1, на которой представлены сводные результаты из многих опытов, ясно выступает определенная закономерность. Когда повторные раздражения хлористым калием или другими электролитами левой лапки лягушки перестают давать рефлекс, то его можно получить на той же лапке, применяя другие раздражители (H₂SO₄, индукционный ток, давление). После того как рефлексы при раздражении пороговой концентрацией левой лапки исчезают, определение порогов времени рефлекса в конце опыта на правой лапке обнаруживает почти неизменный порог.

Таким образом, эти опыты ясно показали, что при данных условиях концентрации раздражителей, поверхности их действия и интервала времени действия повторных раздражений не наступает общего торможения рефлексов, которое было мной получено ранее, при непрерывном раздражении всей вентральной поверхности кожи лягушек [Прийма (4)]. Больше того, развивается торможение рефлекса только на стороне повторного действия раздражителя. Это обстоятельство заставляет думать, что в нашем случае нет общего торможения центральной нервной системы, а тормозятся только кожные рецепторы раздражаемой лапки к данному раздражителю. После того как наступало торможение кожных рецепторов к данному раздражителю, остальные действовали так, как будто кожа не подвергалась воздействию предыдущего раздражителя. Отмеченные явления особенно демонстративно выступают в приведенных ниже протоколах опытов.

Протокол № 17 показывает, что, после того как через 5 минут наступало полное торможение рефлексов при раздражении 4% раствором хлористого калия кожи левой лапки лягушки при сохранившемся рефлексе с правой лапки, раздражение левой лапки 25% раствором хлористого магния вызывало рефлекс, как и в начале опыта. После того как к хлористому магнию развилось торможение, раздражение той же лапки 8% хлористым кальцием вызывало обычный эффект. Когда наступало торможение и к хлористому кальцию, раздражение той же лапки 10% хлористым натрием также вызывало рефлекс, как и при действии предыдущих раздражителей. И, наконец, раздражение 0,25% серной кислотой вызывало торможение, как и предыдущие раздражители, только через более продолжительный срок.

21.XII.1937 г. Протокол № 17. Спинальная лягушка

Время	Раздражитель	Порог в начале опыта		Ход реакции во времени при раздражении левой лапки в секундах	Порог в конце опыта		Время развития адаптации
8 час. 00 мин.; 8 час. 05 мин.	4% KCl	5	5	5, 8, 8, 9, 8, 10, 12, 24, ∞	5	5	5
8 » 06 » ; 8 » 09 »	25% MgCl ₂	7	7	6, 7, 9, 17, 21, ∞	6	3	3
8 » 10 » ; 8 » 13 »	8% CaCl ₂	6	6	6, 8, 7, 8, 9, 23, 21, ∞	5	3	3
8 » 14 » ; 8 » 18 »	10% NaCl	5	5	6, 4, 7, 8, 10, 16, ∞	5	4	4
8 » 19 » ; 8 » 32 »	0,25% H ₂ SO ₄	4	4	5, 5, 6, 7, 8, 8, 8, 7, 5, 8, 7, 10, 12, 13, 16, 26, ∞	4	13	13

2.XII.1937 г. Протокол № 22. Спинальная лягушка

Время	Раздражитель	Порог в начале опыта		Ход реакции во времени при раздражении левой лапки в секундах	Порог в конце опыта		Время развития адаптации
7 час. 15 мин.; 7 час. 27 мин.	4% KCl	7	7	7, 7, 8, 8, 8, 9, 10, 10, 11, 11, 11, 11, 13, 13, 14, 17, 19, 21, 22, ∞	7	12	12
7 » 28 » ; 7 » 42 »	8% CaCl ₂	8	7	8, 8, 9, 10, 8, 11, 13, 15, 10, 14, 13, 18, 18, 21, 28, 31, ∞	6	14	14
8 » 10 » ; 8 » 15 »	8% CaCl ₂	10	7	11, 13, 17, 14, 21, 24, 31, 44, ∞	9	5	5
8 » 16 » ; 8 » 20 »	4% KCl	8	7	13, 14, 18, 23, 28, 27, ∞	8	4	4

В силу того обстоятельства, что при возникшем торможении на одной лапке к определенному раздражителю раздражение кожи другой лапки вызывало полный эффект, мы можем локализовать процесс торможения именно в рецепторах кожи лягушки.

Приведенный ниже протокол опыта № 22, поставленный при тех же условиях, как и выше, еще более наглядно характеризует вышесказанное. После того как к хлористому калию наступало торможение кожных рецепторов через 12 минут повторного раздражения, а затем и к хлористому кальцию через 14 минут раздражения, достаточно было предоставить рецепторам «отдых» в течение 28 ми-

нут, чтобы вновь появилась рефлекторная реакция при раздражении кожи рецепторов той же лапки лягушки растворами кальция. Вслед за возникшим торможением от действия кальция раздражение кожи той же лапки хлористым калием вызывало эффект с последующим торможением рецепторов кожи.

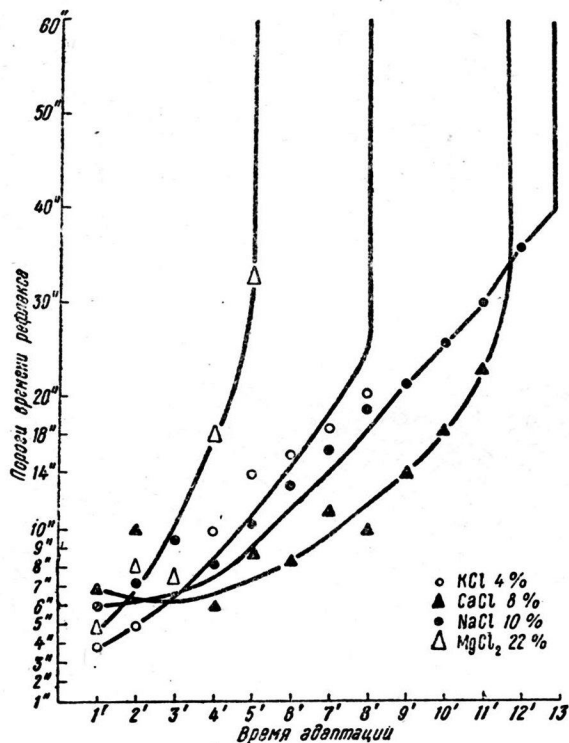
Вышеприведенный опыт указывает, что при повторном действии одного и того же раздражителя через значительный промежуток времени торможение кожных рецепторов исчезает. Такой ход реакции кожных рецепторов на химическое раздражение при изменяющихся условиях времени действия раздражителя, несомненно, подчеркивает, что мы имеем перед собой не просто физическое повреждение

рецепторов кожи, а обнаруживаем чисто физиологические закономерности процессов, протекающих в кожных рецепторах лягушки.

Если сопоставить время адаптации кожных рецепторов к различным электролитам, применяемым в наших опытах, то, как видно на рис. 1, время адаптации для каждого из них различно.

Адаптация скорее всего развивается при действии хлористого магния (5 минут), затем хлористого калия (8 минут), хлористого кальция (11 минут) и хлористого натрия (13 минут).

Применяя равные концентрации растворов тех же электролитов при раздражении кожи лягушек с интервалами в 5 минут между каждым раздражителем, Широкий (1) выявил анта-



гонизм в действии калия, кальция, натрия и магния.

Применяя те же раздражители в пороговых концентрациях и через длительные интервалы (10—15 минут), Широкий (2), Широкий и Прийма (3), Прийма (4) установили синергизм в действии тех же электролитов.

Достаточно было изменить интервал между отдельными раздражениями раствором соли, чтобы установить новую закономерность в характеристике реакции ткани на те же раздражители.

Минут-Сорохтина (5) в своих опытах не получала торможения рефлексов у спинных лягушек в течение нескольких часов. Точно так же и Раевский (6) не получал торможения рефлексов на раздражение кислотой по Тюрку у лягушек с удаленными полушариями головного мозга и у спинальных лягушек без одновременного раздражения центрального конца п. vago-sympatici.

Минут-Сорохтина получала торможение рефлексов на лягушках с перерезкой мозга посреди и непосредственно под lobi optici.

Раевский предполагает, что эти различия в его опытах и опытах Минут-Сорохотиной объясняются большими интервалами между отдельными раздражениями.

В своей работе Широкий (7) показал, что торможение рефлексов при раздражении седалищного нерва минеральными солями у лягушек нормальных появляется быстрее и быстрее снимается, чем у таламических лягушек. У спинальных лягушек трудно получить торможение рефлексов спинного мозга при тех же условиях, но если торможение развивается, то оно сохраняется наиболее продолжительный срок.

В связи с указанными наблюдениями мной были поставлены проверочные опыты на лягушках с различными уровнями перерезки, при вышеописанной методике. Опыты показали, что при высокой перерезке на уровне зрительных чертогов рефлексы выпадали очень быстро при раздражении 4% раствором KCl. После перерезки мозга у той же лягушки ниже продолговатого время торможения рефлексов удлинялось в несколько раз. В качестве примера приводим протокол опыта № 33.

2.XII.1937 г. Протокол № 33

Время	Раздражитель	Пороги в начале опыта		Ход реакции во времени при раздражении левой лапки в секундах	Пороги в конце опыта		Примечание
7 час. 15 мин.; 7 час. 20 мин.	4% KCl	5	5	4, 4, 4, 7, 7, 8, 9, ∞	∞	4	Перерезка выше продолговатого мозга
	0,25% H ₂ SO ₄ Давление	4 +	4 +		2 +	4 +	
7 » 40 » ; 7 » 57 »	4% KCl	4	4	3, 3, 6, 7, 7, 8, 9, 8, 8, 8, 8, 8, 8, 9, 9, 9, 9, 9, 9, 10, 11, 14, 17, ∞	∞	4	Перерезка выше продолговатого мозга
	0,25% H ₂ SO ₄	3	3		3	3	
	0,25 Давление	3 +	3 +		3 +	3 +	

Таким образом, в согласии с точкой зрения Орбели (8), мы можем думать, что торможение кожных рецепторов лягушки регулируется центральной нервной системой, поскольку уровень перерезки отражается на скорости течения этого процесса. Вместе с тем наши опыты подчеркивают основное значение интервала времени между двумя последовательными раздражениями. Чем больше сближены отдельные раздражения друг с другом, тем быстрее можно достигнуть эффектов торможения. Наступит ли общее торможение рефлексов или только адаптация (торможение) кожных рецепторов будет зависеть от величины поверхности кожи, подвергаемой раздражению химическим агентом, концентрации раздражителя и состояния препарата. Таким образом, когда применяются пороговые концентрации растворов электролитов при раздражении кожи лягушек с короткими интервалами между раздражениями, удастся выявить не только торможение кожных рецепторов, но и явления контраста в химическом раздражении кожных рецепторов лягушки.

Выводы

1. При многократном повторном раздражении лапки лягушки с интервалами в 30—15 секунд растворами электролитов: KCl , $CaCl_2$, $NaCl$ и $MgCl_2$, взятых в пороговых концентрациях, всегда развивается частичное торможение рефлексов (адаптация).

2. Торможение при этих условиях развивается всегда на той лапке, которая раздражается; на противоположной лапке рефлексы сохраняются.

3. Торможение (адаптация) кожных рецепторов при локальном раздражении химическими агентами в пороговых концентрациях наступает раньше, чем общее торможение рефлекса.

4. Если торможение кожных рецепторов развивается при действии пороговой концентрации раствора одного электролита, то к другим электролитам возбудимость кожных рецепторов того же участка сохранена.

5. Чем меньше интервалы между повторными раздражениями кожных рецепторов, тем быстрее в них наступает торможение.

6. Торможение кожных рецепторов наступает быстрее у таламических лягушек, чем у спинальных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Широкий В. Ф., Диссертация, Л. (печ.).—2. Широкий В. Ф., Труды VII Съезда физиологов СССР, 1937, Тбилиси.—3. Прийма и Широкий, Физиол. журн. СССР, XX, в. 3, 1937.—4. Прийма, Труды Ку. мед. института, XI, 1938.—5. Минут-Сорохтина, Физиол. журн. СССР, XVII, в. 4, 1937.—6. Раевский, Физиол. журн. СССР, XXIV, в. 4, 1938.—7. Широкий, Труды VII Кав. съезда физиол., 1935, Краснодар.—8. Орбели, Доклад на XV Межд. конгрессе физиол., Л., 1935.

ÜBER KONTRAST-ERSCHEINUNGEN BEI DER REIZWIRKUNG VON ELEKTROLYTEN AUF DIE FROSCHHAUT

G. J. Prijma

Aus dem Physiologischen Laboratorium (Vorst:
Prof. Dr. W. F. Schiroy) des Kubaner Medizinischen Instituts, Krasnodar

1. Bei vielfach mit Intervallen von 15—30 Sekunden wiederholter Reizung der Haut des Froschbeins mit Lösungen von Elektrolyten (KCl , $CaCl_2$, $NaCl$, $MgCl_2$) in Schwellen-Konzentrationen tritt stets eine teilweise Hemmung der Reflexe (Anpassung) ein.

2. Die Hemmung entwickelt sich hierbei stets an dem Bein, das gereizt wird, am anderen Bein bleiben die Reflexe erhalten.

3. Die Hemmung (Anpassung) der Hautrezeptoren bei lokaler Reizung mit chemischen Agenzien in Schwellen-Konzentrationen stellt sich früher ein als die allgemeine Reflexhemmung.

4. Falls sich die Hemmung bei der Einwirkung der Schwellen-Konzentration irgendeines Elektrolyten ausgebildet hat, so bleibt die Erregbarkeit der Rezeptoren des gleichen Hautbezirks gegenüber anderen Elektrolyten erhalten.

5. Je kürzer die Intervalle zwischen den wiederholten Reizungen der Hautrezeptoren, desto rascher stellt sich die Hemmung ein.

6. Die Hemmung der Hautrezeptoren setzt bei Thalamusfröschen schneller ein als bei Rückenmarksfröschen.

О ЗАВИСИМОСТИ РАЗДРАЖЕНИЯ ОТ ЗНАКА ПОЛЯ

Г. Н. Иванов

Из Семипалатинского педагогического института

Поступила в редакцию 25.VI.1939 г.

Изложению условий, при которых электромагнитные поля, в том числе и высокочастотные, служат в качестве раздражителей, было посвящено наше первое сообщение. В настоящем сообщении мы излагаем данные, полученные при исследовании зависимости раздражения нервно-мышечного препарата от его положения по отношению к знаку поля.

Источниками высокочастотных полей служили катушки Румкорфа и Тесла, вибраторы Герца и генераторные лампы.

Высокочастотные поля снимались и восстанавливались с частотами от одного снятия или восстановления в 3—5 минут до нескольких тысяч в 1 секунду.

Нервно-мышечный препарат помещался в особо сконструированной, не имеющей металлических частей камере между эбонитовыми зажимами так, что нерв висел вдоль силовых линий, а мышца шла параллельно пластине конденсатора. Влажная камера помещалась между обкладками конденсатора таким образом, чтобы обкладки конденсатора не прикасались к ее стенкам.

Источником постоянного высоковольтного поля служила электрофорная машина. Поле создавалось между пластинами раздвижного конденсатора и снималось разрядником или металлическим прерывателем. Восстанавливалось поле восстановителем, который, как и прерыватель, бросался на особые пластины, установленные вместо разрядника (рис. 2).

Напряжением регулировалось расстоянием между шарами разрядника и скоростью вращения дисков машины, а при данной разности потенциалов — между пластинами конденсатора, напряженность поля увеличивалась сближением пластин и уменьшалась при увеличении расстояния между ними. Величину разности потенциалов показывал проградуированный электрометр Брауна. Перемена знака на пластинах конденсатора достигалась переброской проводов от электрофорной машины. Однозначность поля получалась отключением соответствующего кондуктора машины и заземлением второй пластины конденсатора или просто снятием ее. Мышечные сокращения записывались на кинографе обычным порядком.

На основании полученных данных можно сказать, что всякое изменение поля вызывает сокращение мышцы.

Миограмма на рис. 1 показывает, как изменяется величина раздражений от того, что на обкладки конденсатора подается все уменьшающийся заряд от электрофорного круга. Предпороговые изменения напряженности поля раздражений не вызывают, но, повышая возбудимость, могут вызвать раздражения, если следуют друг за другом с частотами, не попадающими в абсолютную рефрактерную фазу. По мере увеличения частоты получается переход от одиночных вздрагиваний до зубчатых и сплошных тетанусов. Очень высокие частоты, повышая возбудимость, раздражений не вызывают, но если эти высокочастотные поля снимаются или восстанавливаются с частотами, не превышающими предельных, то и они начинают служить в качестве раздражителей, в особенности, если нервно-мышечный препарат заземлен. Заземление повышает величину сокращений, а в слабых полях, лежащих ниже порога раздражения, вызывает сокращения мышцы. В сильных полях заземление убивает нерв, оставляя мышцу способной к непосредственным гальваническим раздражениям. Зависимость раздражения от наложения низ-

ких частот на высокочастотные поля можно наблюдать на полях, получаемых от вибратора Герца и от катушки Тесла. Увеличение частоты снятия и восстановления поля увеличивает абсолютное количество подводимой энергии к нерву; увеличивается величина сокращений, сокращения переходят в тетанические, а при дальнейшем увеличении частоты подводимая энергия раздражений не вызывает. Получившийся тетанус спадает и в дальнейшем наблюдается только повышение возбудимости. Следовательно при всех видах полей раздражение только до известного предела частот зависит от абсолютного количества подводимой энергии; главное значение имеет характер подвода энергии.

Декремент затухания при разрядах играет роль резкости изменения поля и при прочих равных условиях повышает величину сокращения. Снятие поля через искру и через металлический прерыватель также играет известную роль. Разряд через искру при малых искровых промежутках дает большую величину сокращения (больше декремент затухания), чем разряд через прерыватель, но при больших искровых промежутках картина меняется, так как прерыватель сводит разность потенциалов к нулю, в то время как при разряде она остается довольно большой величиной. На основании изложенного можно сделать следующий вывод: раздражителем служит всякое изменяющееся поле, если его изменение совершается с достаточной резкостью, не превышает предельной частоты, по напряженности не ниже пороговой величины; сила раздражения зависит не от начальной напряженности поля, а от резкого изменения ее от одной величины до другой.

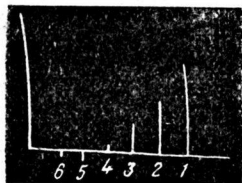


Рис. 1

Наличие закономерностей, которым подчиняется нервно-мышечный препарат, когда его раздражают снимающимися или восстанавливающимися полями различных знаков, лучше всего наблюдается в однозначных полях, т. е. при униполярных раздражениях. Изучение же их действия нужно начать с полей двузначных при диполярных раздражениях. Снятие поля при диполярном прямом раздражении (рис. 2) вызывает большие по величине сокращения мышцы, чем при диполярном обратном раздражении (рис. 2а). Это хорошо видно на миограмме рис. 3, где $I^{\text{п}}$ обозначено диполярное прямое раздражение, а I° — обратное. В более слабых полях обратные раздражения исчезают раньше, чем прямые.

Подобные изменения имеются и для восстанавливаемого поля, но только в положении, указанном на рис. 2, величины сокращений при этом будут меньше, чем в положении, указанном на рис. 2а. Для восстанавливаемого поля первое положение нервно-мышечного препарата можно считать обратным, а второе — прямым. Тогда прямые положения при снятии поля подобны обратным при восстановлении его.

Если изменяется величина напряженности поля при неизменном положении нервно-мышечного препарата, то в сильных полях как снятие, так и восстановление даст одинаковые сокращения (миограмма на рис. 4). В более слабых полях в прямом положении препарата снятие поля дает более высокие сокращения, чем восстановление (рис. 5). При еще более слабых полях раздражение при восстановлении поля исчезает (рис. 6), в то время как для снятия поля оно остается.

Изменив положение нервно-мышечного препарата по отношению

к пластинам конденсатора или переменив знаки на пластинах, мы изменим и всю картину раздражений на обратную. Увеличивая напряженность полей от слабых предпороговых до сильных, мы заметим, что сначала появляется пороговое дипольное прямое раздражение (линия 1 на рис. 7), затем униполярные основные: плюс у мышцы (линия 2) и минус у отрезка позвонка (линия 4). Оба эти

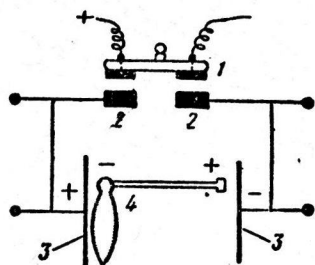


Рис. 2

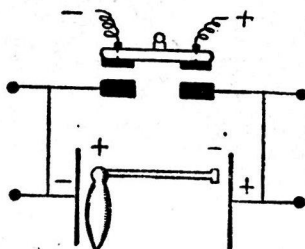


Рис. 2а

раздражения появляются не одновременно, но одно после другого.

Дальнейшее увеличение напряженности поля дает дипольное обратное раздражение и последними появляются униполярные дополнительные: минус у мышцы (линия 5) и плюс у отрезка позвонка (линия 3). Порядок появления униполярных дополнительных раздражений зависит от появления одного из основных раздражений и будет ему противоположным по знаку, оставаясь неизменным по месту раздражения (см. приведенную далее таблицу униполярных раздражений ряда плюс мышцы),

Порядок появления униполярных раздражений	Раздражения при снятии поля	Порядок появления униполярных раздражений	Раздражения при восстановлении поля
1	Плюс мышца . . . { Основные	1	Минус мышца . . . { Основные
2	Минус косточка } раздражения	2	Плюс косточка } раздражения
3	Минус мышца . . . { Дополни-	3	Плюс мышца . . . { Дополни-
4	Плюс косточка . . . } тельные	4	Минус косточка } тельные
	раздражения		раздражения

Вторая линия раздражений идет по ряду минус косточка.

Порядок появления униполярных раздражений	Раздражения при снятии поля	Порядок появления униполярных раздражений	Раздражения при восстановлении поля
1	Минус косточка . . . { Основные	1	Плюс косточка . . . { Основные
2	Плюс мышца . . . } раздражения	2	Минус мышца . . . } раздражения
3	Плюс косточка . . . { Дополни-	3	Минус косточка . . . { Дополни-
4	Минус мышца . . . } тельные	4	Плюс мышца . . . } тельные
	раздражения		раздражения

Как видно из таблицы, порядок ряда определяется первым из основных раздражений и для всех видов раздражений порядок этих двух основных раздражений остается неизменным, меняется только знак раздражений на обратный.

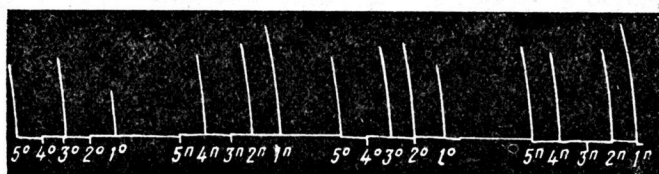


Рис. 3

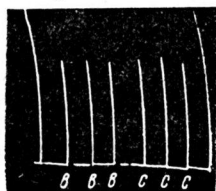


Рис. 4

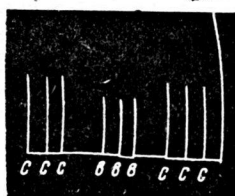


Рис. 5

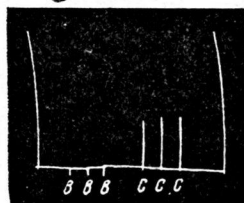


Рис. 6

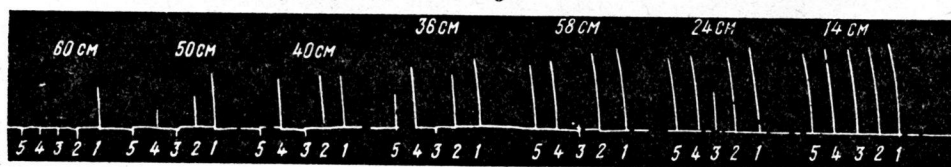


Рис. 7

Наличие прямых и обратных раздражений при снятии и восстановлении поля не говорит за то, что при данной напряженности поля имеются основные и дополнительные раздражения, но наличие последних уже обуславливает в первом случае присутствие прямых, во втором — обратных раздражений.

На основании всех имеющихся данных целесообразно в физиологическом отношении разбить поля на: 1) слабые, лежащие перед порогом раздражения; 2) среднего напряжения, лежащие в пределах напряженностей от пороговых до появления диполярного обратного раздражения; 3) сильные, лежащие в пределах от диполярного обратного раздражения до появления максимальных раздражений; 4) ультра-сильные — все поля, лежащие за максимальными раздражениями.

Деление это условно, и для различных нервов поля лежат в некотором интервале напряжений.

Укажем, что все поля повышают возбудимость, кроме ультра-сильных, которые вначале угнетают, а при дальнейшем повышении напряженности поля убивают нерв, оставляя мышцу живой. Если после каждого раздражения дается достаточное время для отдыха, то величины сокращений мышцы не зависят от того, какое по знаку следует раздражение одно после другого, но если интервалы незначительны, то такая зависимость имеется.

При вступлении нервно-мышечного препарата в состояние парабоза могут появиться добавочные раздражения в средних полях и исчезнуть основные или одно из них.

Раздражая каким-либо знаком быстро следующими снятиями или восстановлениями поля, а затем сразу меняя знак раздражения, можно уменьшить в одних случаях увеличение сокращений, в других уменьшение и даже выпадение сокращений. В поле одного знака при наличии отдыха величины сокращений не меняются, но, увеличивая частоту и общее время раздражений, можно получить сначала повышение величины сокращений, а затем и понижение ее. В ультрасильных полях наступает угнетение без предыдущего повышения возбудимости.

Интересен тот факт, что в конце сильных полей все сокращения достигают одинаковой величины и в дальнейшем не зависят от знака раздражения, несмотря на то что общая величина сокращений повышается с повышением напряженности поля.

На основании изложенного можно сделать следующие выводы.

1. Раздражителем служит всякое изменяющееся электромагнитное поле, если его изменения совершаются с достаточной резкостью и не превышают предельной частоты.

2. Имеется зависимость раздражения от знака поля и от положения нервно-мышечного препарата по отношению к этому знаку.

3. В полях средней напряженности возникает дипольное прямое раздражение и затем основные — униполярные. В сильных полях сначала возникает дипольное обратное раздражение и последними появляются униполярные дополнительные раздражения.

4. Дополнительные раздражения для снимающегося поля подобны основным для восстанавливающегося, и обратно.

5. Раздражения идут по двум рядам, в основе которых лежит одно из основных униполярных раздражений, за ним следует другое основное; последовательность их для данного нервно-мышечного препарата остается для всех видов раздражений постоянной и меняется только знак раздражений на противоположный.

ЛИТЕРАТУРА

1. Данилевский В. Я., Исследование над физиологическим действием электричества на расстоянии, ч. 1, 1900.—2. Данилевский В. Я., Исследования над физиологическим действием электричества на расстоянии, ч. 2, 1901.—3. Данилевский, Воробьев А., Врач. дело, 1837, 1928.—4. Петров Ф. П., Действие электромагнитного поля на состояние возбудимости нерва, сб. 3, Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы, 1929.—5. Иванов Г., Определение напряженности электромагнитного поля, необходимой для получения порога раздражения, Физиол. журн. СССР, т. XXIII, в. 2, 1937.

ÜBER DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN REIZUNG UND ZEICHEN DES ELEKTRISCHEN FELTS

G. N. Iwanow

Au dem Pädagogischen Institut, Semipalatinsk

1. Als Reiz wirkt jedes veränderliche elektromagnetische Feld, wenn seine Änderungen hinreichend steil sind und ihre Frequenz eine gewisse Grenze nicht übersteigt.

2. Es besteht ein bestimmter Zusammenhang zwischen der Reizung und dem Zeichen des Felt, bzw. der Lage des Nervmuskelpreparat in bezug auf die Richtung des Felt.

3. In Feldern mittelstarker Spannung tritt zuerst bipolare direkte Reizung auf und dann die unipolaren Hauptreizungen. In starken Feldern entsteht zuerst unipolare umgekehrte Reizung und zuletzt erscheinen unipolare zusätzliche Reizungen.

4. Bei Aufhebung des Felds sind die zusätzlichen Reizungen gleichsinnig mit den Hauptreizungen, und bei Einstellung des Felds sind sie entgegengesetzt.

5. Die Reizungen erfolgen nach zwei Reihen, denen die eine der unipolaren Hauptreizung zu Grunde liegt, auf welche die andere Hauptreizung folgt. Ihre Reihenfolge ist bei ein und demselben Nervmuskelpreparat bei allen Reizarten konstant und nur das Zeichen der Reizungen schlägt in das entgegengesetzte über.

РОЛЬ ЛЕЙКОЦИТОВ, ЭМИГРИРУЮЩИХ ЧЕРЕЗ СЛИЗИСТУЮ ОБОЛОЧКУ ЖЕЛУДОЧНО-КИШЕЧНОГО ТРАКТА

Е. И. Синельников, М. Т. Ковалева и А. Е. Гершович

Из лаборатории сравнительной физиологии Одесского зоо-биологического института

Поступила в редакцию 1.IX.1938 г.

В настоящее время можно считать доказанным наличие постоянной эмиграции лейкоцитарных элементов по всей слизистой оболочке желудочно-кишечного тракта у теплокровных животных и у человека. Выселение лейкоцитов по поверхности слизистой оболочки — одна из физиологических функций слизистой. В здоровом организме, кроме пищеварительного канала, эмиграция лейкоцитов происходит на поверхности слизистой оболочки носа, конъюнктивы глаза, влагалища и других слизистых полостей. В различных отделах желудочно-кишечного тракта интенсивность и характер эмиграции форменных элементов неодинаковы. В полости, находящейся в непосредственном соприкосновении с наружным воздухом, вместе с которым возможно попадание на слизистую большого количества различных бактерий, например, в полости рта и влагалища, идет интенсивная эмиграция нейтрофильных лейкоцитов.

Совершенно отсутствует эмиграция полинуклеаров в полость кишечника, которая закрыта от непосредственного соприкосновения с наружным воздухом. Через кишечную стенку в норме эмигрируют главным образом лимфоциты, повидимому, из аденоидной ткани кишечника.

Наши опыты с изолированными отрезками тонкой и толстой кишки и с малым, изолированным по Павлову желудочком у собак, поставленные совместно с проф. М. А. Ясиновским (1) и В. М. Соломанным (6), показали, что после изоляции указанных полостей к выходению в просвет их лимфоцитов присоединяется эмиграция нейтрофилов, которая по характеру процесса делается сходной с эмиграцией лейкоцитов в ротовую полость. Смену формы выселяющихся лейкоцитов надо объяснить сменой бактериальной флоры под влиянием искусственных условий связи изолированных отрезков кишки с внешней средой.

В здоровом организме в различных отделах желудочно-кишечного тракта интенсивность эмиграции лимфоцитов неодинакова. Она невелика в пищеводе, в желудке и толстых кишках, достигает значительной интенсивности в тонких кишках и особенно в червеобразном отростке у кролика. По данным М. А. Ясиновского (2), в 1 минуту на 1 см² слизистой тощей кишки эмигрирует 4700 лимфоцитов, в подвздошной кишке эмиграция соответственно увеличена — до 7100. Наибольшая эмиграция обнаружена у кролика в червеобразном отростке: здесь, по нашим данным, эмигрирует 45 000 лимфоцитов в 1 минуту на 1 см² слизистой. В стенке червеобразного отростка лимфатические фолликулы расположены на всем протяжении его.

Во всех отделах желудочно-кишечного тракта, кроме ротовой полости, происходит эмиграция лимфоцитов¹.

Вайль и Шейнина (3) исследовали на гистологических срезах распределение лейкоцитов в слизистой желудка кошек при голодании и во время процессов пищеварения. Они обнаружили, что вне пищеварения в слизистой желудка количество лейкоцитов невелико. Лейкоциты располагаются главным образом в области входа в желудок во всех слоях слизистой. В пилорической части желудка лейкоциты встречаются только в глубине тканей; в области дна их почти не находили.

Hamperl (4) изучал распределение лейкоцитов в слизистой человеческого желудка. Он обнаружил постоянное присутствие нейтрофильных лейкоцитов в строме слизистой и среди эпителиальных клеток. Hamperl приходит к выводу, что диапедез лейкоцитов из сосудов начинается в глубине слизистой, а затем переходит на поверхностные слои, поэтому лейкоциты можно обнаружить во всех слоях стенки желудка. Loerer и Marchal (5) исследовали нахождение лейкоцитов в содержимом желудка. Они нашли, что «желудочный лейкопедез» может быть вызван различными веществами, вводимыми в желудок. Они находили положительный лейкопедез при приеме внутрь растворов различных солей, как-то: NaCl , CaCl_2 , а также глюкозы и сахарозы и кислых веществ, вызывающих аппетит. Атропин усиливал лейкопедез и задерживал секрецию желудочного сока, эзерин подавлял лейкопедез и увеличивал секрецию. Loerer и Marchal рассматривают желудочный лейкопедез как нормальное явление.

М. А. Ясиновский (2) в острых опытах на животных через слизистую стенки желудка обнаружил только скудную эмиграцию лимфоцитов. В норме в желудке не наблюдается эмиграции полиморфноядерных лейкоцитов. Loerer и Marchal (5) принимали полинуклеарные лейкоциты, попадающие из полости рта при проглатывании слюны и пищи в желудок, за лейкоциты, эмигрировавшие через стенку его.

Вопрос о возможности выселения лейкоцитов в полость желудка в норме должен быть подвергнут дальнейшей разработке.

Локализация эмиграции лейкоцитов через слизистую ротовой полости изучена более детально. Принимая во внимание различие в строении слизистой оболочки в различных участках полости рта в смысле строения покровного эпителия, расположения сосудов, наличия ретикулярной и лимфоидной тканей и обилия железистой ткани, мы можем а priori сделать заключение, что эмиграция лейкоцитов в различных частях слизистой должна идти с неодинаковой интенсивностью.

Для изучения эмиграции на отдельных участках слизистой полости рта М. А. Ясиновским (2) и В. В. Ворониным был сконструирован аппарат, который может приставляться к слизистой щеки, губы, спинки языка и десны. Этот аппарат дает возможность подсчитывать количество эмигрировавших лейкоцитов с определенной поверхности участка за единицу времени. Исследования показали, что выходение лейкоцитов на 1 см^2 поверхности десны в 9 раз больше, чем на 1 см^2 остальной слизистой оболочки ротовой полости. С поверхности щек, губ и спинки языка выходение лейкоцитов оказалось незначительным.

Исходя из наблюдений М. А. Ясиновского (2), показавшего отсут-

¹ В отношении желудка этот вопрос нельзя еще считать окончательно решенным.

ствие эмиграции лейкоцитов ротовой полости у новорожденных и у беззубых стариков, мы совместно с М. Т. Ковалевой подробно изучили интенсивность эмиграции в зависимости от наличия зубов и в связи с этим выяснили значение слизистой десен в эмиграции лейкоцитов по методу последовательных полосканий [методику см. у М. А. Ясиновского (2)].

Наши наблюдения показали, что у людей, имеющих здоровые десны и все здоровые зубы, в 1 мм³ ополаскивающей полость рта жидкости в среднем имеется 124,5 лейкоцита, минимально—55,4, максимально—172,8. У людей, не имеющих в ротовой полости ни одного зуба, в 1 мм³ ополаскивающей жидкости найдено в среднем 2,6 лейкоцита, минимально—0,8, максимально—9.

Если принять во внимание, что у людей, лишенных зубов, слизистая десен превращается в рубцовую ткань, то надо думать, что через плотную ткань атрофированных десен выселение лейкоцитов невозможно. Минимальную эмиграцию форменных элементов, обнаруженную у беззубых, надо отнести за счет выхождения слюнных телец через слизистую губ, щек и языка.

Чтобы показать зависимость интенсивности эмиграции лейкоцитов от наличия количества зубов и от количества нормально функционирующих десневых сосочков, производилось последовательное полоскание передней части рта у людей, имеющих различное количество зубов.

Наблюдения, произведенные над 23 испытуемыми, выяснили, что выселение лейкоцитов усиливается при увеличении количества зубов. При наличии во рту от 1 до 4 зубов в 1 мм³ промывной жидкости в среднем мы находим 13,9 лейкоцита, при наличии от 5 до 8 зубов количество лейкоцитов увеличивалось до 30,4; если же во рту имелось от 9 до 16 зубов, то в этих случаях эмигрировало в среднем 35,1 лейкоцита. Повидимому, в нормальных условиях, при наличии зубов, эмиграция идет главным образом через слизистую оболочку десен. Это вполне согласуется с гистологическими данными. Сосочки слизистой, охватывающие шейку зуба, высоки, вдаются в эпителиальный слой, богаты сосудами и прикрыты неороговым слоем эпителия.

После обнаружения почти полного отсутствия эмиграции лейкоцитов у беззубых людей при полоскании ими передней части рта мы произвели у них подсчет эмигрировавших форменных элементов из аденоидной ткани глотки. У здоровых людей, имеющих все зубы, сделать это невозможно. У них к форменным элементам, эмигрирующим из аденоидного кольца глотки, примешиваются лейкоциты передней части рта при прохождении промывной жидкости через ротовую полость. Мы воспользовались беззубыми людьми и выяснили у них сначала эмиграцию лейкоцитов передней части рта, а затем производили полоскания глотки.

Как видно из табл. 1 (стр. 586), количество лимфоцитов в промывных водах глотки у беззубых людей больше по сравнению с таковыми ротовой полости. Под микроскопом в отличие от ротовой полости, в которую эмигрируют нейтрофильные лейкоциты, в промывных водах глотки найдены главным образом лимфоциты.

На основании полученных данных мы не можем судить о количественной стороне эмиграции лимфоцитов из аденоидной ткани у людей всех возрастов. Известно, что аденоидная ткань развита лучше всего в молодости; с возрастом наблюдается обратная инволюция тонзилл и других аденоидов. Особенно резко выражено обратное развитие аденоидной ткани у стариков. Действительно, в наших опы-

Таблица 1. Эмиграция лимфоцитов из аденоидного кольца глотки беззубых людей

№ п/п	Количество лимфоцитов и лейкоцитов	
	в промывной жидкости из передней части рта	в промывной жидкости из глотки
1	1,4	8,3
2	0,8	7,6
3	3,5	17,0
4	2,5	8,1
5	1,2	3,2
6	0,8	2,1

тах обнаружилось, что интенсивность выселения лимфоцитов из аденоидной ткани глотки у беззубых зависит от возраста исследуемых: чем старше были исследуемые, тем слабее была у них эмиграция лимфоцитов из глоточного аденоидного кольца.

Наши исследования дают возможность различать по характеру эмиграции форменных элементов две зоны. В первой зоне эмигрируют нейтрофильные лейкоциты из крови через стенки сосудов и эпителиальный слой глазным образом десневых сосочков. Во второй зоне имеется выход лимфоцитов из аденоидной ткани глотки. Выселение лимфоцитов происходит и дальше из лимфатической ткани по всему желудочно-кишечному тракту. Для выяснения роли форменных элементов, эмигрирующих через слизистую, исследование должно вестись отдельно в каждой зоне. Значение выселяющихся форменных элементов и роль их в организме в каждой зоне не одинаковы.

К сожалению, авторы, высказавшиеся о роли форменных элементов, эмигрирующих в желудочно-кишечный тракт, не учитывали различия в характере эмиграции в различных отделах его. Rössle (7) и Hamperl (4) рассматривают усиление эмиграции лейкоцитов в просвет желудочно-кишечного тракта во время пищеварительного процесса как «физиологическое воспаление». Вайль и Шейнина (3) с таким пониманием процесса не согласны. Ими произведены следующие опыты. Они кормили животных сырым и вареным мясом и молоком и через определенные промежутки времени после кормления производили гистологические исследования вырезанных участков стенки желудка.

На основании полученных препаратов они дают следующую картину инфильтрации слизистой лейкоцитами. Через 1 час 35 мин. после кормления лейкоциты в различном количестве появляются в слизистой желудка кошки. Слизистая кардии обычно значительно инфильтрирована. Замечаются уменьшение количества лейкоцитов к фундальной части желудка и снова увеличение к области пилоруса. Процесс этот начинается из глубоких отделов слизистой, лейкоциты равномерно распределяются в базальной части ее. В ранние сроки пищеварения в более поверхностных слоях слизистой оболочки желудка лейкоцитов меньше, чем в базальной части. Через 5—8 часов от момента кормления эти соотношения меняются в сторону увеличения количества лейкоцитов в поверхностных слоях. Они скопляются под покровным эпителием, располагаясь между клетками.

Сравнивая усиление эмиграции лейкоцитов во время пищеварения с инфильтрацией лейкоцитами стенки желудка при патологическом

воспалении (при гастритах), Вайль и Шейнина приходят к заключению, что в указанных случаях имеется не только количественная, но и глубокая качественная разница в процессах. Термин, предложенный Rössle и поддержанный Hamperl и др., рассматривающими эмиграцию лейкоцитов в полости желудочно-кишечного тракта во время пищеварения как «физиологическое воспаление», Вайль и Шейнина считают неудачным. Rössle физиологический процесс называет термином, характеризующим патологическое состояние. Согласно взглядам Loerper и Marchal, лейкоциты активно участвуют в акте пищеварения: они помогают при переваривании протеинов, усиливают амилалитическое действие панкреатического сока и активируют его. Лейкоциты предохраняют организм от отравления веществами, действующими токсически. По Loerper и Marchal, сахар легко вызывает секрецию желудочного сока и повышает лейкопедез в желудке.

Все положения Loerper и Marchal должны быть еще раз проверены и подтверждены опытным путем.

Наблюдения показали, что лейкоциты и лимфоциты, выселившиеся в полость желудочно-кишечного тракта, разрушаются. Принимая во внимание длину всего пищеварительного канала и интенсивность эмиграции форменных элементов в различных отделах его, можно сказать, что местом гибели лейкоцитов и лимфоцитов, эмигрирующих из крови и лимфоидной ткани стенки кишечника, кроме ретикуло-эндотелиальной системы, является желудочно-кишечный тракт и другие полости, покрытые слизистой оболочкой.

Некоторые авторы рассматривают полости желудочно-кишечного тракта, подобно ретикуло-эндотелиальной системе, как кладбище лейкоцитов, т. е. как место эмиграции отживших, поврежденных, фагоцитировавших лейкоцитов.

Если подойти к изучению вопроса о значении эмиграции лейкоцитов через слизистую оболочку и их способности к фагоцитозу филогенетически, то мы должны обратить внимание на то, что у многих беспозвоночных усвоение пищи через кишечник возможно двумя способами: путем фагоцитоза и путем всасывания. Оба способа различны по своему характеру. При фагоцитозе происходит захват твердых частиц пищи при помощи клеток кишечной стенки и внутриклеточное или внутриплазматическое переваривание их. Всасыванию предшествует выделение пищеварительных соков в полость кишечника. В этом случае пищеварение происходит экстрацеллюлярно.

Фагоцитоз и интрацеллюлярное пищеварение надо отнести филогенетически к более древним процессам. У всех Protozoa, питающихся частицами твердой пищи, мы констатируем фагоцитарный процесс. У многоклеточных фагоцитарное пищеварение имеется только у низших, как-то: губок, кишечнополостных и червей (Plathelminthes) и у более высоко развитых, а именно у улиток (Mollusca).

У губок пищеварение происходит только при помощи фагоцитоза (амебоцитов). Клетки кишечной стенки у животных высших классов—Annelides Arthropoda и позвоночных животных—потеряли способность к фагоцитозу, они только всасывают (9).

Виноградная улитка переваривает белок при помощи фагоцитоза, другие пищевые вещества перевариваются при помощи соков, выделяющихся в кишечную полость. Тушь, кармин, железо фагоцитируются кишечными клетками виноградной улитки (1).

У беспозвоночных животных изучался главным образом фагоцитарный процесс неподвижными клетками кишечной стенки. В данной работе нас интересовал вопрос о способности к фагоцитозу лейкоцитов, свободной эмигрирующих из гемолимфы через слизистую стенки в полость желудка и кишки.

В совместной с А. Е. Гершович работе мы задались целью выявить подвижность и способность к фагоцитозу лейкоцитов, эмигрирующих через слизистую желудочно-кишечного тракта, у беспозвоночных (виноградной улитки) и у позвоночных холоднокровных (лягушки).

У голодающей в течение одних или двух суток улитки мы промывали желудок физиологическим раствором поваренной соли (0,6%).

NaCl) при помощи шприца с тупым, изогнутым под прямым углом наконечником. В промывных водах первой порции лейкоциты были неподвижны; иногда вокруг них имелась примесь слизи. При наблюдении за лейкоцитами во второй и третьей порциях при комнатной температуре (12—14°) оказалось, что они изменяли свою форму, выпускали тонкие протоплазматические отростки, изменяя число их. Лейкоциты полости желудка, так же как и лейкоциты гемолимфы у виноградной улитки, имели способность соединяться друг с другом и образовывать плазмодии. При промывании кишки через анальное отверстие мы получали неподвижные лейкоциты, частью покрытые ободком слизи. Подвижность констатировалась лишь в очень редких случаях.

Для определения фагоцитарной функции мы добавляли к промывным водам 2—3 капли раствора трипанблау и через некоторое время рассматривали форменные элементы под микроскопом. В промывных водах первой порции мы не находили фагоцитировавших краску лейкоцитов. Во второй и третьей порциях было много лейкоцитов с коагулированными внутри них зернами коллоидной краски трипанблау. Лейкоциты продолжали производить амебоидные движения и выпускать тонкие протоплазматические отростки. Из этих наблюдений мы можем сделать вывод, что у виноградной улитки способны к фагоцитозу не только неподвижные клетки кишечной стенки, но и свободно эмигрирующие сквозь стенку свежие лейкоциты. Пребывание в течение некоторого времени выселившихся лейкоцитов в полости желудка вызывает потерю способности их к фагоцитозу.

Вторым объектом наших исследований были холоднокровные позвоночные (*Rana temporaria*). У лягушки, так же как и у теплокровных животных, идет постоянная эмиграция белых форменных элементов через слизистую ротовой полости. Мы получали у лягушки методом ирригации из ротовой полости гораздо меньше лейкоцитов по сравнению с теплокровными животными и человеком. Для нахождения лейкоцитов в промывных водах под микроскопом приходилось их подвергать центрифугированию. Окраска форменных элементов гимзой показала, что в ротовую полость лягушки эмигрируют как лейкоциты, так и лимфоциты, очень похожие на белые форменные элементы крови как по сетчатому построению протоплазмы, так и по форме ядра. Свежие, только что эмигрировавшие лейкоциты, взятые из последней порции после многократных полосканий, имеют разнообразную форму—овальную, грушевидную, угловатую. При комнатной температуре (12—14°) в физиологическом растворе поваренной соли (0,6%) они производили амебоидные движения, выпускали тонкие протоплазматические отростки, число которых и расположение со временем менялись.

У зимних голодавших лягушек при первом промывании желудка мы всегда находили под микроскопом в большом количестве неподвижные лейкоциты круглой формы, часто склеенные в кучки и всегда окруженные обильной слизью.

Для промывания желудка стеклянные канюли вводились в пищевод и пилорус и этим исключалась возможность попадания лейкоцитов в желудок из ротовой полости и двенадцатиперстной кишки. После повторных промываний желудка физиологическим раствором поваренной соли число форменных элементов сильно уменьшалось, слизь исчезала и можно было наблюдать за амебоидными движениями отдельных лейкоцитов.

На основании наших опытов можно вывести заключение, что в

ротовую полость и желудок лягушки эмигрируют вполне жизнеспособные лейкоциты.

Для выяснения жизнеспособности лейкоцитов, эмигрирующих в желудок лягушки, мы применяли метод окраски их коллоидными красками.

Опыт мы производили следующим образом. Зимней голодающей лягушке тщательно промывали желудок физиологическим раствором поваренной соли для освобождения его от большого количества накопившейся слизи. После промывания вводили в желудок 1—2 см³ слабого раствора трипанблау или смеси красок трипанблау и конгорот, взятых поровну. Для повышения общего жизненного тонуса мы держали лягушку в термостате в течение 1 часа и затем снова промывали ей желудок физиологическим раствором поваренной соли. Первые порции промывных вод были сильно окрашены, что мешало наблюдению под микроскопом. В последующих, более обесцвеченных порциях все лейкоциты были окрашены диффузно, в зависимости от окраски, в синий или красный цвет, т. е. все лейкоциты были мертвы. При дальнейшем промывании желудка (10—15 раз) и рассмотрении промывных вод под микроскопом было обнаружено, что с каждым промыванием количество мертвых диффузно окрашенных лейкоцитов уменьшалось и увеличивалось количество неокрашенных живых лейкоцитов, производящих амебоидные движения. В протоплазме некоторых из них были обнаружены синие зерна трипанблау, а в других случаях — красные зерна конгорот.

Эти наблюдения позволяют сделать вывод, что свежеемигрировавшие в желудок лягушки лейкоциты жизнедеятельны и способны фагоцитировать коллоидные краски трипанблау и конгорот и откладывать их в протоплазме в виде зерен.

Окраска гимзой дала нам возможность обнаружить в ротовой полости не только лейкоциты, малые и большие лимфоциты, но и другие белые форменные элементы лягушки. Для выяснения дальнейшей судьбы фагоцитировавших макрофагов и возможности их эмиграции через слизистую мы вводили в брюшную вену лягушки 1 см³ 1% раствора трипанблау или трипанрот. После окрашивания слизистой через различные промежутки времени, начиная от 1 часа и кончая двумя сутками, мы промывали ротовую полость и желудок лягушки физиологическим раствором поваренной соли, но в промывных водах ни разу не находили форменных элементов с поглощенными зернами краски. Для сравнительно-физиологических целей мы производили подобные же опыты над теплокровными животными. В одних случаях мы вводили в ушную вену кролика 2 см³ 1% раствора трипанблау, в других опытах морским свинкам впрыскивали 1% раствор конгорот непосредственно в левый желудочек сердца и, наконец, собаке, имевшей изолированный отрезок толстой кишки вместе со слепой кишкой, вводили 2% раствор трипанрот в вену ноги. Через определенные промежутки после впрыскивания краски мы производили тем же опытным животным ирригацию полости рта или изолированной кишки 0,9% NaCl, однако, так же как и у холоднокровных животных, мы ни разу не обнаружили в промывных водах белых форменных элементов с фагоцитированными зернами коагулированной коллоидной краски.

Таким образом, полости рта, желудка и кишок не являются местом гибели гистиоцитов, фагоцитировавших коллоидные краски.

Выводы

1. Лейкоцитарные элементы постоянно эмигрируют по всей слизистой оболочке желудочно-кишечного тракта у беспозвоночных (виноградная улитка), у холоднокровных позвоночных (лягушка), у теплокровных животных и у человека. Выселение белых форменных элементов на поверхность слизистой оболочки—одна из физиологических функций слизистой.

2. Хронические опыты с изолированными отрезками тонкой и толстой кишок и с малым изолированным по Павлову желудочком у собак показали, что после изоляции указанных полостей выходение в просвет их лимфоцитов сменяется эмиграцией нейтрофилов, которая по характеру процесса делается сходной с эмиграцией лейкоцитов в ротовую полость. Смену формы выселяющихся лейкоцитов надо объяснить сменой бактериальной флоры под влиянием искусственных условий связи изолированных отрезков кишки с внешней средой.

3. По характеру эмиграции форменных элементов в желудочно-кишечном тракте можно различать две зоны. В первой зоне (ротовая полость) эмигрируют главным образом нейтрофильные лейкоциты из крови через стенки сосудов и эпителиальный слой слизистой, преимущественно в десневых сосочках. Интенсивность эмиграции лейкоцитов у человека зависит от наличия зубов и от количества нормально функционирующих десневых сосочков. Во второй зоне имеется выходение главным образом лимфоцитов из аденоидной ткани глотки. Выселение лимфоцитов происходит и дальше из солитарных фолликулов и пейеровых бляшек и вообще лимфоидной ткани по всему желудочно-кишечному тракту. Для выяснения форменных элементов, эмигрирующих через слизистую, исследование должно вестись отдельно в каждой зоне.

4. Если подойти к изучению вопроса о значении эмиграции лейкоцитов через слизистую оболочку и их способности к фагоцитозу филогенетически, то мы должны обратить внимание на то, что у многих видов беспозвоночных усвоение пищи через кишечник возможно двумя способами: путем фагоцитоза и путем всасывания. Фагоцитоз и с ним связанное интрацеллюлярное пищеварение надо отнести филогенетически к более древним процессам.

5. У виноградной улитки способны к фагоцитозу не только неподвижные клетки кишечной стенки, но и свободно эмигрирующие сквозь стенку свежие лейкоциты, производящие амебоидные движения. Пребывание в течение некоторого времени выселившихся лейкоцитов в полости желудка вызывает потерю способности у них к фагоцитозу.

6. В ротовую полость и желудок лягушки эмигрируют вполне жизнедеятельные лейкоциты, способные фагоцитировать коллоидные краски трипанблау или конгорот и откладывать их в протоплазме в виде зерен.

7. При введении коллоидных красок в брюшную вену лягушки, левый желудочек сердца морской свинки, ушную вену кролика и вену ноги собаки мы никогда не находили белых форменных элементов, эмигрировавших в полость желудочно-кишечного тракта, с зернами впрыснутой коллоидной краски в их протоплазме.

ЛИТЕРАТУРА

1. Синельников Е. И. и Ясиновский М. А., Журн. эксп. биол. и мед., № 8, 1926; Frankfort, Zeitschr. Pathol., 5, 1927.—2. М. А. Ясиновский, К физиологии, патологии и клинике слизистых оболочек, Диссертация, Госмедиздат УССР.

1931.—3. Вайль С. С. и Шейнина М. Б., Труды Всерос. конф. патол., Биомедгиз, 68, 1935.—4. Hamperl, Ziegl. Beitr., 90.—5. Loeper M. et Marchal G., C.r. soc. biol., 87, 640, 1081, 1172, 1350, 1922; 88, 77, 175, 592, 1923; 91, 544, 546, 547, 1924.—6. Синельников Е. И., Соломанный В. М. и Ясиновский М. А., Труды Одесского зоо-биологического института, сб. III, 1937.—7. Rössele-Verhand, Deut. ch. Pathol. Gesell., Tag. 19, 18—68, 1923.—8. Loeper M. A. et Marchal G., Progrès méd., 53, 759, 1925; B. ol. méd. 16, 67, 1926.—9. Buddenbrock, Grundriss d. vergleichenden Physiologie, 1930.—10. Jordan N., Allegem. vergl. ch. Physiol., S. 48, 1928.—11. Н. Н. Аничков, Учение о ретикул-эндотелиальной системе, Госиздат, 1930.—12. Kiyono, Vitale Karminspeicher., Jena, Fischer, 1914; Folia haematologica (Archiv), 18, 149, 1914, цит. по Н. Н. Аничкову.

LE RÔLE DES LEUCOCYTES ÉMIGRANT PAR LA MUQUEUSE DU CANAL GASTRO-INTESTINAL

E. I. Sinelnikov, M. T. Kovaleva et A. E. Guerchowitch

Laboratoire de Physiologie Comparée de l'Institut Zoo-Biologique, Odessa

1. Une émigration continue d'éléments leucocytaires a lieu long de toute la muqueuse du tube digestif tant chez les invertébrés (escargot) que chez les vertébrés poikilothermes (grenouille) ou homeothermes et chez l'homme. L'émigration des leucocytes à la surface de la muqueuse constitue une fonction physiologique de celle-ci.

2. Des expériences chroniques sur des parties isolées de l'intestin grêle et du colon et sur le «petit estomac» d'après Pavlov sur des chiens, permirent d'établir qu'après l'isolation des cavités sus-citées l'émigration de lymphocytes à travers leur muqueuse cède place à une diapedèse d'éléments neutrophiles semblable à l'émigration leucocytaire ayant lieu dans la cavité buccale. La substitution des formes leucocytaires migrantes doit être attribuée aux changements de la flore microbienne sous l'influence des rapports artificiels entre les parties de l'intestin et le milieu ambiant qui s'établissent à la suite de l'isolation opérative.

3. Deux zones différentes se présentent dans le tube digestif, selon le caractère des éléments cellulaires émigrants. Dans la première zone (cavité buccale) ce sont surtout des leucocytes neutrophiles, qui sortent du sang à travers les parois vasculaires et la surface épithéliale de la muqueuse, surtout au niveau des papilles gingivales. Chez l'homme l'intensité de l'émigration leucocytaire dépend de la présence des dents et de la quantité de papilles gingivales à fonction normale.

Dans la deuxième zone on observe, en premier lieu, le passage de lymphocytes à partir du tissu adénoïde du pharynx. Plus loin, des lymphocytes sortent des follicules solitaires et des plaques de Peyer, en somme, de toutes les formations de tissu lymphoïde le long du tube digestif. Afin de se renseigner sur le type des éléments cellulaires quittant la muqueuse il est nécessaire d'étudier chaque zone séparément.

4. En abordant du point de vue phylogénétique le problème du rôle de l'émigration des leucocytes à travers la muqueuse et de leur capacité phagocytaire, il faut se rendre compte que l'assimilation de la nourriture au niveau des intestins chez nombre d'espèces invertébrées peut se produire par deux voies différentes,—à savoir: par phagocytose et par resorption. La phagocytose et la digestion intracellulaire, qui s'y rattache, sont des processus phylogénétiquement plus anciens.

5. Chez l'escargot, l'aptitude à la phagocytose est propre tant aux cellules immobiles de la paroi intestinale qu'aux leucocytes libres, fraîchement émigrés à travers la paroi et manifestant des mouvements amiboïdes. Chez des leucocytes émigrés, ayant séjourné un certain temps dans la cavité gastrique, la capacité phagocytaire s'éteint.

6. Chez la grenouille, des leucocytes tout-à-fait actifs émigrent dans la cavité buccale et dans l'estomac, capables de phagocyter les pigments colloïdes (bleu de trypan ou rouge Congo) et de les déposer dans leur protoplasme en forme de granules.

7. Après l'injection de pigments colloïdes dans la veine abdominale de la grenouille, le ventricule gauche du cobaye, la veine de l'oreille du lapin ou la veine femorale du chien, nous n'avons jamais trouvé des éléments leucocytaires avec des inclusions de granule des pigments colloïdes injectés parmi les cellules ayant émigré dans les cavités du tube digestif.

МАТЕРИАЛЫ ПО ФИЗИОЛОГИИ ВНЕШНЕЙ СЕКРЕЦИИ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

СООБЩЕНИЕ IV. СОВМЕСТНОЕ ВЛИЯНИЕ ФИЗОСТИГМИНА И СЕКРЕТИНА НА СЕКРЕТОРНЫЙ ПРОЦЕСС ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

С. Максимов

Из физиологического отдела (зав. — проф.
Е. К. Приходькова) Всеукраинского центрального
института эндокринологии и органотерапии

Поступила в редакцию 16.XI.1938 г.

Изучая влияние физостигминизации животного на секреторную функцию поджелудочной железы, мы поставили себе задачу на первом этапе нашей работы проследить секреторный процесс панкреатической железы под влиянием физостигмина на фоне действия секретина. С этой целью мы поставили три серии острых опытов.

Первая серия — острые опыты, в которых изучалось влияние физостигмина в дозе, инактивирующей действие холинэстеразы (0,1 мг на 1 кг веса животного), на секрецию поджелудочного сока (всего 12 опытов).

Вторая серия — острые опыты, в которых изучалось влияние физостигмина (в той же дозе) на секретиновую секрецию при интравенозном введении обоих веществ (всего 6 опытов).

Третья серия — острые опыты, в которых изучалось влияние однократного интравенозного введения физостигмина на фоне продолжительной секретиновой секреции поджелудочной железы (всего 19 опытов).

Все опыты производились на собаках.

Методика

Собаки перед опытом голодали не менее 24 часов. Опыт начинался с неглубокого эфирного наркоза, под которым делалась сперва трахеотомия для обеспечения возможности производить в дальнейшем искусственное дыхание, а затем производилась перерезка спинного мозга под продолговатым. После этого животному перевязывался пищевод на шее с целью прекратить поступление слюны в желудок. Затем производилась лапаротомия и пилорическая часть желудка отделялась от двенадцатиперстной кишки путем наложения лигатуры. Малый проток поджелудочной железы перевязывался, в большой проток вводилась стеклянная канюля, соединявшаяся затем со стеклянной трубкой, находящейся на шкале с миллиметровыми делениями (23 деления шкалы равнялись 1 см³).

Собаки на все время опыта помещались в специальную обогревательную камеру или обкладывались грелками. Для контроля за температурой тела в прямую кишку вводился термометр.

В обе чл. сарфена вводились стеклянные канюли для внутривенного введения физостигмина и секретина.

Раствор физостигмина готовился для каждого опыта ex tempore. Применявшийся нами секретин готовился по способу Старлинга.

Регистрация секреции панкреатического сока производилась по минутам, но для удобства на представленных кривых и протоколах секреция дается за каждые 5 минут в сантиметрах шкалы.

¹ Доложено на заседании научной конференции Института эндокринологии и органотерапии и на заседании Харьковского физиологического общества.

В первой серии наших опытов мы изучали влияние физостигмина на секреторный процесс поджелудочной железы, находившейся в покое или дававшей небольшое количество секрета.

Физостигмин в количестве 0,1 мг на 1 кг веса животного вводился интравенозно через стеклянную канюлю в *v. saphena*. Если железа находилась в покое, то секрет появлялся обычно уже в течение первой минуты и его количество быстро нарастало.

Примером такого опыта может быть опыт № 30 (рис. 1), где в течение всего контрольного времени (15 минут) секрета поджелудочного сока совершенно отсутствовало. Интравенозное введение физостигмина вызвало появление секрета в первой минуте после введения; секрета достигла значительных цифр: так, количество секрета за первые 15 минут после введения физостигмина равнялось 32,7 деления шкалы, а количество секрета за 50 минут, прошедшие после введения физостигмина, было равно 62,7 деления шкалы.

В тех случаях, когда панкреатическая железа в течение контрольного времени давала незначительную секрецию, интравенозное введение физостигмина в количестве 0,1 мг на 1 кг веса животного резко усиливало секреторный процесс, количество секрета быстро нарастало и достигало больших цифр. Опыты первой серии дали нам возможность констатировать, что однократное интравенозное введение физостигмина обуславливает возникновение

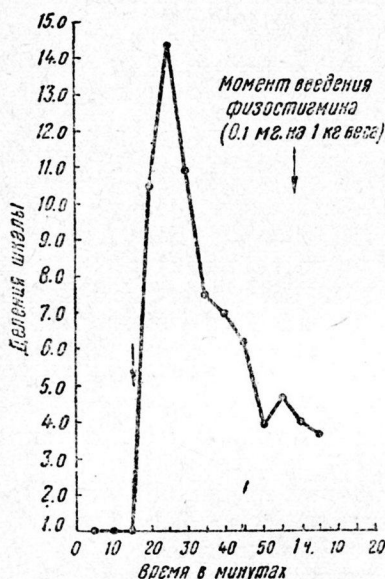


Рис. 1. Опыт № 30. 14.VI.1937 г.

секреторного процесса, если железа находится в покое, или резко усиливает секреторный процесс в поджелудочной железе при наличии незначительной секреции.

Влияние физостигмина на поджелудочную железу сохранялось в течение 1—1½ часов. Представление о характере колебаний секреции, вызванной введением физостигмина, дает кривая на рис. 1.

Изучая эту кривую, мы видим, что после введения физостигмина максимум секреции достигается очень скоро (чаще всего во время вторых 5 минут), сменяется затем постепенным падением секреции.

Полученные нами данные совпадают с данными тех немногочисленных работ, в которых изучалось влияние физостигмина на внешнюю секрецию поджелудочной железы [Wertheimer и Dubois (1), Попельский (2), Gottlieb (3)].

Изучение влияния однократного введения физостигмина на секрецию поджелудочного сока, вызванную однократным введением секретина, проводилось нами таким образом, чтобы совместному введению секретина и физостигмина всегда предшествовало контрольное введение той же дозы секретина. Это давало нам возможность иметь представление о характере действия применявшегося секретина, определять, какие сдвиги происходят под влиянием физостигмина в секреторном процессе панкреатической железы, вызванном введением секретина.

Полученные нами данные иллюстрируют опыты № 7 и 6. Рассматривая кривую на рис. 2 (опыт № 7), мы видим, что в этом опыте

контрольное введение 10 см³ секретина обусловило за полчаса секрецию поджелудочного сока в 39,1 деления шкалы; совместное введение 10 см³ секретина и физостигмина в количестве 0,1 мг на 1 кг веса животного в течение такого же промежутка времени обусловило секрецию панкреатического сока, равную 19,5 деления шкалы.

Приводим протокол опыта № 7.

Опыт № 7. 7.III.1937 г.

Время	Количество поджелудочного сока за 5-минутные промежутки в см шкалы
В 3 часа 10 мин. введено 10 см ³ секретина	
3 часа 15 мин.	20,7
3 » 20 »	10,9
3 » 25 »	3,7
3 » 30 »	1,9
3 » 35 »	0,7
3 » 40 »	1,2
В 3 часа 40 мин. введено 10 см ³ секретина и 0,1 мг физостигмина на 1 кг веса животного	
3 часа 45 мин.	11,0
3 » 50 »	4,2
3 » 55 »	1,2
4 » 00 »	1,2
4 » 10 »	1,2
4 » 15 »	0,7

Опыт № 16. 19.IV.1937 г.

Время	Количество панкреатического сока за 5-минутные промежутки
В 2 часа 20 мин. начато непрерывное равномерное введение секретина	
2 часа 25 мин.	0
2 » 30 »	12,0
2 » 35 »	16,7
2 » 40 »	13,3
В 2 часа 40 мин. введен физостигмин в количестве 0,1 мг на 1 кг веса животного; непрерывное равномерное введение секретина продолжается	
2 часа 45 мин.	7,3
2 » 50 »	0
2 » 55 »	0
2 » 00 »	0

В опыте № 6 контрольное введение 10 см^3 секретина обусловило секрецию панкреатического сока, равную за 30-минутный промежуток 32,4 деления шкалы; совместное введение 10 см^3 секретина и 0,1 мг физостигмина на 1 кг веса животного в течение такого же промежутка времени обусловило секрецию, равную 3,1 деления шкалы.

Подводя итоги данным этой серии опытов, мы должны констатировать, что введение физостигмина вызывает резкое уменьшение или даже полное прекращение секреции поджелудочной железы, вызванной введением 10 см^3 секретина.

Поставив перед собой цель в третьей серии опытов изучить влияние однократного интравенозного введения физостигмина на секрецию панкреатического сока, вызванную непрерывным введением секретина, мы прежде всего поставили ряд опытов, задачей которых являлось получить секрецию при непрерывном равномерном введении секретина и изучить ее характер.

Непрерывное равномерное введение секретина производилось при помощи мариоттова сосуда, соединенного посредством резиновой трубки с канюлей, введенной в вену животного. Скорость поступления секретина в вену была равна 3—4 см^3 в 1 минуту.

Опыты № 22 (рис. 3) и 31 иллюстрируют полученные нами данные.

Введение секретина вышеуказанным способом обуславливало появление интенсивной секреции, если

секреторный процесс до введения секретина отсутствовал полностью (рис. 3), или вызывало резкое нарастание количества секрета, если железа до введения секретина давала небольшое количество сока.

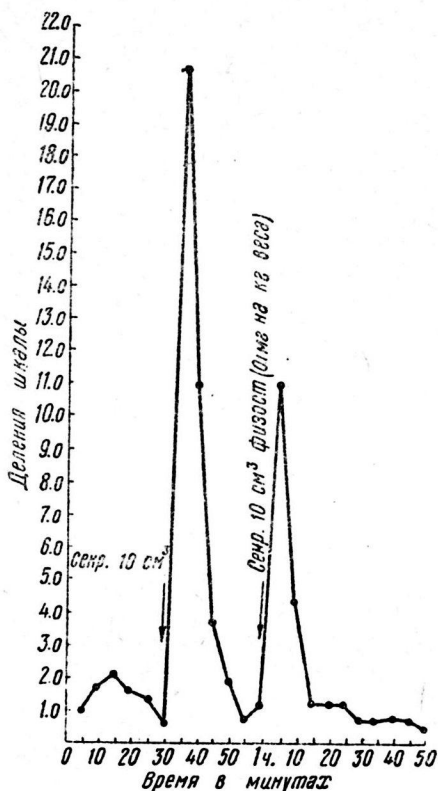
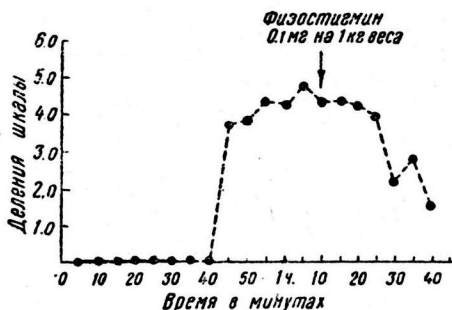


Рис. 2. Опыт № 7. 7.III.1937 г.

Рис. 3. Опыт № 22. 19.V.1937 г. Пунктиром обозначена секреция при непрерывном введении секретина



И в том, и в другом случае секреция, увеличиваясь, быстро устанавливалась на больших цифрах, колеблясь затем в небольших пределах.

Установив характер секреции поджелудочного сока при непрерывном равномерном введении секретина, мы стали изучать, как влияет на эту секрецию однократное введение физостигмина в количестве 0,1 мг на 1 кг веса.

Рассматривая кривую на рис. 3 (опыт № 22), мы видим, что введение физостигмина обусловило резкое уменьшение секреции панкреатического сока.

В опыте № 31 в течение 15 минут, предшествовавших введению физостигмина, количество сока за отдельные 5-минутные промежутки колебалось между 48,2 и 54,8 деления регистратора, а за третий 5-минутный промежуток после введения физостигмина количество сока было равно всего 18,3 деления регистратора, другими словами, уменьшилось в 3 раза.

В некоторых опытах мы имели еще более резкое снижение секреции, а иногда и полное ее прекращение (протокол опыта № 16).

Обсуждение результатов

Первая серия наших опытов показала, что физостигмин обуславливает появление в панкреатической железе секреторного процесса, достигающего значительной силы в течение 1—1½ часов.

Такое действие физостигмина с точки зрения нейрогуморальной теории может быть объяснено следующим образом: появление в крови физостигмина вызывает резкое торможение гидролизующего действия холинэстеразы и как следствие этого накопление ацетилхолиноподобных веществ, освобождаемых парасимпатической нервной системой. Ацетилхолиноподобные вещества, приносясь с током крови к поджелудочной железе, возбуждают секреторный аппарат железы и вызывают значительную секрецию панкреатического сока.

Постепенно, с прекращением действия физостигмина, которое, как известно, наступает через 1—1½ часа, холинэстераза начинает разрушать ацетилхолин, что ведет в конце опыта к постоянному падению секреции.

Вторая и третья серии наших опытов, в которых изучалось совместное влияние секретина и физостигмина на секреторный процесс панкреатической железы, дали очень интересные факты.

Два гуморальных фактора, каждый из которых в отдельности в применяемых дозах вызывал появление интенсивного секреторного процесса, при совместном действии вызывали не увеличение, а уменьшение количества секрета.

Другими словами, физостигмин и секретин при совместном применении оказывают эффект, аналогичный эффекту, полученному в свое время Попельским (4). Последний при раздражении блуждающего нерва получал резкое замедление или полное прекращение секреции панкреатической железы, вызванное секретинном.

Анализ этого явления будет в дальнейшем предметом нашего изучения в специально проводимой работе, однако уже сейчас этот факт является сам по себе чрезвычайно важным.

Можно полагать, что в данном случае мы имеем дело с изменением функционального состояния клеток поджелудочной железы в результате изменения реактивности железистого аппарата при совместном действии двух возбудителей секреторного процесса.

Выводы

1. Однократное интравенозное введение физостигмина в количестве 0,1 мг на 1 кг веса животного обуславливает возникновение секреторного процесса в поджелудочной железе, если железа находилась в покое, или резко усиливает секреторный процесс при наличии незначительной секреции.

Количество секрета достигает максимума в большинстве опытов в течение первых 10 минут, затем начинается постепенное падение секреции.

2. Однократное совместное интравенозное введение секретина и физостигмина дает, как правило, значительно меньшее количество панкреатического сока, чем введение одного секретина.

3. Интравенозное введение физостигмина в количестве 0,1 мг на 1 кг веса животного вызывает резкое падение количества панкреатического сока, сецернируемого вследствие непрерывного поступления секретина в кровь животного.

ЛИТЕРАТУРА

1. Wertheimer et Dubois, C. r. Soc. Biol., 56, 195, 1904.—2. Попельский Л. Б., дисс., 76, 1908.—3. Gottlieb R., Arch. f. exp. Path. und Pharm., 33, 261, 1894.—4. Попельский Л. Б., дисс., 1896.

ZUR PHYSIOLOGIE DER ÄUSSEREN SEKRETION DER BAUCHSPEICHELDRÜSE

MITTEILUNG I. GEMEINSAMER EINFLUSS VON PHYSOSTIGMIN UND SEKRETIN AUF DIE SEKRETION DES PANKREAS

S. Maximov

Aus d. physiologischen Abteilung (Vorst.: Prof.
E. K. Prichodkova) d. Ukrainischen Zentralinstituts
f. Endokrinologie und Organotherapie, Charkow

1. Einmalige intravenöse Injektion von 0,1 mg Physostigmin pro 1 kg Körpergewicht setzt die sekretorische Tätigkeit der Bauchspeicheldrüse in Gang, falls die Drüse sich im Ruhezustand befand, und bewirkt eine starke Zunahme der Sekretion, falls eine geringe Saftproduktion vorlag.

Die Sekretmenge erreicht in den meisten Versuchen im Laufe von 10 Minuten nach der Injektion ein Maximum; darauf folgt langsame Abnahme der Sekretion.

2. Einmalige gemeinsame intravenöse Injektion von Sekretin und Physostigmin liefert in der Regel eine viel geringere Menge Pankreassaft als Injektion von Sekretin allein.

3. Intravenöse Injektion von 0,1 mg Physostigmin pro 1 kg Körpergewicht bewirkt eine starke Abnahme der Quantität des auf ununterbrochene gleichmässige Infusion von Sekretin in den Kreislauf des Tiers sezernierten Pankreassafts.

ИЗМЕНЕНИЕ ФУНКЦИЙ ЖЕЛУДКА ПРИ ЗАДЕРЖКЕ ЖЕЛЧИ В ОРГАНИЗМЕ

Е. В. Бантин

Из кафедры физиологии (зав. — проф. Г. В. Фольборт) I Харьковского медицинского института и отдела физиологии пищеварения (зав. — доц. А. М. Воробьев) Украинского центрального института эндокринологии и органотерапии

Поступила в редакцию 2.II.1939 г.

Большинство имеющихся в литературе данных относительно зависимости функции желудка от состояния печени, в частности, от задержки желчи, касается секреции желудочных желез. Что касается изменений других функций желудка — эвакуаторной, экскреторной, — то они вовсе не изучались у больных с различными формами задержки желчи в организме. В настоящее время мы знаем, какое огромное значение имеют эвакуаторная и экскреторная функции в клинике патологии желудка.

Разенков по вопросу о тесной взаимосвязи между различными функциями желудка указывает, что чем больше времени пищевой раздражитель задерживается в желудке, тем количество секрета будет больше. Синельников и Гредич на основании полученных ими результатов экспериментальных исследований установили, что между сокоотделением и моторной функцией желудка существует антагонизм. Торможение движений желудка продолжается во все время интенсивного сокоотделения. Шапиро отмечает, что кислотность желудочного сока является функцией не только секреции желудка, но и эвакуации его. Пунин считает, что данные о кислотности желудочного содержимого, не сопровождающиеся данными об эвакуаторной способности желудка, не могут дать точного представления о функции желудка. Нодия нашел, что эвакуация желудка значительно замедляется при hyperaciditas и ускоряется при ахилиях.

Надо отметить, что мы еще в клинике и по настоящее время не имеем ни одного достаточно верного метода для определения эвакуаторной способности желудка.

Что касается экскреторной функции желудка, то в литературе имеются серьезные разногласия по вопросу о причинах, обуславливающих степень экскреции.

Исходя из указанного состояния вопроса, мы поставили перед собой задачу изучить изменения эвакуаторной, секреторной и экскреторной функций желудка после перевязки ductus choledochus.

В настоящей работе мы представляем только данные наших экспериментальных исследований на животных.

Методика

Опыты были поставлены на 10 собаках. Животные на протяжении всего экспериментального периода находились на смешанном питании. Состояние их было вполне удовлетворительное; вес собак колебался в незначительных пределах. Опыты проводились нами через день и начинались натощак; последнее кормление производилось за 18–20 часов до опыта.

Эвакуаторная функция желудка изучалась нами на 5 собаках с желудочной fistulой при применении 500 см³ молочного киселя (250 см³ молока, 250 см³ воды и 10 см³ крахмала). Рядом опытов мы установили норму времени, необходимого для эвакуации этого количества молочного киселя. При исследовании эвакуации желудка каждые полчаса через fistулу желудка выпускался остаток киселя, который затем вновь вводился в желудок через fistульную трубку. После установления нормы желудочной эвакуации собаке производилась операция — перевязка ductus choledochus.

Перевязка ductus choledochus требовала для выполнения 15—20 минут и легко переносилась животными. Уже на следующий день собака чувствовала себя удовлетворительно. Послеоперационный период у всех 5 собак протекал нормально. На 3-й или 4-й день после перевязки собака была бодр и опыты с изучением эвакуации возобновлялись.

Данные исследований

У собаки Рекс до перевязки общего желудочного протока эвакуация 500 см³ молочного киселя заканчивалась через 2½ часа, а после перевязки ductus choledochus время эвакуации у этой же собаки удлинилось и, как видно из рис. 1, все возросло, через 12 дней достигнув 4½ часов вместо 2½ в норме.

То же самое наблюдалось и у других исследованных собак (Голиаф, Цезарь и Буян).

Следующим этапом наших исследований было изучение секреторной и экскреторной функций желудка. Эти функции желудка изучались нами на 4 гастрозофаготомированных собаках (Арлекин, Дэнди, Джульбарс и Голиаф).

Опыты на этих собаках нами также производились через день. Перед опытом собака в течение 20 часов не получала пищи. В день опыта собака ставилась в станок, полость желудка тщательно промывалась теплой водой и по исчезновении отделения желудочного сока, т. е. с наступлением покоя, производилось мнимое кормление 200 г изрезанного на кусочки мяса. Мнимое кормление продолжалось 10 минут. Отмечалось время до начала секреции—латентный период. Желудочный сок собирался каждые 15 минут в течение 3-часового периода. В часовых порциях определялось содержание в процентах свободной HCl титрованием п/10 раствором NaOH с применением в качестве индикатора диметиламиноазобензола; кроме того, определялась переваривающая способность белкового фермента по способу Метта.

Сначала мы устанавливали норму секреции, концентрацию HCl и переваривающую силу желудочного сока у каждой собаки, после

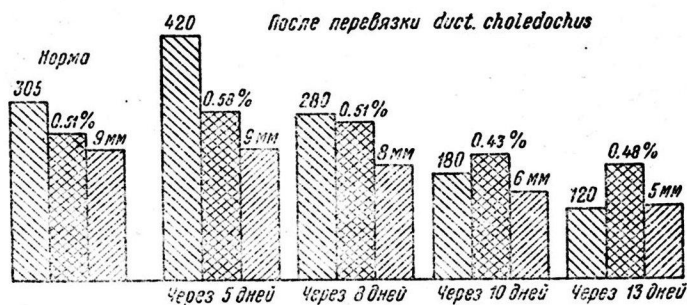


Рис. 2

чего собакам производилась операция—перевязка ductus choledochus.

Результаты наших исследований представлены на рис. 2.

Первый столбик слева обозначает количество желудочного сока, второй показывает процентное содержание HCl, а третий—переваривающую силу желудочного сока.

Из диаграммы рис. 2 видно, что у собаки Арлекин (вес 15 кг) через 5 дней после перевязки ductus choledochus секреция значительно возросла (с 305 см³ в норме до 420 см³), повысилось и содержание HCl.

Последующие опыты показали, что количество секрета прогрессирующе падает; в меньшей степени уменьшаются количество HCl и переваривающая сила желудочного сока. Такие же данные были получены на собаках Голиаф, Джульбарс и Дэнди.

Указанные изменения секреторной функции желудка мы наблюдали с применением нервного раздражителя. Естественно, что представлялась необходимость проследить эти изменения при гуморальном раздражителе секреции. С этой целью мы в отдельных опытах на тех же 4 собаках изучали изменения секреторной функции желудка до и после перевязки ductus choledochus с применением вместо «мнимого кормления» инъекции $0,5 \text{ см}^3$ 0,1% раствора гистамина.

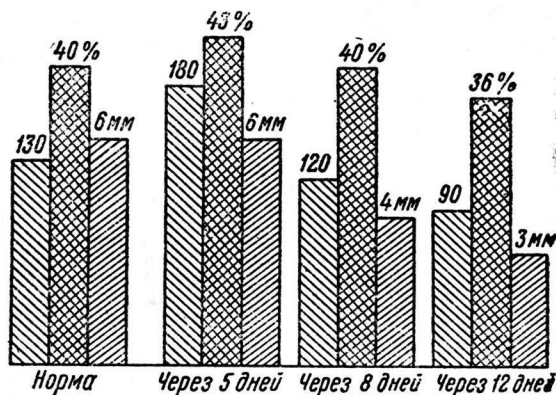


Рис. 3

На рис. 3 видно, что количество желудочного сока у собаки Арлекин после воздействия гистамина увеличивается в первые дни после перевязки желчного протока с 130 до 180 см^3 . Дальнейшие опыты показали падение количества желудочного сока, концентрации HCl и переваривающей силы желудочного сока.

Как видно из представленных нами данных, желудочная секреция, обусловленная как нервным, так и гуморальным раздражителем, претерпевает значительные изменения после перевязки ductus choledochus. Значительное повышение секреции в первые дни после задержки желчи в организме быстро сменяется падением кривой секреции.

Наряду с изучением изменения функций желудка при задержке желчи в организме мы также исследовали выделение мочевины слизистой желудка. Наши опыты, имевшие целью изучить викарную роль слизистой желудка при выключении экскреторной функции печени, т. е. при перевязке ductus choledochus, послужили темой отдельного сообщения. Эти исследования показали, что количество мочевины как в крови, так и в желудочном соке собаки после перевязки ductus choledochus значительно повышается по сравнению с нормой.

Экскреторная функция слизистой желудка нами изучалась параллельно с секреторной функцией желудка. В опытах на упомянутых 4 собаках при исследовании секреторной функции желудка мы после наступления начала секреции впрыскивали собаке подкожно 1 г 10% раствора иодистого калия и с момента инъекции наблюдали время появления иода в желудочном соке.

Для исследования экскреции иода слизистой желудка мы каждые 2—3 минуты брали желудочный сок и производили реакции на иод.

На рис. 4 видно, что у собаки Голиаф в норме экскреция иода с момента его введения происходит через 7 минут. После перевязки

ductus choledochus уже в первые 4 дня экскреция иода замедляется и к 8-му дню введенный иод начинает выделяться через 18 минут.

То же наблюдалось и у остальных собак.

Надо отметить, что такие изменения в экскреторной функции желудка мы находили при желудочной секреции, вызванной как нервным, так и гуморальным раздражителем (гистамин).

Полученные нами результаты исследований эвакуаторной, секреторной и экскреторной функций желудка показали, что после перевязки ductus choledochus упомянутые функции желудка претерпевают значительные изменения. Поэтому мы и считали необходимым проверить, действительно ли указанные изменения функций желудка являются результатом выключения экскреторной функции печени.

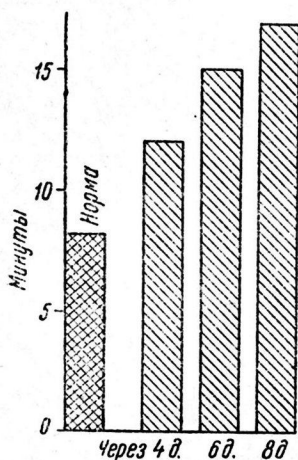


Рис. 4

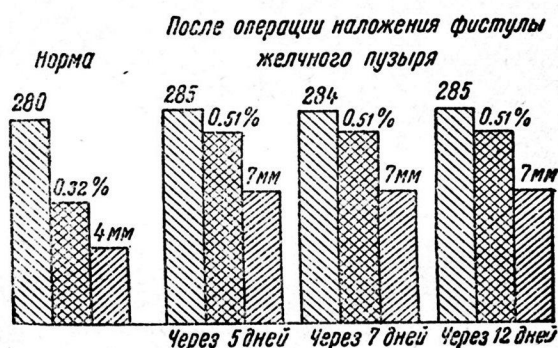


Рис. 5

Для решения этих вопросов мы изучали изменения функций желудка на контрольной гастроэзофаготомированной собаке Рыжике.

После того как рядом опытов мы установили у контрольной собаки Рыжика норму для секреции, экскреции и эвакуации, собаке была произведена операция наложения фистулы желчного пузыря, с одновременной перевязкой ductus choledochus, т. е. были созданы условия для оттока желчи наружу. После такой операции собака через 2—3 дня чувствовала себя вполне удовлетворительно, и через 5 дней мы приступили к продолжению наших исследований.

На рис. 5 видно, что в первые послеоперационные дни количество, а также переваривающая сила желудочного сока не претерпевали особых изменений по сравнению с нормой. Отмечается только увеличение содержания HCl. Это объясняется тем, что у данной собаки до наложения фистулы желчного пузыря при каждом опыте мы наблюдали заброску желчи в желудок, что способствовало понижению концентрации HCl в желудочном соке собаки в норме.

Экскреторная функция желудка у контрольной собаки Рыжика после наложения фистулы желчного пузыря оставалась такой же, как и в норме, т. е. время появления иода в желудочном соке, 6—7 минут, оставалось в пределах нормы.

Эвакуаторная функция желудка у контрольной собаки Рыжика после наложения фистулы желчного пузыря значительно изменялась.

Как видно из рис. 6, продолжительность эвакуации 500 см³ молочного киселя в норме составляла 2 часа, а после наложения фистулы пузыря эвакуация постепенно стала замедляться и к 15-му

дню продолжительность ее достигала $5\frac{1}{2}$ часов. Такая задержка эвакуации, вероятно, объясняется отсутствием желчи в двенадцатиперстной кишке. При забросе желчи в желудок моторная функция желудка усиливается. Соколов в своих опытах с вливанием желчи в желудок показал, что желчь является возбуждателем отделительной и моторной функций желудка.

Все изложенное можно суммировать в следующих выводах:

1. Эвакуаторная функция желудка после перевязки общего желчного протока значительно замедляется.

2. Секреция желудка, вызванная как нервным, так и гуморальным раздражителем, после перевязки ductus choledochus значительно изменяется: в первые дни после перевязки протока наступает значительное повышение количества желудочного сока, содержания HCl и переваривающей силы. Это повышение довольно быстро сменяется прогрессирующим падением кривой секреции, понижением содержания HCl и переваривающей силы желудочного сока.

3. Экскреция иода слизистой желудка после перевязки ductus choledochus значительно задерживается при желудочной секреции, вызванной как нервным, так и гуморальным раздражителем.

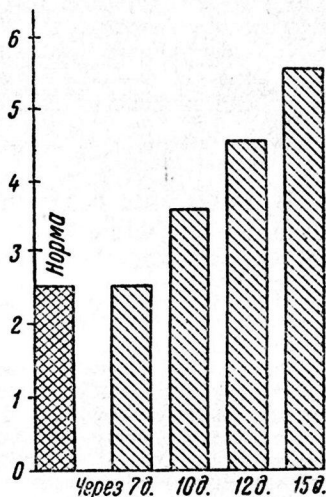


Рис. 6

ЛИТЕРАТУРА

1. Василевский К. М., Бюлл. exper. биол. и мед., 6, 1936. — 2. Гаусман Ф. О., Мед. журн., т. IV, вып. 3—4, 1935.

ÄNDERUNGEN DER MAGENFUNKTIONEN BEI VERHINDERTEM ABFLUSS DER GALLE AUS DEM ORGANISMUS

E. W. Bantin

Aus dem Physiologischem Laboratorium (Vorst.: Prof. G. W. Volborth) des I. Medizinischen Instituts und Abt. f. Verdauungsphysiologie (Vorst.: Doz. A. M. Worobjew) des Ukrainischen Zentralinstituts f. Endokrinologie und Organtherapie, Charkow

1. Nach Unterbindung des *Duct. choledochus* ist die Evakuation des Magens bedeutend verlangsamt.

2. Die durch neurale oder humorale Reize ausgelöste Magensekretion ist nach Ligatur des *Duct. choledochus* bedeutend verändert: während der ersten Tage nach der Ligatur sind die Mengen des Magensaftes, sein HCl-Gehalt und seine Verdauungskapazität erheblich gesteigert. Auf diese Steigerung folgt ziemlich rasch eine fortschreitende Senkung der Sekretionskurve, des HCl-Gehalts und der Verdauungskapazität.

3. Nach Unterbindung des *Duct. choledochus* erscheint die Exkretion von Iod durch die Magenschleimhaut bei Magensekretion auf nervöse oder chemische Reize bedeutend verlangsamt.

ОБ ЭНДОГЕННЫХ С-СУБВИТАМИНОЗАХ

Г. Ф. Вагнер, Н. Г. Ксендзовская и Н. П. Разумов

Из клиники ЦНИЛТ НКПС (научн. руковод. — проф. Н. П. Разумов)

Поступила в редакцию 30.VIII.1938 г.

В последние годы получено так много данных о значении витамина С, что становится необходимой соответственная перестройка целых отделов клинической медицины.

Витамин С отождествляется ныне с 1-аскорбиновой кислотой (1, 2) и обладает ярко выраженными окислительно-восстановительными свойствами (3). Под действием окисляющих агентов аскорбиновая кислота, теряя 2 атома водорода, переходит обратимую окисленную форму—в дегидроаскорбиновую кислоту. Последняя еще менее устойчива, чем восстановленная аскорбиновая кислота (4). Если 1-аскорбиновая кислота разрушается лишь под действием сильных окислителей, то дегидроаскорбиновая кислота подвергается самопроизвольному разрушению и независимо от присутствия окислительных ферментов и катализаторов. Благодаря своим окислительно-восстановительным свойствам аскорбиновая кислота принимает участие в интермедиарном обмене и является фактором первостепенного значения в биологической активности клетки; в частности, она играет большую роль в углеводном обмене (5, 6), так как является катализатором процессов дегидратации углеводов. В свою очередь активность самой аскорбиновой кислоты обеспечивается воздействием ее катализаторов (ферментов, тяжелых металлов) и концентрацией водородных ионов. Окисление и разрушение аскорбиновой кислоты имеют место в присутствии бактерий и бактериальных токсинов (7), причем последние инактивируются, что доказано в отношении токсона дифтерийных бацилл (9—16); исключением является токсин столбняка (16).

Аскорбиновая кислота инактивирует не только бактериальных токсинов, но и самих бактерий (17), например, бактерий коклюша (18). Введенная с терапевтической целью аскорбиновая кислота предотвращает развитие и смягчает уже развившиеся симптомы бактериальной интоксикации. В то же время при отсутствии или недостаточности витамина С (resp. аскорбиновой кислоты) повышается вирулентность бактерий и дотоле непатогенные бактерии (например, синегнойная палочка, а может быть, и кишечная палочка) принимают патогенную активность (19). Наряду с этим действием на микроорганизмы аскорбиновая кислота является весьма действенным агентом в отношении реактивности организма к угрожающей ему инфекции (16).

Во всяком случае, морские свинки в состоянии С-авитаминоза не развивают иммунитета, например, по отношению к убитым пневмококкам. Продукция антител сопровождается значительным расходом витамина С. Вообще в состоянии инфекции организм разрушает большие количества своих запасов витамина С, вплоть до полного опустошения этого запаса (20—23). Наличие витамина С предотвращает или смягчает развитие анафилактического шока под действием бактериальных антигенов (24). В то же время анафилактические шоковые явления и гиперергические реакции протекают в организме в условиях пониженного содержания витамина С (24). Введение же (парентерально) аскорбиновой кислоты в больной организм в этих случаях значительно улучшает симптомы аллергических заболеваний (бронхиальная астма, сенной насморк, крупозная пневмония, последняя—если введение аскорбиновой кислоты совершается в ранних стадиях болезни). Организм, в состоянии острой или хронической инфекции, подвергаясь опустошению запасов витамина С, может сделаться жертвой развития авитаминоза С или субскорбического состояния даже при наличии, казалось бы, немалого содержания витамина С в пище.

Учение об этих эндогенных С-авитаминозах или С-субвитаминозах, С-субскорбутизме является новой главой клинической медицины. Первые сведения об этих эндогенных С-авитаминозах мы находим у основателя русской школы экспериментальной патологии В. Пашутина (25), который писал: «Организм, расшатанный в своем питании такими микробами... (сыпной тиф, бугорчатка, брюшной тиф, дизентерия, паразиты малярии),... трудно противостоит действию тех аномалий режима, которые являются существенным скорбutorным агентом». В новейшее время Flukelstein (26) говорит о том, что инфекция обуславливает повышенное потребление антискорбутических веществ и тем самым создает благоприятные условия для развития скорбута. В то же время при экспериментальном скорбute животные теряют резистентность к

инфекции, даже к кишечной палочке (27). В совокупности же все это может создать благоприятную обстановку для порочного круга, во всяком случае для синдрома комбинированных форм инфекций с симптомами субкорбунтического состояния. Среди этих симптомов следует иметь в виду: 1) множественные трофические артропатии, ничем не отличающиеся от вторичных хронических послеинфекционных полиартритов (19); 2) поражения печени и желчных путей с соответствующими диспептическими расстройствами (6, 19, 33); 3) трофические поражения сердечной мышцы (19, 39); 4) трофические поражения сосудов, тромбозы, в частности, хрупкость капилляров (37, 38); 5) геморрагический диатез (28—32); 6) мышечная астения (34—36).

В свете учения об эндогенных С-авитаминозах (resp. субвитаминозах) мы вправе ожидать, что по крайней мере некоторые осложнения при острых инфекциях и после них могут быть обусловлены этими эндогенными состояниями субкорбунтизма. Роль других витаминов не лежит сейчас в плане настоящего сообщения.

Каковы методические возможности для диагностики этих эндогенных С-авитаминозов? Возможности ограничены в отношении анализа собственно обмена аскорбиновой кислоты тем, что: 1) анализу недоступны «вчерашние дни» основного заболевания; 2) в динамике заболевания опустошения «вчерашнего дня» могут быть более значительны и по силе, и по последствиям, чем наблюдаемые в день исследования; 3) проявления С-авитаминоза могут обнаруживаться даже и тогда, когда организм уже обеспечен витамином С.

Обследование же «сегодняшнего дня» болезни может дать нам ответы на вопросы:

- 1) как высок расход витамина С на данном этапе заболевания;
- 2) соответствует ли количество пищевого витамина С данным потребностям организма;
- 3) насколько вероятно наличие С-авитаминоза в предыдущие дни его заболевания (учитывая величины расхода витамина С в день исследования и питание больного в предыдущие дни).

Накопление данных о расходе витамина С (resp. о потребности в витамине С) в течение различных заболеваний может дать основание к профилактике агграваций и осложнений при этих заболеваниях. Предложенные тесты для оценки потребности организма в витамине С покоятся: 1) или на оценке количества экскретированной почками аскорбиновой кислоты в первые 12 часов после нагрузки довольно значительными дозами аскорбиновой кислоты (около 300 мг), причем в «норме» экскретироваться должно не меньше 50% введенного количества аскорбиновой кислоты (17, 18); 2) или на оценке количества дней усиленного введения больших доз аскорбиновой кислоты, в течение которых может быть достигнута максимальная экскреция этой кислоты, — это тест сатурации (насыщения) организма (40); при этом недонасыщение организма оценивается произведением величины вводимой суточной дозы витамина С (300 мг) на число дней, в течение которых достигнуто насыщение (у нормального человека требуется 3 дня). В последнем тесте предполагается какое-то нормальное недонасыщение организма витамином С.

Оба метода встречают ряд возражений вследствие того, что:

- 1) необходимо прибегать к консервированию мочи (12 часов исследования), всегда ненадежному;
- 2) приходится оперировать большими дозами аскорбиновой кислоты, когда возможны новые условия С-гипервитаминоза (41);
- 3) не учитывается скорость абсорбции, так как аскорбиновая кислота вводится *per os*;
- 4) не учитываются скорость экскреции почками и порог экскреции (42, 43);
- 5) вследствие продолжительности исследования (несколько дней) исключается возможность трактовать состояние больного в дни

исследования (динамика бактериальной интоксикации, биологических реакций организма и т. д.);

б) невозможно учесть лечебное действие аскорбиновой кислоты, которое может проявиться при многодневном опыте.

Ввиду этого мы должны были найти метод оценки С-витаминного «хозяйства», не обладающий перечисленными недостатками. Нас удовлетворил бы метод, определяющий интенсивность расхода (resp. потребность) витамина С у больного в данный момент.

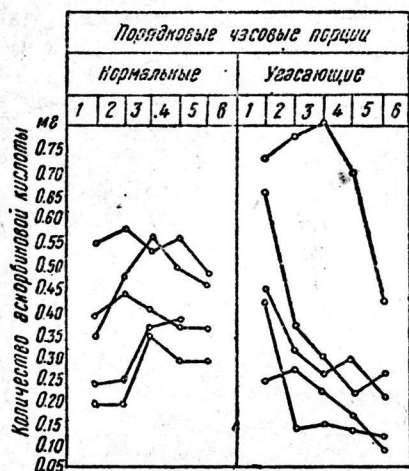


Рис. 1. Кривые почасовой экскреции аскорбиновой кислоты натощак с 8 часов утра

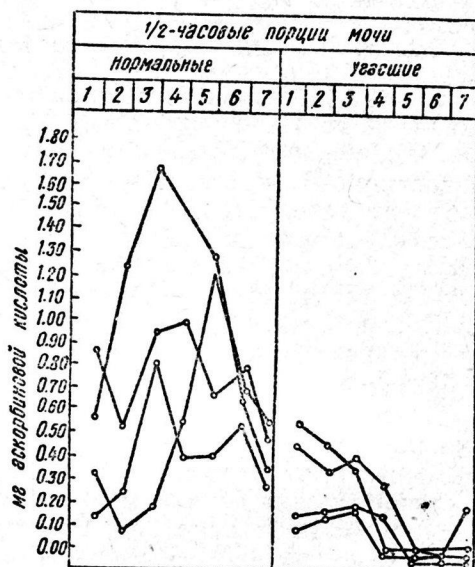


Рис. 2. Кривые экскреции аскорбиновой кислоты (по 30-минутиям) в опыте Violle (натощак)

Описываемое здесь исследование мы провели над группой больных с многоочаговой хронической неспецифической инфекцией с субфебрилитетом. Экскрецию аскорбиновой кислоты в моче и крови мы определяли по наиболее оправдавшему себя, по нашему опыту, методу Martini Bonsignore (51), уточненному Neuweiler (50) и одним из нас (Г. Ф. Вагнер). Метод этот обладает большой специфичностью и основан на том, что аскорбиновая кислота при короткой экспозиции на свету (30—40 секунд) изменяет свой редукционный потенциал в отрицательную сторону, особенно в присутствии известных фотодинамических веществ. Так, раствор метиленовой синьки аскорбиновой кислотой превращается быстро в ее лейкобазу. Эта реакция в кислой среде специфична, так как ни одно из известных нам веществ не производит такой реакции. Необходимо учитывать pH, определяя его с точностью не менее 0,05¹.

Определенная этим методом редукционная способность аскорбиновой кислоты в моче равна в среднем 0,5—1,0 мг%. Мы перевели исследуемых больных на стандартную диету, составленную из ингредиентов, заведомо не содержащих витамина С (манная крупа, макароны, очищенный рис, кипяченое молоко, топленое масло, жареное и вареное мясо, рыба, птица, сахар, сухари, белый хлеб и т. п.). В дополнение к этой диете были даны сырой лимонный сок и сы-

¹ Подробное описание метода см. в работе Ксендзовской и Вагнера (52).

рой клюквенный сок в количестве, эквивалентном 60 мг аскорбиновой кислоты (химический контроль!). Количество это сравнительно высоко, особенно если: 1) учесть биологическую активность витамина С в лимонном соке, которая в 2 раза выше, чем можно было бы ожидать по химическому количественному анализу (44), и 2) считать, что суточное потребление аскорбиновой кислоты у нормального человека держится в пределах 30 мг (45) и суточная экскреция аскорбиновой кислоты колеблется в пределах 25—30 мг (40).

Собственно исследование производилось нами на следующий день после 3—4 дней такой стандартной диеты утром в течение 4 часового голодного состояния больного (с 8 часов утра до 12 часов дня), когда экскреция кислоты приближается близко к той константе (равной 0,5 мг в 1 час), которую называют эндогенной частью экскреции (40) (рис. 1).

На рис. 1 левые кривые показывают устойчивый тип экскреции, правые же — истощающийся тип (угасающий тип кривых). Надо сказать, что все эти кривые протекали при стабильном уровне содержания аскорбиновой кислоты в плазме крови.

Дифференциация этих двух типов кривых свидетельствует о том, что в случаях кривых угасающего типа мы имеем дело с теми ограничениями запасов аскорбиновой кислоты в организме, при которых наступает компенсаторное ограничение эндогенной части экскреции аскорбиновой кислоты. В группу больных с устойчивым типом экскреции аскорбиновой кислоты мы относим те случаи, где расход аскорбиновой кислоты не повышен; в группу с угасающей экскрецией мы относим такие случаи, где потребление аскорбиновой кислоты повышено. Но так идет дело в случаях нефорсированного диуреза (нормально протекающий диурез за счет поступления воды и аскорбиновой кислоты в предыдущий день).

Иначе обстоит дело при форсированном диурезе, в наших случаях — при фракционном исследовании водного диуреза по Violle (46—48), когда моча собирается получасовыми порциями в течение 3 часов опыта при приеме 4 стаканов воды комнатной температуры в течение первых четырех получасов опыта. Наш довольно большой опыт показал, что в случаях неповышенного потребления аскорбиновой кислоты, т. е. при достаточных запасах ее в течение удлиненного на 4 часа голодного состояния больного, экскреция аскорбиновой кислоты параллельна величине развившегося диуреза и уровню содержания аскорбиновой кислоты в плазме крови (табл. 1).

Таблица 1

№ опыта	Величина 3-часового диуреза в см ³	3-часовая го- тальная эк- скреция ас- корбиновой кис- лоты в мг	Уровень ас- корбиновой кислоты в плазме крови в мг%
1	921	2,63	0,39
2	934	3,51	0,45
3	1 039	4,83	0,45
4	1 135	7,05	0,52

При олигурическом же типе диуреза 3-часовая экскреция аскорбиновой кислоты в форсированном опыте приближается к таковой нефорсированного опыта (табл. 2).

Таблица 2

№ опыта	Величина 3-часового диуреза в см ³	3-часовая тотальная экскреция аскорбиновой кислоты в мг	Уровень аскорбиновой кислоты в плазме крови в мг%
5	271	1,64	0,39
6	712	2,56	0,45

В опыте с нефорсированным диурезом эти же больные (опыты № 5 и 6) соответственно выделили 1,18 и 1,62 мг аскорбиновой кислоты. Здесь ясно видно влияние диуреза на величину выделения аскорбиновой кислоты вопреки утверждению Gabbe (49).

Но диурез не является единственным фактором; его влияние переплетается с влиянием величины содержания аскорбиновой кислоты в плазме крови, т. е. экскреция аскорбиновой кислоты почками является функцией уровня аскорбиновой кислоты в плазме крови и величины диуреза (табл. 3).

Таблица 3

№ п/п	Аскорбиновая кислота в плазме крови в мг	3-часовая экскреция аскорбиновой кислоты в опыте Violle в мг	Величина 3-часового диуреза в том же опыте в см ³
1	0,39	1,64	271
2	0,39	2,63	949
3	0,45	1,61	425
4	0,45	2,56	712
5	0,45	3,51	934
6	0,45	4,35	1 030
7	0,45	4,83	1 075
8	0,52	3,23	907
9	0,52	7,05	1 188

Но при истощении запасов аскорбиновой кислоты в организме даже и полиурический форсированный диурез не ведет к выведению больших количеств аскорбиновой кислоты с мочой (табл. 4).

Таблица 4

№ п/п	Аскорбиновая кислота в плазме крови в мг%	3-часовой диурез в опыте Violle в см ³	3-часовая экскреция аскорбиновой кислоты в том же опыте в мг
1	0,39	1 122	1,04
2	0,39	1 215	1,01
3	0,39	1 343	1,98

В этих случаях кривые диуреза, определяемого каждые 30 минут, были отличны от таковых, где величина диуреза была параллельна величине экскреции аскорбиновой кислоты.

На рис. 2 изображены эти два типа кривых выделения аскорбиновой кислоты при исследовании у больных с многоочаговой неспецифической инфекцией с субфебрилитетом.

И на этих кривых, как и на тех, что были приведены на рис. 1, мы различаем два типа: 1) тип нормально протекающего выведения и 2) тип угасающего выведения аскорбиновой кислоты.

При нефорсированном диурезе мы ни разу не наблюдали падения выделения аскорбиновой кислоты до нуля, в случаях же форсированного диуреза такие случаи были нередки.

Мы имели некоторые основания считать в условиях нашего опыта такие случаи угасания экскреции аскорбиновой кислоты случаями полного истощения запасов этой кислоты, образовавшихся в организме от поступлений ее в предыдущие дни. Иначе говоря, по этим симптомам истощения запасов аскорбиновой кислоты в организме мы судим о повышенной потребности (геср. расходе) в аскорбиновой кислоте у данного больного в данном его состоянии.

Предлагая нашу методику, мы полагаем, что она дает не меньше, чем предложенные методы нагрузки и сатурации; кроме того, она допускает большую точность, меньший расход аскорбиновой кислоты и менее обременительна для больного.

Варируя величину суточной дозы аскорбиновой кислоты, можно установить, при какой дозе у данного больного может наступить фаза истощения аскорбиновой кислоты, т. е. констатировать не только факт повышенного расхода аскорбиновой кислоты, но и пределы потребности организма в последней.

ЛИТЕРАТУРА

1. Szent-Györgi, цит. по Zotzcu Thaddea, Klin. Wchr., 42, 1512, 1936.—2. Girond et Leblond, C.-r. Soc. Biol., 115, 705, 1934.—3. Willstaedt H., Klin. Wschr., 43, 1545, 1936.—4. Энгельгардт и Букин, Биохимия, 2 и 3, 1937.—5. Новожелнов и Вадова, Труды Всес. н.-и. витаминного института НКПищепрома СССР, 88, 1937.—6. Altenburger, Kl. Wschr., 32, 1129, 1936.—7. Gagy i u. Ujsaghi, Klin. Wschr., 22, 793, 1936.—8. Widenbauer u. Saretz, Klin. Wschr., 37, 1311, 1936.—9. Harde u. Philippe, C.-r. Acad. Sc., 199, 738, 1934.—10. Schwarzw. u. Cislaghia.—11. Jungeblut u. Zwemmer, цит. по Zotzcu Thaddea, Kl. Wschr., 42, 1512, 1936.—12. Polong, Wien. med. Wschr., 685, 1935.—13. Jenev, Gagy i u. Baranyi, D. med. Wschr., 54, 1936.—14. Bieling, D. med. Wschr., 1927.—15. Bock u. Grossmann, Kinderheilkunde, 65, 35, 1936.—16. Oelrichs, цит. по Willstaedt (3).—17. Gagy i, Klin. Wschr., 6, 190, 1936.—18. Otani, Klin. Wschr., 51, 1887, 1936.—19. Rouchart, Lancet, 1937.—20. Grunke u. Otto, Med. Klin., 52, 1936.—21. Abbasy, Hill a. Harris, Lancet, 181, 1937.—22. Abbasy a. Harris, Lancet, 177, 1937.—23. Berger, Klin. Wchr., 34, 1177, 1937.—24. Hochwald, Klin. Wschr., 25, 894, 1936.—25. Пашутин, Курс общ. и экскр. патологии, 2, ч. I, стр. 1184.—26. Finkelstein, цит. по Eckstein u. Rominger, Bethe's Handb. d. norm. u. patholog. Physiologie, 3.—27. Cendening, Modern methods of treatment, 6th Edit., London, 589, 1928.—28. Neumann, Klin. Wschr., 11, 368, 1937.—29. Böger u. Martin, Münch. Med. Wschr., 899, 1935.—30. Böger u. Schroeder, Ibid., 842 u. 1335, 1934.—31. Bürger u. Schrade, Klin. Wschr., 16, 550, 1936.—32. Tislonitz, C.-r. Soc. Biol., 121, 914, u. 916, 1936.—33. Boller, Klin. Wschr., 19, 685, 1936.—34. Hirata u. Suzuki, Klin. Wschr., 29, 1019, 1937.—35. Thaddea, Klin. Wschr., 36, 1935.—36. Палладин и Эпельбаум, Biochem. Ztschr., 204, 140, 1929.—37. Duldorf a. Russel, Journ. Amer. Med. Ass., 170, 1935.—38. Grunke u. Otto, Med. Klin., 52, 1936.—39. Abt. Amer. J. Dis. of child., VIII, 435, 1935.—40. Jetzler u. Kapp, Klin. Wschr., 976, 1936.—41. Widenbauer, Klin. Wschr., 33, 1158, 1936.—42. Wachholder u. Hamel, Klin. Wschr., 50, 1741, 1937.—43. Lund, Klin. Wschr., 31, 1083, 1937.—44. Stepp u. Schröder, Klin. Wschr., 16, 548, 1936.—45. Widenbauer, Klin. Wschr., 17, 600, 1937.—46. Labbé et Violle, Métabolisme de l'eau, Paris, 1927.—47. Разумов Н. П., Клиническая практика оценки функции циркуляции крови, Биомедгиз, 1934.—48. Разумов Н. П., Сов. клин., 109—112, 776, 1933.—49. Gabbé, Klin. Wschr., 292, 1936.—50. Neuweiler, Klin. Wschr., 851, 1936.—51. Martini u. Bonignore, Biochem. Z., 1934.—52. Ксэндзовская Н. Г. и Барнер Г. Ф., Врач. дело (в печати).

ON ENDOGENOUS C-SUBVITAMINOSES

G. F. Wagner, N. G. Ksendzovskaya and N. P. Razumov

Clinic (Head — Prof. N. P. Razumov) of the Central Research Laboratory, the People's Commissariat of Communications

ИЗМЕНЕНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ОРГАНИЗМА В ПРОЦЕССЕ РОСТА ПТИЦ

Е. Светозаров и Г. Штрайх

Из Института морфогенеза, Москва

Поступила в редакцию 7.XII.1938 г.

При изучении роста птиц мы [Штрайх и Светозаров (14, 15)] анализировали этот процесс главным образом с морфологической стороны. Эти данные могут служить для понимания общих закономерностей роста, будучи связаны также с решением некоторых практических вопросов (изменение характера кормления по возрастам, определение сроков выращивания и т. д.). Задача настоящего исследования заключалась в изучении изменения отдельных компонентов химического состава организма как целого (до полной остановки роста). Биохимический анализ растущего организма дает возможность выяснить, с одной стороны, за счет каких элементов происходит увеличение массы на последовательных стадиях развития и, с другой — в каком возрасте организм достигает состава, характерного для взрослой особи. Такая постановка вопроса в литературе отсутствует.

В теоретических работах по биохимии роста птицы, особенно сельскохозяйственные, использовались в качестве объекта крайне редко. В исследованиях же зоотехнического характера не учитываются многие существенные биологические моменты. В известной сводке по биохимии роста Agon (1) и в книге Groebbels (6) приводятся лишь данные, касающиеся отдельных частей, главным образом минерального состава скелета и аминокислотного состава мяса. Аналогичная нашей по постановке работа Kaufman (7) проведена на голубях, значительно отличающихся по интенсивности роста (Kaufman, 8) от объекта нашего исследования (утки). В этой работе, однако, обращалось внимание лишь на изменение сухого вещества, а химический состав определялся только для отдельных органов. В наиболее обстоятельной из опубликованных зоотехнических работ по биохимии роста сельскохозяйственных птиц, проведенной Mitchell (11—12) на двух породах кур (белые леггорны и плимут-роки), определение химического состава проводилось в зависимости не от возраста, а от веса птицы. Единственные проведенные на утках исследования по изменению химического состава тела, опубликованные Lehmann (9—10) и Бояркиным (4—5), относятся к условиям форсированного роста («откорм в раннем возрасте») и связаны с вопросом об использовании корма. В работе Lehmann анализы продолжались до возраста в 70 дней и не охватывали полностью периода биологического роста уток; Бояркин, наоборот, исследовал химический состав начиная лишь с возраста 70 дней. В результате в обоих случаях нельзя получить полное представление о динамике изменений отдельных компонентов химического состава, тем более что анализировались только так называемые съедобные части птицы.

В предыдущих работах мы [Штрайх и Светозаров (14, 15)] исследовали закономерности общего роста и развития уток, установив, что весь процесс роста до возраста 120 дней разделяется на два основных периода (0—70 дней и 70—120 дней), которые характеризуются различной энергией роста. В настоящем исследовании мы поставили своей задачей выяснить, в какой мере это заключение может быть подтверждено биохимическими данными, в частности, в каком соотношении находятся установленные морфологически периоды с изменениями химического состава, в первую очередь в отношении сухой субстанции и воды.

В качестве материала использовались утки пекинской породы в возрасте от момента вылупления до 180 дней. Птицы были разбиты на две группы, отличавшиеся системой выращивания. Одна группа воспитывалась в естественных условиях, на выгуле, вторая — содержалась в батарейном брудере при температуре в $+25^{\circ}$ в начале опыта, снижавшейся в дальнейшем до $+12^{\circ}$. Опыт проводился с середины июля до начала декабря. Это важно отметить, поскольку первая группа, воспитывавшаяся в нормальных условиях, во второй половине опыта находилась при относительно низкой температуре, что сказалось на содержании жира. Другие условия были по возможности выравнены, особенно в отношении кормления, которое количественно и качественно в обеих группах было совершенно одинаковым. Приводимый в табл. 1 рацион по своему составу сохранялся в течение всего опыта без изменений. Последнее обстоятельство, противоречащее обычным зоотехническим условиям, устраняет, однако, возможность изменения роста в связи со сменой рационов.

Таблица 1. Рацион опытных утят

Вид корма	% в рационе	% переварива- емого белка	% переварива- емых пита- тельных ве- ществ
Дрожжи сухие	3,0	1,32	2,15
Рыбная мука	7,0	2,93	3,13
Мясо-костная мука	7,0	2,98	4,65
Песок	3,0	—	—
Ракушка	3,5	—	—
Древесный уголь	2,0	—	—
Рыбий жир	1,5	—	3,44
Отруби пшеничные	24,0	2,33	10,78
Просяная мука	24,0	1,73	13,34
Овсяная »	15,0	1,90	13,9
Ячменная »	10,0	1,75	15,41
Всего	100,0	14,91	66,80

Использованный рацион обеспечивал нормальный рост, не вызывая в то же время преждевременного ожирения, т. е. явлений откорма.

Методика исследования заключалась в следующем. Каждые 30 дней, начиная с однодневного возраста, забивалось по 4 птицы из каждой группы (2 самца и 2 самки); к 180-му дню всего было забито по 28 птиц из опытной и контрольной групп. В приведенных ниже данных по химическому анализу половые различия игнорируются прежде всего из-за незначительности материала в отдельных сериях, а также вследствие того, что половые различия в росте уток, в частности пекинской породы, незначительны. После забоя, который для сохранения крови производился уколом в мозжечок, птица полностью ошипывалась¹ и дальнейший анализ производился на тушке (желудок и кишечник очищались от содержимого). Содержание воды, белков, жира и золы определялось обычным методом.

Остановимся в первую очередь на данных, относящихся к выгульным утятам (табл. 2), рост которых протекал в нормальных условиях.

В предыдущей работе мы пришли к выводу, что продолжительность роста уток равна 120 дням. Из табл. 2 видно, что результа-

¹ Химический состав пера существенным возрастным изменениям не подвергался.

Таблица 2. Изменения химического состава в процессе роста уток (абсолютные цифры в г)

Возраст в днях	Общий вес	Вода	Сухое вещество	Белки	Жир	Зола
0	48	38,2	9,8	6,23	1,95	1,10
30	1 037	696,0	341,0	173,5	111,0	40,6
60	2 143	1 371,0	772,0	330,0	311,0	96,0
90	2 460	1 553,0	907,0	403,0	381,0	97,5
120	1 594	1 600,0	994,0	435,0	441,0	112,0
150	2 619	1 330,0	1 289,0	470,0	693,0	123,0
180	2 655	1 300,0	1 355,0	468,0	785,0	105,0

ты биохимического анализа полностью подтверждают это положение. Увеличение абсолютного количества воды продолжается только до этого возраста, после чего начинает снижаться. Хотя на основании этих данных биологический рост можно считать к возрасту 120 дней законченным, увеличение массы сухого вещества продолжается и после этого момента. Однако анализ этих изменений (после 120 дней) обнаруживает, что уменьшение количества воды компенсируется соответственным увеличением сухого вещества (только за счет жира). Указанные изменения неоднократно констатировались в работах по откорму; они интересны в том отношении, что происходят после окончания роста и имеют большое значение при решении вопроса о сроках выращивания птицы (в целях разведения или откорма).

Приведенные данные указывают также на совпадение времени окончания роста с моментом прекращения абсолютного увеличения воды, что, однако, нельзя считать общей закономерностью. Надо полагать, что при ином характере кормления эти соотношения могут быть модифицированы; в частности, накопление резервных масс (жир) может произойти раньше или позже.

Данные по относительному содержанию отдельных компонентов химического состава обнаруживают иные соотношения (табл. 3 и 4).

Таблица 3. Изменения относительного содержания отдельных компонентов химического состава (выгульная группа)

Возраст в днях	Вода	Сухое вещество	Белки	Жир	Зола	Безазотистые экстрактивные вещества
0	79,67	20,33	12,94	4,06	2,31	1,09
30	67,1	32,9	16,75	10,73	3,92	1,50
60	64,01	35,99	15,36	14,48	4,46	1,45
90	63,22	36,78	16,38	15,35	3,96	1,09
120	61,89	38,11	16,73	17,0	4,33	0,05
150	50,79	49,21	17,91	26,41	4,71	0,18
180	48,91	51,09	17,59	29,54	3,96	0,00

В данном случае наблюдается общая закономерность, неоднократно установленная для других животных (Агон), а именно: процентное содержание воды с возрастом уменьшается, тогда как относительное количество белков и золы не претерпевает резких изменений: белки возрастают от 12,6 до 17%; зола—от 2,31 до 4% с

Таблица 4. Изменения относительного содержания отдельных компонентов химического состава (батарейная группа)

Возраст в днях	Вода	Сухое вещество	Белки	Жир	Зола	Безазоти- стые экс- трактивные вещества
0	79,67	20,33	12,94	4,06	20,31	1,09
30	66,77	33,23	15,87	12,49	3,38	1,49
60	62,80	37,20	12,75	17,75	4,27	1,43
90	59,24	40,76	12,87	22,40	3,99	1,50
120	51,90	48,10	18,50	24,91	4,61	0,08
150	55,90	44,50	17,38	21,47	5,49	0,16
180	51,96	48,04	17,48	24,86	5,60	0,10

некоторыми колебаниями. Такие же результаты приводятся Mitchell для кур и Бояркиным для уток.

Процентное содержание жира после 120 дней при выгульном выращивании значительно увеличивается, тогда как при батарейном выращивании не изменяется. Это обстоятельство, очевидно, связано со снижением температуры в конце опыта (октябрь—ноябрь), что создало условия для накопления жира у выгульных цыплят. Несмотря на указанные различия, общий вес выгульных цыплят и утят не меняется в связи с компенсирующими друг друга изменениями отдельных компонентов, у батарейных же эти изменения отсутствуют.

Поскольку количество воды в процессе роста существенно меняется, процентное содержание отдельных компонентов сухого вещества, рассчитанное в табл. 3 и 4 по отношению к общему весу, отличается от их истинного соотношения. В связи с этим в табл. 5 приведены данные, вычисленные по отношению к сухому веществу. Основное отличие этих данных от ранее приведенных заключается в том, что количество белков с возрастом уменьшается (с 63,5 до 34,5%).

Таблица 5. Изменения относительного содержания отдельных компонентов химического состава (в процентах к сухому веществу)

Возраст	Выгульная группа			Батарейная группа		
	протеин	жир	зола	протеин	жир	зола
0	63,50	19,95	11,25	63,50	19,95	11,25
30	50,08	32,55	11,90	47,50	37,18	10,20
60	42,75	40,26	12,42	34,18	47,80	11,44
90	44,50	42,10	10,75	31,58	55,00	9,83
120	43,90	44,40	11,30	38,18	51,90	9,53
150	36,22	53,75	9,55	38,90	48,10	12,29
180	34,50	57,95	7,76	36,40	51,60	11,62

В заключение мы дополнительно обсудим данные, касающиеся воспитания вестественных условиях уток, рост которых может считаться типичным. На основании наблюдений за морфологическими изменениями у растущих уток нами ранее (Штрайх и Светозаров) были установлены следующие закономерности. Рост уток протекает в две отчетливо разграниченные фазы. В первой фазе, характеризующейся высокой интенсивностью роста (с 1 до 50—70 дней), собственно и происходит развитие однодневного утенка во взрослую птицу со свойствен-

ными ей пропорциями отдельных частей тела. Во второй фазе (с 50—70 до 120 дней) рост протекает со значительно меньшей скоростью, и в это время происходят лишь количественные изменения, в результате которых к окончанию развития (в 120 дней) животное достигает типичных для данного вида размеров.

Приведенные выше данные относительно изменений химического состава тканей птиц полностью подтверждают эти положения. Именно основные изменения в абсолютном и относительном содержании отдельных компонентов химического состава происходят только в первом периоде роста. К его концу устанавливаются соотношения, приближающиеся к типичным для взрослого животного, и во втором периоде имеют место лишь количественные изменения.

Выводы

1. Данные по изменению химического состава тела подтверждают сделанные на основании морфологических наблюдений выводы о двуфазности роста уток и о моменте его окончания, приуроченном к возрасту в 120 дней.

2. Основные изменения в абсолютном и относительном содержании отдельных компонентов химического состава происходят в первом периоде (0—60 дней), к концу которого устанавливается соотношение, близкое к типичному для взрослого животного. Во втором периоде (60—120 дней) происходят главным образом количественные изменения.

3. С момента окончания роста последующие изменения химического состава или отсутствуют (батарейная группа), или, очевидно, в связи со значительным понижением температуры, наблюдается лишь нарастание количества жира.

4. Целесообразным сроком выращивания уток на мясо следует считать возраст в 120 дней.

5. Сравнимые две системы воспитания уток (выгульная и батарейная) следует считать равноценными.

ЛИТЕРАТУРА

1. Aron H., Handb. Biochem. d. Menschen u. d. Tiere, 7, II, 1926.—2. Aron H. u. Klinker K., Ibidem, Ergänzungsband, 3, 1936.—3. Aron H., Ibidem, II, 2, 1908.—4. Bojarkin J. J., Die Mast der Jugenten und die Veränderungen in der Qualität des Endproduktes in Abhängigkeit vom Schlachtagter, Journ. f. Tierernährung, 8, 1936.—5. Бояркин И. И., Изменение химического состава у уток при откорме (рукопись).—6. Groebbels H., Der Vogel, 1934.—7. Kaufman L., Biol. génér., 3, 1927.—8. Kaufman L., Roux' Arch., 122, 1930.—9. Lehmann F., Arch. Geflügelkunde, 2, 1926.—10. Lehmann F., Mangold's Handbuch, III, 1931.—11. Mitchell, Card a. Hamilton, Illinois Agr. Exp. Stat., Bull. 2, 8, 1926.—12. Mitchell, Card a. Hamilton, Ibidem, Bull., 367, 1931.—13. Neunzig R., Vogelbälge und Federn, Berlin, 1931.—14. Штрайх Г. и Светозаров Е., Арх. анат., гист. и эмбр., 18, 2, 1938.—15. Штрайх Г. и Светозаров Е., Успехи зоотехн. наук, 2, 1936.—16. Штрайх Г. и Светозаров Е., Биол. журн., 6, 1937.

ÄNDERUNGEN DER CHEMISCHEN ZUSAMMENSETZUNG DES KÖRPERS VON VÖGELN IM LAUFE DES WACHSTUMS

E. Svetosarov und G. Streich

1. Die Befunde der Verff. über die Änderungen der chemischen Zusammensetzung bestätigen die aus morphologischen Beobachtungen abgeleitete Folgerung, dass das Wachstum von Enten in zwei Phasen verläuft und bei einem Lebensalter von 120 Tagen seinen Abschluss erreicht.

2. Die wesentlichsten Änderungen des absoluten und relativen Gehalts an einzelnen chemischen Körperbestandteilen finden während der ersten Periode (0—60 Tag) statt, zu deren Ende sich ein Verhältnis einstellt, das dem für das erwachsene Tier typischen nahesteht. In der zweiten Periode (60—120 Tag) erfolgen hauptsächlich quantitative Änderungen.

3. Nach Abschluss des Wachstums bleiben entweder spätere Änderungen der chemischen Zusammensetzung aus (Batterien-Gruppe), oder sie beschränken sich auf eine Zunahme der Fettmenge, allem Anschein nach im Zusammenhang mit dem Eintreten bedeutend kühlerer Witterung.

4. Die zweckmässige Frist für die Züchtung von Enten auf Fleischansatz entspricht einem Alter von 120 Tagen.

5. Die zwei vergleichend geprüften Systeme der Enten-Aufzucht (Aufzucht in Freien und Batterien-Zucht) sind als gleichwertig zu beurteilen.

ТИРОЗИН И ТРИПТОФАН В БЕЛКАХ МЫШЦ У ПТИЦ «БЕЛЫЙ ЛЕГГОРН» В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВОЗРАСТА И ПОЛА

Д. И. Гуревич

Из кафедры биохимии (руковод. — проф.
Ю. М. Гефтер) I Ленинградского медицинского
института им. акад. Павлова

Поступила в редакцию 25.XII.1938 г.

Аминокислотный состав белков мышц различных сельскохозяйственных животных изучался в последние годы многими авторами. При этом изучении большое внимание было обращено также и на вопрос относительно изменчивости аминокислотного состава белков мышц указанных животных в зависимости от возраста и пола. Что касается белков мышц птиц, то соответствующих данных в литературе почти не имеется. Целью настоящей работы было исследовать изменение содержания тирозина и триптофана в белках мышц различных птиц в процессе их развития, а также в зависимости от пола.

Опыты производились с курами и петухами породы леггорн, начиная от 5-дневного возраста и кончая 1 годом. Кроме того, нам удалось получить материал для исследования из Зоосада (в Ленинграде). Здесь мы получили следующих диких птиц: орла-бвосода, орла-беркута, фазана, тетерку и какаду. Нами были использованы также мышцы диких птиц, убитых на охоте: ястреба, дрозда, дятла, трясогузки.

Из грудных, спинных и ножных мышц а также из органов указанных птиц мы выделяли все количество белковых веществ по методу Шарпенака.

Для определения тирозина и триптофана была использована методика Фолина и Марензи.

Однако по ходу работы нам пришлось в эту методику внести ряд изменений.

Изменения эти в основном заключаются в следующем:

1. Гидролиз белкового материала продолжался не 18—20, а 30 часов, так как мы убедились, что 20 часов являются недостаточным временем для того, чтобы произошел полный гидролиз белков.

2. Материал для отделения тирозина от триптофана не центрифугировался, а фильтровался через малый беззольный фильтр. Это является более удобным, так как дает возможность полностью отделить тирозин от триптофана, между тем как при сливании жидко-

сти, содержащей тирозин, с осадка триптофана после центрифугирования возможен захват части осадка и, таким образом, потеря триптофана.

3. Триптофан определялся нами не при помощи фенольного реактива, а по реакции с глиоксиловой кислотой, дающей с триптофаном фиолетово-красную окраску¹.

Максимальный процент ошибки для триптофана равняется $\pm 2,3$.

Полученные нами данные приводятся в табл. 1 и 2.

Таблица 1. Содержание тирозина и триптофана в белках грудных мышц у птиц породы леггорн в зависимости от возраста и пола в процентах

	В о з р а с т в д н я х										
	5	11	20	26	30	35	47	75	106	143	223
Тирозин	—	—	—	—	Петухи		—	—	—	—	—
Триптофан	—	—	—	—	2,94	3,43	2,53	3,00	—	—	2,58
					1,25	0,89	0,82	0,97	—	—	1,23
					Куры		—	—	—	—	—
Тирозин	2,47	2,98	2,40	2,75	2,86	3,20	2,55	2,90	2,75	2,83	2,54
Триптофан	0,94	1,15	1,23	1,50	1,19	0,78	0,78	0,88	1,27	1,04	1,07

Таблица 2. Содержание тирозина и триптофана в белках грудных мышц у диких птиц в процентах

1. Ястреб, убитый на охоте	Тирозин 2,56 Триптофан 1,09
2. Орел-беркут из Зоосада	Тирозин 2,59 Триптофан 1,17
3. Тетерка из Зоосада . . .	Тирозин 2,61 Триптофан 1,36
4. Фазан „ „ . . .	Тирозин 2,52 Триптофан 0,99
5. Какаду „ „ . . .	Тирозин 2,30 Триптофан 1,53

Как видно из цифр, приведенных в таблицах, установить определенную закономерность в изменении содержания тирозина и триптофана в зависимости от возраста у птиц породы леггорн нельзя (наблюдается периодическое повышение и понижение в содержании этой аминокислоты).

Что касается полового различия, то нельзя не отметить, что разница эта незначительна, но она все же существует между курами и петушками, причем, по данным наших исследований, количество тирозина и триптофана держится на несколько более высоком уровне у петушков.

Содержание тирозина и триптофана в белках мышц у птиц породы леггорн и различных диких птиц колеблется в одинаковых пределах. Некоторое исключение представляют только белки мышц попугая какаду, в которых содержание тирозина меньше, а триптофана больше, чем в белках мышц других птиц. Поскольку, однако, мы имели возможность произвести анализ только у одной птицы данной породы, каких-либо определенных выводов делать нельзя.

¹ Разработанная нами методика печатается в Бюлл. эксп. биолог. и мед.

ЛИТЕРАТУРА

1. Шарпенак и др., Физиол. журн., XVII, 2, 1934.

THE TYROSINE AND TRYPTOPHAN CONTENTS OF MUSCULAR
PROTEINS OF THE WHITE LEGHORN CHICK IN RELATION TO
AGE AND SEX

D. I. Gurevich

Chair of Biochemistry (Head.—Prof. J. M. Hefter)
of the 1st Leningrad Medical Institute

The author failed to establish regular alterations of the tyrosine and tryptophan contents of muscle proteins in the Leghorn chick in relation to age (periodical increases and decreases of the percentage of these amino acids have been observed).

A certain, though slight difference has been found in relation to sex, the tyrosine and tryptophan contents being somewhat higher in the male than in the female chickens.

The tyrosine and tryptophan contents of the muscle proteins of the Leghorn chick and of other birds vary within similar limits, with the exception of the cackatoo, in the muscle proteins of which a lower content of tyrosine and a higher tryptophan content was found than in the muscle proteins of other avian species. Since, however, only one parrot was available for analysis, no definite conclusions can be drawn from these results.

МИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ РЕЖИМ МОНОМОЛЕКУЛЯРНЫХ ПЛЕНОК ИЗ АНИЛИДА СТЕАРИНОВОЙ КИСЛОТЫ

Д. А. Четвериков

Из кафедры биологической химии (зав. — проф.
Ю. М. Гефтер) I Ленинградского медицинского
института им. акад. Павлова

Поступила в редакцию 25.XII.1938 г.

Вопрос о митогенетических свойствах мономолекулярных пленок начал разрабатываться после того, как было установлено, что субстратом для распространения митогенетического излучения в живом организме являются, по всей вероятности, молекулярные структуры, расположенные в виде цепей или пленок. Так, например, передача митогенетического возбуждения по нервным фибриллам происходит вдоль молекулярных цепей вещества аксона. Аналогичные структуры можно предположить и в печени.

Для более детального изучения этих вопросов было важно выяснить, какими митогенетическими свойствами обладают более простые модели — искусственные мономолекулярные пленки. Были исследованы мономолекулярные пленки различных жировых и липоидных веществ — лецитина, холестерина, триолеина, касторового масла, а также пленки из кедрового масла. Исследования пленок велись в трех направлениях: определение их проницаемости по отношению к митогенетическим лучам, разрушаемости при облучении сильными химическими источниками излучения и наличия вторичного излучения.

Последний вопрос — изучение вторичного излучения у мономолекулярных пленок — представлял наибольший интерес, так как митогенетический феномен в органических и неорганических объектах может быть обнаружен лишь вследствие того, что большинство из этих объектов обладает способностью усиливать митогенетический эффект, т. е. играет роль реле.

Небольшая интенсивность митогенетического излучения не дала бы возможности зарегистрировать какой-нибудь эффект, если бы облучение объекта не вызывало в нем состояния возбуждения, характеризующегося распространением в объекте цепных реакций, связанных с обратной отдачей лучистой энергии — вторичным излучением.

Сущность вторичного излучения состоит в способности субстрата излучать в ответ на облучение его другим источником митогенетических лучей. Но не во всех случаях вторичное излучение может иметь место.

Для этого необходимы некоторые условия, к выяснению которых мы и перейдем.

Как мы уже говорили, интенсивность митогенетического излучения (порядка 1000 квант в секунду на 1 см² поверхности пленки) слишком мала для того, чтобы мы имели возможность уловить эффект вторичного излучения.

При столь маломощном потоке лучистой энергии количество расщепленных молекул будет ничтожно и обратная отдача лучис-

той энергии будет отсутствовать, даже если считать, что все без исключения кванты будут поглощены молекулами субстрата и что каждая молекула, возбужденная энергией поглощенного кванта, будет вновь излучать.

Из этого следует, что если количество разложившихся молекул равно или меньше количества квант, достигших субстрата, т. е. при квантовом выходе в единицу и меньше единицы, то вторичное излучение не может быть обнаружено. Стало быть, обнаружить вторичное излучение возможно только в том случае, когда количество расщепленных молекул во много раз превосходит количество квант, т. е. когда квантовый выход значительно больше единицы.

Такое соотношение между количеством поглощенных квант и количеством расщепленных молекул возможно лишь при наличии цепной реакции, при распространении химической реакции внутри субстрата от одной молекулы, возбужденной энергией кванта, последовательно целому ряду других. Тогда на один поглощенный молекулой субстрата квант будет приходиться не одна расщепленная молекула, а большое количество их.

То же самое относится и к разрушению пленок митогенетическими лучами. При квантовом выходе в единицу, т. е. при отсутствии цепной реакции, невозможно было бы уловить эффект разрушения пленки вследствие несоответствия между малой интенсивностью митогенетического излучения и огромным количеством молекул (около 10^{15} на 1 см^2 поверхности пленки). Следовательно, для объяснения эффекта разрушения пленок под влиянием облучения нужно также признать необходимым наличие квантового выхода больше единицы и распространение химического расщепления молекул субстрата по типу цепной реакции.

Из предыдущих работ, посвященных изучению мономолекулярных пленок (работа А. А. Гурвич и Frank L. Engel и работа А. Д. Браун), видно, что испытанные вещества обладают неодинаковыми митогенетическими свойствами.

Так, было выяснено, что кедровое масло не обладает способностью излучать в ответ на облучение каким-либо источником митогенетических лучей. Большинство других испытанных субстратов оказалось способным к вторичному излучению (лецитин, холестерин, триолеин, касторовое масло). Эффект вторичного излучения имел место только в том случае, если пленка или облучалась спектром, идентичным спектру первичного излучения испытуемого вещества, или (в случае холестерина) имела бы с ним хотя бы одну общую линию (Браун).

Проницаемость пленок различных веществ оказалась также неодинаковой.

Пленки из касторового и кедрового масел, из триолеина и лецитина обладают выраженной способностью поглощать митогенетические лучи, т. е. являются непрозрачными для коротковолновой части ультрафиолетового спектра. Наоборот, пленки из холестерина являются прозрачными по отношению к двум спектрам (липолитическому и спектру ферментативного расщепления мочевины). То обстоятельство, что прозрачность пленок из холестерина связана с идентичностью облучающего спектра (как и в случае вторичного излучения), т. е. является резонансной, заставляет думать о том, что речь идет не об оптической прозрачности, а о «прозрачности», обусловленной наличием вторичного излучения.

Вопрос о возможности разрушения пленок посредством длительного облучения ее митогенетическими лучами был поставлен по

отношению к лецитиновой пленке. А. А. Гурвич показал, что, облучая лецитиновую пленку неорганической моделью ($\text{KMnO}_4 + \text{H}_2\text{O}_2$), можно доказать разрушение пленки на месте облучения. В 1936 г. J. S. Mithsell показал, что при облучении мономолекулярной пленки из анилида стеариновой кислоты ультрафиолетовыми лучами большей интенсивности, длиной волны 2350—2483 Å, происходит расщепление пептидной связи с квантовым выходом в единицу.

Установление эффекта разрушения пленки анилида стеариновой кислоты лучами с длинами волн того же диапазона, что и длины волн митогенетического излучения (1900—2500 Å), но значительно большей интенсивности имеет для нас большое значение. Пользуясь данными, полученными совершенно другими методами, с лучами иной интенсивности, мы получаем возможность проверить положение о том, что вторичное излучение, равно как и разрушение пленок митогенетическими лучами, возможно только при наличии цепной реакции.

Установленный Mithsell квантовый выход в единицу для фотохимического гидролиза пептидной связи в анилиде стеариновой кислоты совершенно исключает возможность цепной реакции.

Следовательно, исходя из вышеизложенных рассуждений о необходимости цепной реакции для обнаружения эффекта вторичного излучения и разрушения пленок, мы будем вправе предположить, что пленки из анилида стеариновой кислоты не обладают способностью вторично излучать и не могут быть разрушены при облучении их митогенетическими лучами. Проверка этого предположения и составляла предмет нашей работы.

Синтез анилида стеариновой кислоты

Первым этапом нашей работы явился синтез анилида стеариновой кислоты.

В основном ход синтеза был нами заимствован из описания синтеза анилида пальмитиновой кислоты, предложенного Hell и Jordanow. Этот способ был нами в значительной мере изменен.

Принцип синтеза анилида стеариновой кислоты состоит в следующем.

Смесь стеариновой кислоты с избытком анилина подвергалась длительному (30-часовому) нагреванию при температуре в 200°. Полученный продукт обрабатывался HCl и избыток анилина в виде хлористой соли отмывался водой. Эта операция повторялась до полного удаления избытка анилина. Нейтрализацией полученного вещества спиртовым раствором щелочи и последующим обильным промыванием водой достигалось удаление непрореагировавшей стеариновой кислоты в виде мыла.

Окончательная очистка препарата производилась путем многократной перекристаллизации из этилового алкоголя.

Схема установки и общий ход определения

Методика получения мономолекулярных пленок не отличалась от описанной в предшествующих работах А. А. Гурвич и А. Д. Брауна.

Капля 0,06% раствора анилида стеариновой кислоты в бензоле наносилась платиновой петлей на посыпанную тальком поверхность дистиллированной воды. Образующаяся пленка имела в среднем диаметр 6—7 см. Вычисленная толщина пленки приблизительно равнялась 40 Å, что и соответствует ориентировочно длине молекулы анилида стеариновой кислоты. Этот расчет дает право утверждать, что пленка была действительно порядка мономолекулярной.

Слой воды, на поверхности которого образовывалась пленка, находился в чашке Петри с кварцевым окном в дне. Сверху к пленке подводился дрожжевой блок (прямоугольный кусочек агаровой культуры дрожжей), обращенный слоем дрожжевых клеток к пленке. Расстояние между дрожжами и пленкой было сокращено до минимума и достигало 3 мм. Этот дрожжевой блок служил детектором, т. е. воспринимал митогенетическое излучение. Рядом с ним в одинаковых условиях, но защищенный от облучения, помещался контрольный блок.

Снизу, под кварцевым окном, помещался третий дрожжевой блок, служивший индуктором, т. е. источником митогенетического излучения. Между индуктором и кварцевым окном находился диск с шестью секторными вырезами по 30° каждый. При вращении диска создавались условия прерывистого облучения (фракционирования), что значительно повышает митогенетический эффект и укорачивает экспозицию

После облучения оба блока — детектор и контроль — помещались в термостат на $1\frac{1}{2}$ часа при температуре 25—27°. Затем готовились мазки, которые окрашивались метиленовой синькой. Количественное определение величины митогенетического эффекта производилось при помощи подсчета под микроскопом количества дрожжевых почек определенного возраста (не старше $1\frac{1}{2}$ часов) и выражалось в виде индукционного эффекта, т. е. процентного отношения разности количества почек на 100 дрожжевых клеток в детекторе и контроле к количеству почек в контроле: $\left(\frac{D-K}{K} 100 = \text{инд. эфф.}\right)$.

При выполнении данной работы мы пользовались исключительно агаровыми культурами дрожжей, и результат везде находился методом счета почек.

Определение проницаемости и вторичного излучения

Определение проницаемости пленок играет подсобную роль по отношению к дальнейшим опытам. Оно делалось для исключения возможности оптической прозрачности пленки, причем во избежание получения «ложной» прозрачности, зависящей от наличия вторичного излучения, определение прозрачности производилось с минимальными, пороговыми для чистого водного слоя экспозициями.

Для определения наличия вторичного излучения мы пользовались той же установкой, но удлинляли экспозицию. В качестве контроля была взята лецитиновая пленка, способность которой вторично излучать была установлена ранее. Результаты этой серии опытов сведены в табл. 1.

Таблица 1

Субстрат	Экспозиция в минутах	Индукционный эффект в %
1. Анилид стеариновой кислоты	8	—5; —4; —2; —5,6; 3,1; 5,4
2. То же	10	5,5; 0; 3,5
3. Лецитин (контр.)	8	55; 34,5; 32; 55

Стойкие нулевые эффекты в случае анилида стеариновой кислоты при экспозиции в 8 и 10 минут говорят за отсутствие вторичного излучения у этого вещества.

Разрушаемость пленок

Для разрушения пленок из анилида стеариновой кислоты был взят более мощный источник митогенетического излучения — окислительно-восстановительная модель $K_2Cr_2O_7 + (FeSO_4 + H_2SO_4)$. Оба эти раствора по каплям переливались в стеклянный сосудик с кварцевым дном, находящимся над облучаемой пленкой. Смещение растворов происходило на дне сосудика, а продукты реакции удалялись через отводную трубку. Капельная подача реагентов обуславливалась прерывистой подачей облучения, что исключало необходимость пользоваться диском-прерывателем. Детекторный блок помещался под кварцевым окном чашки Петри, в которой находилась вода с образованной на ее поверхности пленкой. Сперва был определен порог облучения для водного слоя. При экспозиции в 80 секунд получился резко положительный эффект (65%). Для того чтобы гарантировать себя от возможности самопроизвольного разрушения пленки за длительный срок облучения, была испытана сохраняемость пленки в течение 1 часа (путем двукратного определения проницаемости в начале и конце времени стояния пленки). Оказалось, что пленка из анилида стеариновой кислоты является очень устойчивой и вполне может сохраняться в течение 1 часа (и даже значительно дольше — свыше 3 часов).

Определение разрушаемости пленок велось в следующем порядке:

1. Предварительно детектор облучался химической моделью через слой воды без пленки с пороговой экспозицией в 80 секунд для осуществления контроля над дрожжами.

2. С той же экспозицией облучалась только что наведенная пленка.

3. Пленка подвергалась непрерывному облучению в течение 1 часа (без детектора).

4. Вновь определялась проницаемость пленки с экспозицией в 80 секунд.

Результаты этих опытов сведены в табл. 2.

Таблица 2

Водный слой без пленки в %	Вода+пленка в %	Вода+пленка после часового облучения в %
32	1,5	-6,8
31	-1,5	3,1
34,5	2,9	0
60,7	0	-3,3
37,3	5,1	1,5
57	-1,8	1,6
45	2	4,8

Из табл. 2 ясно, что даже часовое облучение пленки из анилида сильным источником не в состоянии разрушить ее. Между тем в опытах А. А. Гурвич лецитиновая пленка разрушалась при 20-минутном облучении.

Это говорит за невозможность разрушения пленки из анилида стеариновой кислоты при облучении ее митогенетическими лучами в течение 1 часа.

Оценка результатов

Суммируя все полученные нами экспериментальные данные, можно заключить, что пленки из анилида стеариновой кислоты являются непроницаемыми для митогенетических лучей, т. е. не обладают способностью вторично излучать и не могут быть разрушены при облучении их митогенетическими лучами.

Выше мы уже говорили, что установленный Mitschell квантовый выход для анилида стеариновой кислоты 1:1 дает нам право предполагать как раз те результаты, которые получены нами экспериментально.

Таким образом, мы получаем убедительное доказательство в пользу того, что в основе феномена вторичного излучения и разрушаемости лежит цепная химическая реакция и связанный с нею квантовый выход больше единицы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гурвич А. и Гурвич Л., Митогенетическое излучение, 1934.—2. Brauer A. D., *Protoplasma*, 26, 338, 1936.—3. Frank L. Engel u. Anna Gurwitsch, *Protoplasma*, 26, 331, 1936.—4. Gurwitsch A. u. L., *Protoplasma*, 25, 1, 1936.—5. Mitchell, *Nature*, 502, 1936.—6. Hell u. Jordanow, *Ber. Deutsch. Chem. Ges.*, 27, 943.—7. Pebai, *Liebig's Ann.*, 91, 152.

DAS MITOGENETISCHE VERHALTEN MONOMOLEKULÄRER FILME AUS STEARINSÄUREANILID

D. A. Tschetwerikow

Aus d. Laboratorium f. biologische Chemie (Leiter:
Prof. J. M. Hefter) d. 1. Medizinischen I. P. Paw-
low-Instituts, Leningrad

ДВОЙНОЙ ПРУЖИННЫЙ МАНОМЕТР¹

Н. В. Данилов

Из физиологической лаборатории (зав. — проф.
Н. В. Данилов) Ташкентского медицинского
института

Поступила в редакцию 20.IV.1939 г.

Для одновременной записи кровяного давления в двух сосудах нами был сконструирован по принципу Fick двойной пружинный манометр высокого качества.

Описываемый манометр имеет приспособления для измерения его чувствительности и удобные механизмы для установления в наивыгоднейшем положении в отношении закопченной поверхности кимографа.

Приводим описание манометра.

Манометр состоит из колебательной и неподвижной систем. Первая система в противоположность второй имеет возможно меньшую массу. Вес колеблющейся части (мембрана + пружина + рычажок) равен 0,3 г, вес неподвижной части (без жидкости) = 1 200 г. Таким образом, вес первой части относится ко второй, как 1 : 3 960. Благодаря такому соотношению движения колебательной системы не вызывают дрожания фиксированной части манометра.

Основой манометра является массивная станина, к которой прикреплены все его части. Капсулы манометра закреплены в горизонтальных отростках станины при помощи винтов, проходящих через тела отростков. Острие фиксирующего винта давит на соответствующую капсулу через прокладку—колодочку, которая предохраняет капсулу от деформации. Отверстия в станине для капсул имеют сердцевидную форму.

Верхняя и нижняя капсулы несколько отличаются друг от друга.

Верхняя капсула, представленная отдельно на рис. 1 (справа), имеет форму цилиндра, у которого нижний конец затянут мембраной, а верхний имеет отверстие с винтом для выпуска пузырьков воздуха. Капсула соединяется с источником давления при помощи бокового, изогнутого вниз отростка.

Нижняя капсула имеет форму цилиндра без бокового отростка. Верхний конец этой капсулы затянут резиновой мембраной, а нижний соединен с источником давления. Для предохранения нижней капсулы от попадания пузырьков воздуха в соединительной трубке, на пути к артерии, установлен специальный улавливатель—тройник с краном. Внутренний диаметр капсул—6 мм, наружный—10 мм.

В соединительных трубках около канюль помещены для демпфирования диафрагмы. Как известно, скорость затухания вызванных колебаний зависит не только от величины колеблющейся массы, но и от трения:

$$D = \frac{K}{2VME},$$

где

D — фактор заглушения;

K — сила трения;

M — действующая масса;

E — модуль упругости.

Вот почему возникает необходимость создать во всей колеблющейся системе наименьшее трение и только в одном участке иметь относительно большое дозируемое трение. Такое дозируемое трение создается различными размерами указанной диафрагмы. Для лучшего демпфирования мы заполняли соединительные трубки касторовым маслом при комнатной температуре (22°). Выгода заключается в том, что удельный вес касторового масла меньше, чем воды, а вязкость его значительно больше. Канюля заполняется раствором герудина или гепарина.

¹ Доложено на заседании Узбекстанского филиала Всесоюзного общества физиологов, биохимиков и фармакологов 4.II.1938 г.

Система частей манометра, приходящих в колебательное движение (не считая жидкости в соединительной трубке), начинается прочной тонкой резиной, затягивающей капсулу. Боковая поверхность капсулы охвачена специальным металлическим пояском, который препятствует растяжению резины в стороны. К резиновой мембране приклеен (синдетиконом) тонкий металлический диск с коротким стальным стерженьком в центре. Вес диска—25 мг, диаметр—6,8 мм. Таким образом, отношение диаметров диска и капсулы равно 0,68.

Стержень диска производит давление на плоскую стальную пружину. Рациональные размеры плоской пружины определяются необходимостью иметь наибольшую упругость пружины при наименьшей массе. Кроме того, пружина не должна иметь

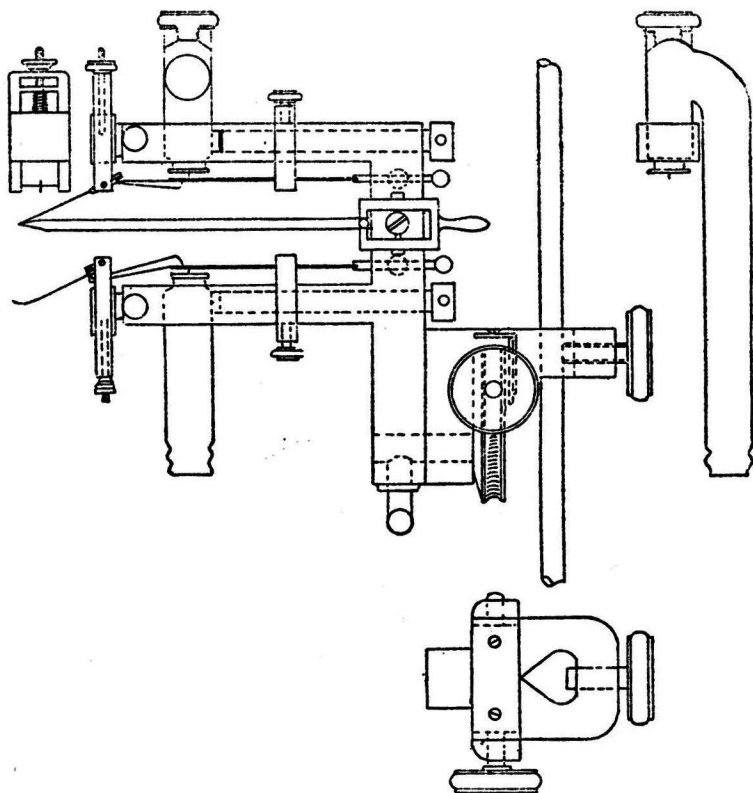


Рис. 1. Полусхема двойного пружинного манометра

боковых колебаний. Для пояснения разберем условия деформации при гнутии. Если сила P действует перпендикулярно к длине плоской пружины, закрепленной одним концом, то понижение (λ) свободного конца пружины выразится следующей формулой:

$$\lambda = 4 \frac{Pl^3}{ab^3E},$$

где

λ — понижение конца пружины или стрела прогиба;

P — действующая сила;

l — длина пружины;

a — сторона поперечного сечения пружины, перпендикулярная к P ;

b — сторона поперечного сечения пружины, параллельная P ;

E — модуль Юнга.

На основании приведенной формулы имеется возможность уменьшать массу колеблющейся части пружины и, следовательно, в конечном итоге уменьшать инертность манометра. В нашей конструкции длина пружины меняется в зависимости от положения хомутка, который плотно прижимает ее винтом к станине. Положение хомутка отмечается по шкале. Чтобы при передвижении хомутка не менялось расстояние между концом пружины и осью пищащего рычажка, — из-за чего изменилось бы увеличение рычажка, — противоположный конец пружины зажат в специальном держателе.

Перейдем к описанию передачи колебаний пружины на рычажок. Существует несколько способов передачи, но все, даже лучшие конструкции (манометр Рожанского, Frank-Petter) имеют достаточно большую массу. В нашей модели уменьшение веса колеблющейся части достигнуто устранением излишних соединительных звеньев и использованием дуралюминия. Как видно из приведенного рисунка, пружина манометра заканчивается тонкой дуралюминиевой вилкой с поперечной стальной проволокой ($d=0,3$ мм, $l=4,5$ мм) на конце. Стальная проволока расположена перпендикулярно к длине пружины и более или менее параллельно оси пишущего рычажка. В коротком плече этого рычажка сделан пропил соответственно толщине проволоочки. Проволочка входит в разрез рычажка и, таким образом, передает колебания пружины на пишущий рычажок.

Пишущие рычажки состоят из соломинки и в центральной части из дуралюминия. Последняя часть уменьшена до технически возможного предела ($0,15 \times 5 \times 2,5$ мм). Дуралюминиевая часть рычажка туго, неподвижно насажена на стальную ось с чрезвычайно остро отточенными концами. Трение оси в своих гнездах настолько уменьшено, что дуралюминиевый рычажок, освобожденный от сцепления с пружиной, долго вращается как вертушка, если коротко подуть на его плечо.

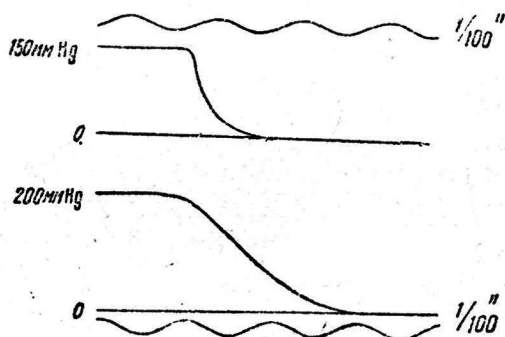


Рис. 2. Время установки манометра (кривые верхнего и нижнего манометров)

Движения рычажков верхнего и нижнего манометров имеют одноименное направление, так как верхний рычажок является рычагом первого, а нижний второго рода.

Описанная система передачи, как показала практика пользования манометром, имеет много положительных сторон: 1) уменьшается колеблющаяся масса; 2) писчик рычажка легко преодолевает трение о закопченную поверхность и не застревает, как у манометра Frank-Petter; 3) движения рычажка вверх и вниз не имеют мертвого хода; 4) увеличение размахов рычажка легко регулируется.

В положении рычажка по отношению к пружине имеются выгодные и невыгодные позиции. Наивыгоднейшее положение такое, когда распил в плече рычажка находится на одной прямой с пружиной манометра, и невыгодное—когда рычажок станет перпендикулярно к длине пружины. Эти соображения заставили нас сделать ось рычажка вместе с его вилкой подвижными вверх и вниз. Установка в наивыгоднейшее положение делается до измерения кровяного давления. За исходную точку берется средняя величина кровяного давления.

Уменьшение рычажка с писчиком имеет исключительно большое значение. Как известно, кинетическая энергия K вращающегося тела равна:

$$K = \frac{\omega^2}{2} \cdot \sum mr^2,$$

где

ω — угловая скорость;

m — отдельные элементы массы вращающегося тела;

r — расстояние элементов массы до оси вращения;

$\sum mr^2$ — момент инерции тела как сумма произведений из массы каждого элемента тела на квадрат его расстояния до оси вращения.

Теперь становится понятным, почему периферическая часть пишущего рычажка манометра сделана у нас из легкой (2 мг) прочной полоски соломинки ($l=30$ мм) и, кроме того, писчик как наиболее отдаленная точка от оси вращения сделан из ресницы.

Тонкая регулировка прижатия к закопченной поверхности каждого в отдельности писчика производится при помощи боковых винтов. Вращение вилки происходит вокруг вертикальной оси, мысленное продолжение которой пересекает под прямым углом середину оси пишущего рычажка.

Наконец, упомянем еще об одном приспособлении, которое необходимо для равномерного прижатия писчиков в верхней и нижней частях кривой. Дело в том, что иногда рычажок начинает, например, вверху записи отставать от законченной поверхности и не пишет, а внизу слишком сильно прижимается и не доводит запись до истинной нижней точки. Другими словами, плоскость, в которой движется писчик, и ось кимографа непараллельны. Вот почему для углового передвижения писчиков приспособлен специальный винт, ось которого расположена в нижней части манометра.

Нулевой линией для нижнего манометра служит отметка времени, а для верхнего — особый нуль-рычажок, вращающийся вокруг двух взаимно перпендикулярных осей. Горизонтальная ось дает возможность поднимать и опускать острие нуль-рычажка, а вертикальная — регулировать степень прижатия к барабану.

К станине манометра прикреплен стержень, на который привинчиваются дополнительные регистрационные аппараты (капсулы Маррея, электроотметчики и т. п.). Таким образом манометр с остальными приборами составляет одно целое. Манометр укреплается на тяжелом универсальном штативе.

Двойной пружинный манометр может служить в качестве дифференциального, если у нижнего манометра удалить пружину и его капсулу поднять до соприкосновения с пружиной верхнего манометра.

Перейдем к оценке качеств манометра. Предложено несколько способов проверки качеств манометра. Fick считает наилучшим такой манометр, который отмечает повышение давления при наименьшем количестве жидкости, вошедшей в соединительную трубку манометра. Проверка с этой точки зрения нашего манометра показала, что его качества достаточно высоки, так как при повышении давления от 0 до 100 мм Hg вошло в соединительную трубку 15 мм³. Gurtle считает наилучшим манометром такой, «который отмечает определенное гидростатическое давление при наименьшей затрате работы, и запись его не искажена». Это определение не имеет практического значения, так как без сравнения с записью, сделанной более совершенным манометром, трудно определить «наименьшую затрату работы» и быть уверенным, что данная запись получается с «наименьшим искажением». Landois рекомендует сравнивать запись манометра с так называемой гемоаутограммой. Но ведь гемоаутограмма не является идеальным отражением колебаний кровяного давления и поэтому вряд ли она может служить стандартом.

По Франку, добротность манометра (G) будет тем выше, чем больше его чувствительность (Yr) и модуль упругости (E') и чем меньше колеблющаяся масса (M'):

$$G = \frac{Yr E'}{M'}.$$

Основным фактором, определяющим добротность, является число собственных колебаний, которое растет пропорционально квадратному корню из модуля упругости и обратно пропорционально квадратному корню из массы. Как показали работы Straub, величина трения (κ) изменяет степень искажения, несмотря на неизменное число собственных колебаний (n).

В поисках практической оценки добротности манометра проф. Н. А. Рожанский предложил вычислить так называемый коэффициент годности прибора как обратную величину времени аperiodического опускания рычажка, отнесенного к падению давления в среднем на 10 мм Hg.

Приводим кривую определения коэффициента годности нашего двойного пружинного манометра.

Как показывает кривая верхнего манометра, падение давления от 150 до 0 мм Hg произошло в течение $\frac{1}{100}$ секунды. Дополнительные колебания отсутствуют. Нижний манометр имеет время установки $(200 \rightarrow 0 \text{ мм Hg}) = \frac{9}{400}$ секунды. Таким образом, при определенной длине пружины коэффициент годности верхнего манометра = $\left(\frac{1}{\frac{1}{100 \cdot 15}} \right) = 1500$, а нижнего = $\left(\frac{1}{\frac{9}{400 \cdot 20}} \right) = 888$. Оба коэффициента говорят

о высоком качестве манометра.

Для упрощения способа оценки качеств манометра удобнее пользоваться непосредственно временем аperiodической установки рычажка манометра. Мы пользуемся временем в сигмах, отнесенным к падению давления в среднем на 10 мм Hg. Однако следует помнить, что время установки манометра должно быть меньше, чем наиболее быстро протекающая часть кривой кровяного давления.

В связи с этим приводим результаты некоторых измерений, полученных при помощи лучших оптических манометров.

Время, затраченное на период напряжения

№ п/п	Животное	Время поднятия кровяного давления в левом желудочке в период напряжения	В среднем на 10 мм
1	Кролик . . .	34с — 40с (90 мм Hg)	3 8с
2	Собака . . .	40с (170 » Hg)	2,3с
3	» . . .	30с (180 » Hg)	1,7с
4	» . . .	24с (180 » Hg)	1,3с
5	» . . .	22с (180 » Hg)	1,2с

Время, затраченное на колесо поднятия пульсовой волны в аорте

№ п/п	Животное	Время поднятия пульсовой волны в аорте	В среднем на 10 мм
1	Кролик . . .	90с (85 мм Hg)	10,6с
2	Собака . . .	100с (160 » Hg)	6,2с
3	» . . .	90с (150 » Hg)	6,0с
4	» . . .	40с (160 » Hg)	2,5с

Итак, сравнивая приведенный материал различных авторов с показанием нашего манометра (рис. 2), можно утверждать, что время его установки (0,66—1,1с на 10 мм Hg) вполне позволяет без искажений регистрировать колебания кровяного давления не только в мелких, но и в крупных артериальных сосудах. Двойной пружинный манометр выполнен по нашим чертежам в мастерской точной механики Ташкентского медицинского института механиком П. Н. Русских.

ЛИТЕРАТУРА

1. Brömser Ph., Frank O. u. Petter J., Ztschr. Biol., 59, 234, 1912.—2. По-жанский Н. А., Практические занятия по физиологии животных, 1932.—3. Straub H., Abderh. Handbuch d. Biol. Arbeitsmeth., V, 4, 269, 1923.

UN DOUBLE MANOMÈTRE À RESSORT

N. V. Danilov

Laboratoire de Physiologie (Chef: Prof. N. V. Danilov) de l'Institut Médical, Tachkent

О СООТНОШЕНИИ МЕЖДУ ЧАСТОТОЙ КОЛЕБАНИЙ ПЕРЕМЕННОГО ТОКА И ВЫСОТОЙ ТОНОВ ПРИ ЭЛЕКТРИ- ЧЕСКОМ РАЗДРАЖЕНИИ УЛИТКИ

(По поводу одноименной работы А. А. Араповой и Гершуни, напечатанной в «Физиологическом журнале СССР», т. XXV, в. 4, 1938 г.)

В. А. Петров

(Ленинград)

Поступила в редакцию 23.XII.1938 г.

В работе Араповой и Гершуни описаны наблюдения, свидетельствующие о том, что существуют определенные соотношения между частотой колебаний переменного тока и высотой тонов при электрическом раздражении улитки. Для объяснения указанных явлений авторы высказывают предположение, что существует особая электрическая система, где механические силы развиваются с удвоенной частотой.

В действительности, наблюдаемые факты наиболее просто объяснимы, если раздражение нерва рассматривать с энергетической точки зрения. При раздражении уха переменным током за каждый период подводится два импульса электрической энергии. При совместном действии постоянного и переменного токов, при определенном соотношении их величин за время, соответствующее одному периоду, подводится только один импульс электрической энергии. Частота раздражений будет определяться исключительно числом отдельных импульсов. Это обстоятельство и приводит к определенному соотношению между частотой тока и высотой тона.

Авторами (в совместной работе с Волоховым) еще прежде было установлено, что «... высота тонов для целого ряда частот оказывается при электрическом раздражении на одну октаву выше, чем при той же частоте звукового раздражения» (стр. 430).

Наблюдения, полученные на различных лицах, свидетельствуют о следующем: у каждого испытуемого может быть найдена область частот, в которой биения образуются при отношении 1:2 между электрическими и звуковыми колебаниями.

При возрастании частоты электрического раздражения может быть найдена зона, в которой биения обнаруживаются и на основной, и на удвоенной частоте, и, наконец, при еще большем возрастании частот биения обнаруживаются лишь на основной частоте» (стр. 431).

Методика эксперимента достаточно полно описана в работе и, как видно из описания, разработана исключительно хорошо.

Проведены опыты с одновременным раздражением переменным и постоянным током.

«Основное явление при наложении постоянного напряжения заключается в том, что при этом происходит резкое усиление биений на основной частоте и соответственное снижение высоты тонов. При возрастании величины постоянного тока отношение 1:2 между частотой звуковых и электрических колебаний постепенно переходит к отношению 1:1, т. е. явление удвоения уничтожается» (стр. 437).

«Еще одно явление характеризует воздействие постоянного напряжения: это возрастание громкости при постоянной величине переменного тока. Это возрастание громкости, сопровождаемое изменением высоты, делает тональные ощущения при электрическом раздражении в условиях наложения постоянной составляющей настолько похожими на ощущения, наблюдаемые при звуковом раздражении, что испытуемые очень часто неспособны отличить одно от другого» (стр. 438).

Арапова и Гершуни проанализировали кривые переменного тока, проходящего через органы слуха, и указали на относительную чистоту формы кривой тока, тем самым доказывая, что соотношение частот звукового и электрического возбудителей нельзя отнести за счет вентильного действия живой ткани, при котором в кривой тока можно было бы обнаружить вторые гармоники.

«Как же объяснить наблюдаемые явления? В настоящее время может быть сделана попытка дать предположительную схему явления, которая значительно более отвечает экспериментальным фактам, чем разобранная выше схема электрического выпрямления» (стр. 440).

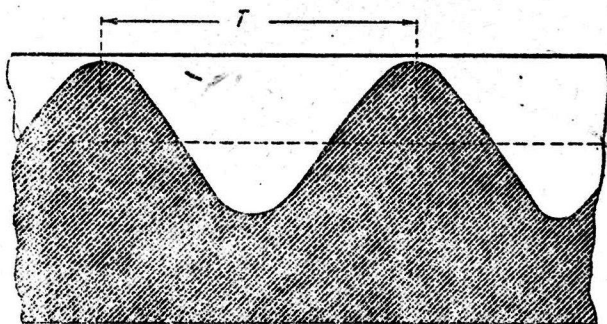


Рис. 1. Разрез через барабан фонографа, на котором записано колебание мембраны, когда к телефону подводился переменный ток

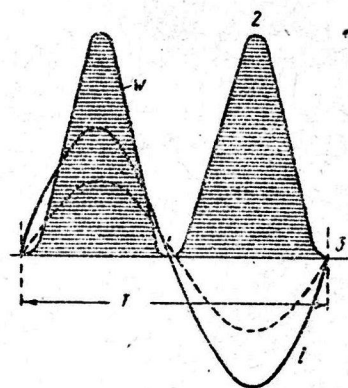


Рис. 2. Кривые напряжения тока и электрической мощности, подводимой к уху. За один период энергия подводится в виде двух отдельных импульсов (заштриховано)

«Для объяснения наблюдаемых явлений высказывается предположение о наличии в элементах улитки электростатической системы, построенной по типу двойного слоя (на границе между жидкостью и мембранами и слуховыми клетками), к которым приложимы уравнения конденсатора. Можно допустить, что в подобной электростатической системе возникающая при действии временного напряжения $E \sin \omega t$ механическая сила F при наличии постоянного напряжения E_0 будет выражаться следующим уравнением:

$$F = K \left(E_0^2 + \frac{E^2}{2} + 2 E_0 E \sin \omega t - \frac{1}{2} E^2 \cos 2 \omega t \right)$$

(выводы, § 6, стр. 444).

Авторами Араповой и Гершуни проведена исключительно интересная работа; добытые материалы очень ценны.

Однако наблюдаемые явления соотношений между частотой переменного тока и высотой тонов могут быть объяснены более просто и наглядно.

Переменный ток, проходящий через телефонную трубку, заставляет колебаться мембрану.

В обычных телефонных трубках (с постоянным магнитом) частота ий мембраны равна частоте проходящего через обмотки трубки электрического тока. Звуковые колебания, достигающие уха, представляют собой периодические изменения давления воздуха. Действие звуковой волны на ухо проявляется в том, что за каждый период ухо получает один воздушный толчок. Звуковым раздражителем являются пульсирующие удары воздуха, число которых в единицу времени равно частоте колебаний. Таким образом, к уху подводится энергия в виде импульсов, число которых равно частоте колебаний мембраны¹.

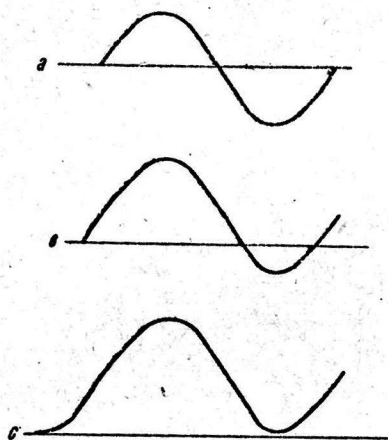


Рис. 3. Суммарные кривые тока

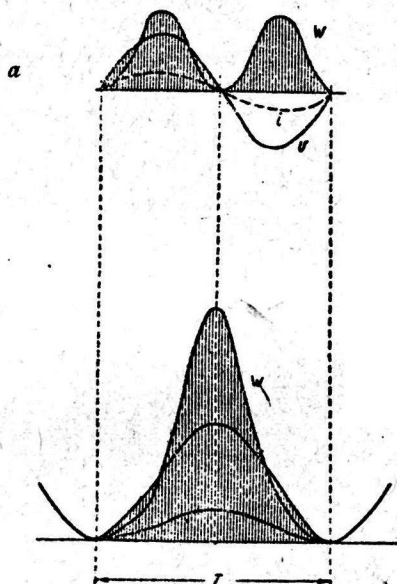


Рис. 4. При подаче переменного тока за один период энергия подводится в виде двух импульсов (а). При совместном действии переменного и постоянного токов энергия к уху подводится только в виде одного импульса (б)

При непосредственном раздражении улитки электрическим током механизм раздражения изменяется.

Для того чтобы произвести раздражение нерва, необходимо подвести к нему определенное количество электрической энергии.

Допустим вначале, что искажения форм кривых электрического тока при прохождении через ухо не происходит и кривые тока и напряжения имеют вид синусоид (рис. 2).

Импульсы электрической энергии, подводимой к уху, могут быть представлены площадью кривой 1—2—3 на рис. 2, в то время как сама кривая есть кривая мощности (w) электрического тока.

Энергия, подводимая к уху за каждый импульс, есть

$$\int_0^{\tau_2} w dt.$$

¹ Это хорошо можно наблюдать, если сделать разрез через валик фонографа (рис. 1).

За один период мы подводим к уху два импульса электрической энергии, из которых каждый способен вызвать раздражение нерва. Таким образом, нерв при пропускании переменного тока за каждый период будет раздражаться дважды. Поэтому вполне понятно, что биения замечаются при соотношении частот, как 2:1.

При совместном действии на улитку постоянного и переменного токов суммарное действие их будет проявляться отлично от действия одного переменного тока.

Форма кривой действующего тока будет теперь, очевидно, также другой.

Постепенное изменение форм кривой тока при увеличении силы постоянного тока показано на рис. 3.

Известное время эффект удвоения будет существовать, так как импульсы энергии будут поступать с двойной частотой, величина же импульсов энергии будет различна. Как только величина малых импульсов станет ниже пороговой, эффект удвоения исчезнет. При определенной величине постоянного тока энергия будет подводиться к уху один раз за период (рис. 4).

Усиление эффекта при совместном действии переменного и постоянного токов также легко понять, так как число отдельных импульсов уменьшилось и за счет этого энергия каждого отдельного импульса возросла.

Когда величина постоянной составляющей будет достаточно велика, то форма кривой, действующей на улитку, тоже будет такой, как это показано на рис. 3, с.

По наблюдениям Араповой и Гершуни, в этот момент испытываемое лицо не может отличать раздражений, обязанных звуковому и электрическому раздражителям. Если обратить внимание на кривые изменения звукового давления и силы тока (рис. 1 и 3, с), то увидим, что закономерность их изменения по времени, а также и число импульсов подводимой к уху энергии за единицу времени будут одинаковы. Эти обстоятельства и делают эффекты восприятия равноценными.

Следовательно, как только эффекты раздражения мы начинаем рассматривать с энергетической точки зрения, эффект отношения частот становится легко объяснимым.

При рассмотрении явлений прохождения электрического тока нами были сделаны некоторые упрощения, а именно: везде предполагалось, что кривые силы тока и напряжения синфазны и имеют вид синусоид. Обычно при прохождении электрического тока через живую ткань при малых плотностях тока если не наблюдаются искажения кривых, то все же происходит своеобразный «сдвиг фаз».

Характеристику живой ткани рационально не строить, а автоматически получать с помощью катодного осциллографа (вольтамперная динамическая характеристика).

Если принять во внимание «сдвиг фаз», то, рассматривая энергетическую картину, мы увидим, что энергия к улитке при питании переменным током в течение периода будет подводиться дважды. При совместном действии постоянного и переменного токов, при достаточной величине постоянной составляющей почти вся энергия подводится к уху в виде одного импульса, второй импульс очень мал и, очевидно, лежит ниже порога.

Отсутствие эффекта удвоения при повышении частот нужно, по видимому, отнести за счет демультипликации частот при восприятии их нервной системой уха.

ÜBER DAS VERHÄLTNIS ZWISCHEN DER SCHWINGUNGSFREQUENZ DES WECHSELSTROMS UND DIE TONHÖHE BEI ELEKTRISCHER REIZUNG DER COCHLEA

(Bemerkung zur gleichnamigen Arbeit von A. A. Arapova und G. W. Gersuni, diese Zeitschr., Bd. XXV, H. 4, 1938)

W. A. Petrov

(Leningrad)

(Eingegangen am 23.XII.1938)

ПО ПОВОДУ ЗАМЕЧАНИЙ В. А. ПЕТРОВА О СООТНОШЕНИИ МЕЖДУ ЧАСТОТОЙ КОЛЕБАНИЙ ПЕРЕМЕННОГО ТОКА И ВЫСОТОЙ ТОНОВ ПРИ ЭЛЕКТРИЧЕСКОМ РАЗДРАЖЕНИИ УЛИТКИ

А. А. Арапова и Г. В. Гершуни

Поступила в редакцию 2.IV.1939 г.

В. А. Петров («Физиологический журнал СССР», 1939), обсуждая данные нашей работы о соотношении между частотой колебаний переменного тока и высотой тонов при электрическом раздражении улитки («Физиологический журнал СССР», 25, 430, 1938) и не оспаривая правильности полученных нами фактов, приходит к заключению, «что наблюдаемые явления соотношения между частотой переменного тока и высотой тонов могут быть объяснены более просто и наглядно», чем это сделано нами.

Суть объяснений В. А. Петровым наблюдаемого нами удвоения частоты при электрическом раздражении заключается в том, что «нерв при пропускании переменного тока за каждый период будет раздражаться дважды. Поэтому вполне понятно, что биения замечаются при соотношении частот, как 2:1».

Тот факт, что в нервном стволе при прохождении переменных токов, в известном пределе частот и интенсивностей, во время одного периода возникают два импульса, хорошо известен. Точно так же не подлежит сомнению, что при наложении постоянного напряжения в нерве при каждом периоде действительно может быть получен один импульс (см., например, Schaefer и Göpfert, 1937). Однако эти закономерности никак не могут быть применены для объяснения наблюдаемых при прохождении переменных токов через улитку явлений потому, что в этом случае не происходит непосредственного раздражения нервных волокон. В работах, опубликованных нами ранее (Андреев, Волохов и Гершуни, 1935; Андреев, Арапова и Гершуни, 1938), было с несомненностью доказано, что тональные ощущения, возникающие при прохождении переменных токов через слуховой прибор, не могут иметь своей причиной непосредственное раздражение нервных волокон. Вместе с тем все данные современной физиологии слуха свидетельствуют о том, что высота тонов не может быть непосредственно связана с частотой импульсов в нервных путях.

Нет ни одного факта, который свидетельствовал бы, что моноауральные биения при частотах порядка 1 000—2 000 Hz могут возникнуть в результате взаимодействия импульсов в нервных путях,

как это вытекает из допущений, делаемых В. А. Петровым. Наоборот, все данные говорят за то, что биения возникают в результате сложения механических (или, что менее вероятно, электрических) сил в колеблющихся структурах внутреннего уха.

Таким образом, в своих замечаниях В. А. Петров, не разграничивая действия переменного тока на различные структуры улитки и идентифицируя раздражение улитки и «нерва», дает объяснение удвоения частоты, которое требует признания за нервными путями слухового прибора не присущих им физиологических свойств.

Объяснение явлений, данное в нашей работе, допуская наличие механических колебаний каких-то не нервных структур улитки, основываясь на определенной физической модели, вместе с тем хорошо согласуется с основными фактами физиологии слуха.

ENTGEGNUNG AUF DIE BEMERKUNG VON W. A. PETROV
«ÜBER DAS VERHÄLTNISS ZWISCHEN DER SCHWINGUNGSFREQUENZ
DES WECHSELSTROMS UND DER TONHÖHE BEI ELEKTRISCHER
REIZUNG DER COCHLEA»

A. A. Arapova und G. W. Gersuni

(Eingegangen am 2.IV.1939)

ПРИМЕНЕНИЕ СЕРНОГО ЭФИРА ПРИ ИЗГОТОВЛЕНИИ
НЕКОТОРЫХ РЕГИСТРИРУЮЩИХ ПРИБОРОВ

Г. Марголин

Из кафедры нормальной физиологии Воронежско-
го медицинского института

Поступила в редакцию 2.II.1939 г.

В последнее время физиологическая техника обогатилась целым рядом точных регистрирующих приборов, которые в исследовательской работе вытеснили прежние, менее совершенные: на смену капиллярному электрометру пришел катодный осциллограф, мембранный манометр заменил ртутный. Однако и капиллярный электрометр, и ртутный манометр находят себе широкое применение в физиологической практике, особенно для целей преподавания, в первую очередь благодаря дешевизне и возможности их изготовления в обычных лабораторных условиях.

Не надо также забывать, что, в комбинации с усилителем капиллярный электрометр в недавнее время был применен Эдрианом для тонкого анализа функции органов чувств. Поэтому усовершенствование таких приборов находит себе известное оправдание.

Несмотря на то что устройство капиллярного электрометра и ртутного манометра чрезвычайно несложно, все же работа с ними связана с некоторыми трудностями. Поплавок в ртутном манометре движется только тогда хорошо и плавно, когда исходные материалы (ртуть и стенки манометра) хорошо очищены, в противном же случае поплавок быстро начинает «заедать». Но даже хорошая очистка не всегда гарантирует от срыва опыта. В практике встречались даже такие случаи, когда смена температуры (перенос прибора из более

теплой препараторской в более холодную аудиторию) вызывала отпотевание стенок манометра и движения поплавка прекращались.

Для устранения такого несовершенства прибора мной были испробованы некоторые средства и, наконец, было найдено, что обработка ртути серным эфиром устраняет вредное действие всяких примесей, которые могут быть в ртути. Обработку ртути лучше всего производить следующим образом. После того как ртуть в манометр налита, в открытое его колено приливается несколько капель серного эфира, а затем туда опускается поплавок. Такая обработка ртути полностью обеспечивает плавное движение поплавка во все время опыта, причем совершенно независимо от того, берется ли ртуть чистая или заведомо грязная¹.

Обработка ртути для капиллярного электрометра производится несколько иначе. Трубка с капилляром промывается эфиром. Затем в камеру, где помещается серная кислота, наливают серного эфира столько, чтобы образовался слой толщиной в 4—5 мм; капилляр сначала опускают в слой эфира и в этом положении капилляра вытесняют несколько капель ртути. Когда столбик ртути поднимается, в капилляр входит эфир. Дальнейшим опусканием капилляра он доводится до слоя серной кислоты; вторичным вытеснением ртути устанавливают контакт между серной кислотой и ртутью.

При изготовлении капиллярного электрометра стеклянную трубку (из которой вытягивается капилляр) и ртуть лучше несколько очистить обычным способом.

Интересно, что эти действия эфира на ртуть, несмотря на легкую его испаряемость, сохраняются длительное время (прослежено больше месяца).

Таким образом, этот способ дает возможность в лабораторных условиях очень быстро, не затрачивая много труда, наладить нужное количество таких приборов, которыми можно широко пользоваться для целей преподавания.

Что касается характера действия серного эфира на ртуть, то этот вопрос мной проверяется в Институте физической химии.

ANWENDUNG VON SCHWEFELÄTHER BEI HERSTELLUNG EINIGER REGISTRIERENDER APPARATE

G. Margolin

Aus dem Physiologischen Laboratorium des Medizinischen Instituts, Woronezh

¹ В целях проверки я подсыпал к ртути пепел, пыль и др., и все же движения рычага оставались совершенно плавными.

НОВАЯ МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ РЕАГЕНТОВ НА ИЗОЛИРОВАННОМ СЕРДЦЕ ЛЯГУШКИ

И. Н. Давыдов и Н. Г. Кроль

Из кафедры нормальной физиологии (зав. — проф. В. В. Парин) Свердловского государственного медицинского института

Поступила в редакцию 23.XII.1938 г.

При изучении действия веществ на изолированное сердце лягушки постоянно приходится сталкиваться с различием воздействия реагентов в зависимости от места и приложения: со стороны полостей или снаружи.

Особенно это сказывается при изоляции сердца по методу Березина, так как испытуемая жидкость смывает сердце, помимо полостей, также и снаружи.

Ввиду того что за последние годы проблема проницаемости является одной из актуальнейших проблем биологии и медицины, интересно было бы иметь методику, позволяющую при изучении воздействия реагентов на изолированное сердце лягушки внести строгую дифференциацию в отношении места приложения реагента.

Исходя из этих соображений, нами была разработана методика, позволяющая отмечать характер воздействия того или другого вещества или со стороны полостей сердца, или со стороны эпикарда, или с той и другой стороны одновременно, но на разных сердцах.

Предложенный нами способ, по которому в настоящее время нами ведутся исследования на кафедре, достаточно ясно иллюстрируются прилагаемым рисунком (рис. 1). На штативе укрепляются две канюли. Верхняя канюля 1 герметически закрывается резиновой пробкой, соединенной с капсулой Маррея 6. Канюля имеет два отростка 3 и 4, которые при помощи отрезков резиновой трубки закрываются также герметически стеклянными пробками.

Сердце А, питающееся из этой канюли, помещено в жидкость второй канюли 2, укрепленной в пробочном кольце 5. Через эту канюлю питается второе сердце В, запись сокращений кото-

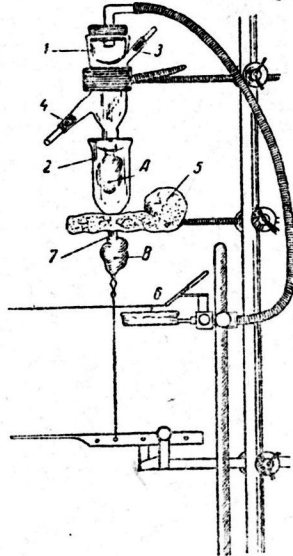


Рис. 1

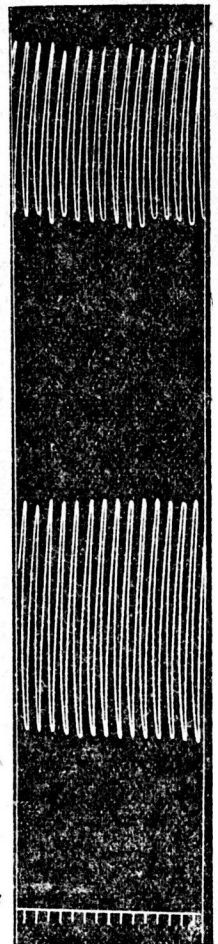


Рис. 2

рого ведется при помощи рычажка Энгельмана. Точка укрепления рычагов капсулы Марeya и Энгельмана, а также их длина должны точно соответствовать друг другу.

Работа «верхнего» сердца *A* регистрируется пневмографически: питательная жидкость, поступающая при диастоле сердца в его полость, выбрасывается при систоле снова в канюлю. Это дает возможность при соблюдении полной герметичности канюли *1*, соединенной с мареевской капсулой, получить при помощи воздушной передачи точную «пневмокардиограмму».

Жидкость, питающая сердце *A*, может удаляться через отросток *4* и заменяться свежей (через отросток *3*). Таким же образом при желании могут осуществляться введение и удаление испытуемых веществ.

Для целей эксперимента испытуемое вещество вводится в «нижнюю» канюлю *2*.

Это вещество воздействует одновременно со стороны эпикарда на «верхнее» сердце (запись воздушной передачей) и со стороны эндокарда на «нижнее» сердце (механограмма) (рис. 2).

Эта методика, следовательно, дает возможность:

1. Испытать и зарегистрировать действия реагента на сердце как со стороны эпикарда («верхнее» сердце), так и со стороны эндокарда («нижнее» сердце).

2. Используя «нижнее» сердце как тестобъект, проследить проницаемость «верхнего» сердца, вводя реагенты только в канюлю *1*.

3. Зарегистрировать действие реагента только со стороны эпикарда, пользуясь предложенной нами пневмокардиографией. В этом случае испытуемое вещество вводится в нижнюю канюлю *2*, отросток *7* которой закрывается.

A NEW METHOD FOR THE EXPERIMENTAL ASSAY OF CHEMICAL AGENTS BY MEANS OF THE ISOLATED FROG HEART

I. N. Davydov and N. G. Kroll

Chair of Normal Physiology (Head—Prof. V. V. Parin) of the State Medical Institute, Sverdlovsk

НАУЧНАЯ ХРОНИКА

КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ВОПРОСАМ СРАВНИТЕЛЬНОЙ БИОХИМИИ

(Киев, 4—6.V.1939 г.)

По инициативе Института биохимии Академии наук УССР в Киеве с 4.V по 6.V была созвана конференция по вопросам сравнительной биохимии. Актуальность и своевременность созыва подобной конференции не подлежат сомнению.

За последнее время сравнительные методы, огромное значение которых для физиологии подчеркивал Энгельс еще в 1880 г., начинают завоевывать себе в ряду физиологических дисциплин такое же почетное место, какое они уже по праву занимают в науках морфологических. Особенно большое значение приобретает разработка вопросов сравнительной физиологии и сравнительной биохимии в Советском Союзе, где созданы наилучшие условия для дальнейшего развития великого материалистического учения Дарвина об эволюции органического мира. В целом ряде научно-исследовательских учреждений нашего Союза впервые созданы специальные отделы сравнительной биохимии, и если в странах Европы и Америки насчитываются отдельные выдающиеся представители этой отрасли науки, то последовательное применение эволюционной биохимии нигде не находит себе такой благодарной почвы, какую подготовило ему мощное развитие биологической и, в частности, физиологической науки в СССР. Поэтому и созыв конференции, специально посвященной вопросам сравнительной биохимии, оказался возможным впервые именно в нашей стране. Это обстоятельство подчеркнул в своем вступительном слове при открытии конференции директор Института биохимии засл. деят. науки акад. А. В. Палладин.

Сравнительная биохимия—наука очень молодая, еще во многих отношениях только прокладывающая себе пути, и, однако, она уже имеет у нас в Союзе определенные достижения в изучении сложнейшей проблемы эволюции химических функций как на современных нам формах животных и растений, так и у ископаемых форм, а также в процессе индивидуального развития. Так, из области палеохимии можно указать на выдающиеся работы школы акад. В. И. Вернадского, связывающие историю химии земли с эволюцией химического состава живых организмов. Вопросами филогенеза функций у животных и растений у нас занимаются многие школы — акад. Л. А. Орбели, проф. Х. С. Коштыяц, проф. А. В. Благовещенский, проф. Ю. М. Гелтер, проф. В. В. Ковальский и др., вопросами биохимии онтогенеза — акад. А. В. Палладин, проф. Е. Э. Гольденберг, проф. А. В. Нагорный, проф. Л. Е. Розенфельд с их учениками и мн. др.

На конференции были представлены почти все перечисленные школы, разрабатывающие вопросы сравнительной биохимии. Тем более приходится сожалеть о том, что некоторые из выдающихся представителей эволюционной физиологии не смогли принять участие в работах конференции.

Заслушанные на конференции доклады удобно разбить на две группы: доклады, посвященные собственно сравнительной биохимии, т. е. филогенезу химических процессов, и доклады, посвященные биохимии онтогенеза.

Вопросам биохимии филогенеза были посвящены 5 докладов. В большом докладе проф. В. В. Ковальского (Киев) «Сезонные изменения химических признаков организмов и их биологическое значение» автор изложил общую концепцию, которой придерживается в своей работе отдел сравнительной биохимии Института биохимии Академии наук УССР. Эта точка зрения подчеркивает, что закономерности в распределении химических признаков, которыми, возможно, отличаются между собой классы и виды животных, могут в значительной мере маскироваться влиянием, зависящим как от внешней среды, так и от биологических особенностей организма. Поэтому изучение биохимических признаков организма должно вестись в связи с влиянием изменяющейся внешней среды обитания и тех биологических состояний, которые возникают в организме в связи с периодичностью жизненных процессов.

Волнообразное, периодическое течение, характерное для многих природных процессов, проявляется в живом организме в виде ритмических явлений весьма различной периодичности. Некоторые из этих ритмических процессов, как, например, периодическая сезонная изменчивость, имеющая, повидимому, весьма древнее происхождение, рассматриваются автором как «динамическая характеристика вида». Последняя характеризует собой диапазон изменчивости вида, степень его способности реагировать на внешние изменения среды.

На ряде примеров — изменчивости электролитного состава крови, липоидного состава мозга и дегидрирующей способности мышечной ткани — докладчик показал, что кривые сезонной изменчивости какого-либо химического признака весьма характерны для различных видов. Различия кривых, вероятно, объясняются сложностью происхождения самой изменчивости, так как на приобретения филогенетического порядка «наслаиваются» адаптивные реакции онтогенетического цикла».

Автор рассматривает сезонную изменчивость как функциональную приспособляемость к внешним изменениям, которая может иметь больший или меньший размах, смотря по жизнеспособности вида при варьирующих условиях. Это обстоятельство должно играть несомненную роль в естественном отборе, так как при изменившихся условиях внешней среды выживают именно те формы, которые, вследствие достаточного диапазона их изменчивости, способны адаптироваться к таким изменениям (жители эстуарий, литорали, пересыхающих болот и др.). Поэтому сезонным и другим колебаниям химических признаков можно приписать определенную роль в процессах видообразования.

Для экспериментальной проверки этого вопроса отделом сравнительной биохимии поставлены чрезвычайно интересные эксперименты с «функциональными пробами», т. е. экспериментальным воздействием на организм комбинированных факторов среды. Так, воздействие факторов, характерных для зимнего сезона (низкая температура, отсутствие света, голод), как оказалось, приводит у одних лягушек к изменениям, характерным для зимы, у других же не приводит к таким изменениям. Как правило, первые оказываются более жизнеспособными, чем вторые. Комбинированием таких «функциональных проб», возможно, удастся выявить те изменения, которые в действительности определяются естественными факторами среды.

Доклад сотрудницы отдела сравнительной биохимии того же института К. И. Котковой «Фосфатаза мозговой ткани у различных животных» был посвящен вопросу о сезонных изменениях свойств двух фосфатаз (с оптимумом действия в кислой и щелочной среде), встречающихся в мозговой ткани теплокровных и холоднокровных позвоночных. Автором обнаружены сезонные изменения активности фосфатаз в мозгу птиц (воробьи, голуби) и лягушек, что стоит, повидимому, в связи с биологическими особенностями этих животных в то или иное время года.

Большой и обстоятельный доклад на тему «Об эволюции химического элементарного состава организмов» был прочитан проф. А. П. Виноградовым (Москва) — ближайшим сотрудником акад. В. И. Вернадского, который лично присутствовал на конференции. В докладе были представлены многочисленные данные по вопросу о распределении различных химических элементов в биосфере и закономерностях, в которые укладывается распределение элементов как первых декад, так и микро-, и ультрамикроэлементов в связи с биогеохимической деятельностью организма. Особенный интерес представляет влияние факторов среды и расселения организмов на их биогеохимическую деятельность, проявляющуюся, например, в накоплении некоторыми видами определенных элементов.

На примерах химического состава скелета, крови и мышц докладчиком было показано, в какой степени среда обитания накладывает отпечаток на состав живой ткани и в какой степени этот состав является неизменным признаком вида, не варьирующим при колебаниях внешней среды. Известно, например, что у морских рыб количество фтора в костях примерно в 10 раз превышает его содержание у родственных пресноводных представителей. Аналогичное отличие имеет место и в содержании брома. Вместе с тем такая реликтовая водоросль, как *Cladophora*, находящаяся в пресноводных водоемах под Москвой, оказывается в состоянии удерживать бром в концентрации 10–30% при содержании его в окружающей пресной воде только в концентрации 10–6%. Так же точно удерживают иод диатомовые пресных вод, не уступая в этом отношении океаническим. Иногда удается проследить, как при переходе из морской воды в пресную и наоборот химический состав и способность к концентрированию определенных элементов сохраняются за данным видом. Так, *Zostera*, перейдя в море, продолжает содержать мало иода, калия, серы, а *Chara* при переходе в море продолжает концентрировать кальций.

Большое значение имеет среда обитания для объяснения тех эндемических заболеваний, которые связаны с недостатком или избытком определенных химических элементов. Хорошо известно, что ареал распределения кальция (также стронция, бария, магния) определяет эндемичность остеопороза, недостаток иода — эндемичность зоба; даже небольшой избыток фтора в воде (до $8 \cdot 10^{-5}$ вместо $3 \cdot 10^{-5}$) вызывает флуороз или крапчатость эмали зубов; недостаток кобальта в почвах Новой Зеландии обуславливает заболевание скота, недостаток меди в некоторых местах — эндемичность анемий и т. д.

Распределение таких металлов, как медь и железо, может быть прослежено на замечательном примере эволюции металлосодержащих кровяных пигментов. У представителей первичноротых — таких, как моллюски и ракообразные — мы встречаем по преимуществу гемоцианины — пигменты, содержащие медь и не содержащие порфириновых производных, подобно другим дыхательным пигментам. У головоногих моллюсков, например, мы встречаем гемоцианин, содержащий до 0,25% меди. Однако у

многих пластинчатожаберных моллюсков, а из гастропод у *Planorbis* имеется пигмент, весьма близкий к гемоглобину позвоночных и названный в отличие от него эритрокруорином. У современных высших *Crustacea* мы также встречаем гемоцианин, но содержащий только 0,17—0,18% меди, а у многих *Entomostraca*, наряду с ним, — эритрокруорин — гемоглобин беспозвоночных, содержащий в себе железо, соединенное с порфирином.

Вопросам эволюции азотистого обмена у беспозвоночных был посвящен доклад автора этих строк. Хорошо известный факт преимущественного выведения аммиака как главного конечного продукта азотистого обмена у беспозвоночных может быть объяснен не только отсутствием синтеза мочевины, но и возможностью вторичного уреолитического распада. Однако это второе объяснение применимо, повидимому, далеко не во всех случаях, так как из 10 исследованных автором видов беспозвоночных ферментативный уреолитизм мог быть обнаружен только у 2 представителей наземных гастропод, у остальных же (пластинчатожаберных, червей, членистоногих и т. д.) преобладало автолитическое образование аммиака. Что касается причин такого исключительного положения брюхоногих, то их, по нашему мнению, следует искать в общих отличиях азотистого обмена этих животных, обладающих в отличие от других моллюсков урикотелией и клейдоическим яйцом. Если и у гастропод синтез мочевой кислоты возможен только из аммонийных солей и невозможен из мочевины, как это установлено для рептилий и птиц, то, обладая способностью образовывать мочевину из аргинина, они были бы неспособны превратить гуанидиновый азот в мочевую кислоту, если бы не наличие уреазы, которая, повидимому, и доводит гидролитическое расщепление гуанидинового азота до конца.

Большой интерес представлял доклад проф. А. В. Благовещенского «Биохимическая эволюция организмов в связи с проблемой качественного изменения ферментов». В этом докладе автор подчеркнул, что при изучении биохимической эволюции как животных, так и растительных организмов необходимо обратить особое внимание на качество основных трансформаторов энергии организма — ферментов. Под качеством ферментов автор понимает их способность снижать энергию активации тех реакций, которые они катализируют. Проведенные лабораторией автора многочисленные исследования величины температурного коэффициента Вант Гоффа, на основании которого в первом приближении можно судить о качестве ферментов, показывают, что качество ферментов различно у разных видов. Как правило, представители прогрессивно эволюционирующих групп обладают ферментами более высокого качества, чем более древние или регрессирующие виды. Качество ферментов изменяется также и в онтогенезе животных и растений, а также при патологическом состоянии организма (туберкулез, злокачественные опухоли).

Далее, конференции был представлен целый ряд докладов, посвященных биохимии индивидуального развития. Из этих докладов следует особо остановиться на следующих.

Проф. А. В. Нагорный (Харьков), который со своими учениками в течение ряда лет занимается проблемой онтогенеза животных, представил сводный доклад «О некоторых основных изменениях животного организма на протяжении его индивидуального цикла». В нем докладчик провел ту основную мысль, что в течение индивидуальной жизни животного происходит непрерывное понижение способности к самообновлению организма, которое выражается в снижении обмена и химической активности белков, в изменении степени ионизации коллоидов и постепенной замене протоплазмы метаплазмой. Эти данные были дополнены докладом проф. И. Н. Булкина и В. А. Каплана «О возрастных физико-химических и химических изменениях коллагеновых производных кожи» и докладом В. И. Махинько «Возрастные изменения коэффициента изнашивания и газообмена».

Доклад проф. Е. Э. Гольденберга (Ленинград) был посвящен вопросу о закономерностях в изменении окислительно-восстановительных свойств тканей в онтогенезе. Автором установлено, что потребление кислорода мозговой и печеночной тканью на ранних стадиях развития достигает определенного максимума и затем постепенно падает. Аналогичная кривая получена для реакции образования индофеноловой сини (цитохромоксидазы). Совпадение обеих кривых в общем подтверждает обусловленность процессов тканевого дыхания цитохромной системой Кейлина. Но в одном случае, а именно в мозгу новорожденных и очень молодых животных, наблюдается значительное поглощение кислорода при отсутствии цитохромоксидазы. Иначе говоря, дыхание мозга новорожденных обуславливается какой-то системой, отличной от цитохромной.

Чрезвычайно интересное дополнение к докладу проф. Гольденберга было приведено в сообщении А. А. Рубановской (Харьков), которая выяснила, что как раз у молодых животных значительную часть общего дыхания тканей составляет именно цианрезистентное дыхание, причем с возрастом цианрезистентная часть дыхания постепенно уменьшается, уступая место чувствительной к HCN.

Очень большой и разнообразный материал по вопросу о химических изменениях в различных тканях в процессе роста был приведен в докладе, представленном проф. Л. Е. Розенфельдом (Одесса) и его сотрудниками и доложенном на конферен-

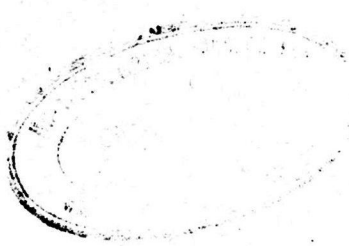
нии доц. Т. П. Шестериковой. Большое количество полученных авторами фактических данных не может быть приведено в рамках настоящего отчета. Достаточно сказать, что авторами были изучены ход окислительных процессов в центральной нервной системе в процессе роста, изменения азотистого, липоидного и фосфорного обмена мозга, биохимические изменения мышц, изменения химизма желез внутренней секреции, сердечно-сосудистой системы и т. д. в процессе постнатального развития кроликов от момента рождения вплоть до достижения взрослого состояния. Был установлен ряд закономерностей в изменении химизма этих систем и органов на протяжении индивидуального развития, которые связаны, повидимому, с биологически важными моментами в жизни животного (прорезывание глаз, переход на смешанную пищу, половое созревание и т. д.).

Доклад Е. Я. Ге й м а н (Ленинград) «Изменения общего и преформированного азота в отдельных органах кролика в онтогенетическом развитии и при беременности» касался главным образом вопроса о содержании преформированного аммиака в тканях в эмбриональный и ранний постнатальный период развития по сравнению с содержанием у взрослых. Оказалось, что ранние стадии развития характеризуются довольно значительным содержанием в тканях преформированного аммиака, которое в последующем периоде снижается. Так как внутриутробное развитие млекопитающих до некоторой степени аналогично развитию водных животных, неудивительно, что часть азота может оставаться в виде аммонийных солей, не превращаясь в мочевины, так же, как у низших позвоночных и беспозвоночных. Попытка автора объяснить это явление наличием химической рекапитуляции очень интересна и требует для своего подтверждения дальнейших исследований этого кардинального вопроса эволюционной биохимии.

Наконец, конференции были представлены еще два доклада по вопросам возрастной биохимии и патохимии: доклад Н. Ф. Толкачевской и М. М. Лукомской (Москва), содержащий большой материал по вопросу об особенностях баланса азота, а также усвоения белков, жиров и углеводов у детей первого года жизни, и доклад А. М. Федотовой (Москва) о возрастных особенностях нарушений кислотно-щелочного равновесия.

В целом необходимо отметить, что конференция прошла весьма продуктивно и наглядно показала, что вопросы сравнительной биохимии уже занимают в работе ряда лабораторий важное место и имеются все возможности для дальнейшего расширения этих работ.

Доц. Г. Я. Багдасарянц



Ответственный редактор Л. А. Орбели

Сдан в производство 3.X.1939.

Подписан к печати 27.XI.1939.

Уполн. Главлита РСФСР А—19855. Медгиз № 564. 72×105¹/₁₆. 8 печ. л. 12 авт. л.

Емк. 64 000 зн. в п. л.

Зак. 779.

Тираж 1 800 экз.

СОДЕРЖАНИЕ

XXII годовщина Великой Октябрьской социалистической революции	517
Л. Т. Загорулько, Анализ некоторых фоторефлексов с кожи у лягушки . . .	519
Л. Т. Загорулько, Фоторецепторная функция кожи лягушки и некоторые механизмы ее регуляции	530
И. А. Аршавский, Секретинный механизм регуляции деятельности поджелудочной железы в онтогенезе	540
Я. И. Дайховский, Механографическое изучение автоматии желудка	552
Я. И. Дайховский, Электрографическое изучение автоматии двенадцатиперстной кишки	559
Г. В. Алтухов, Изменение хронаксии мышц при нарушении целостности коры головного мозга у белых крыс	564
Г. Я. Прийма, О явлениях контраста в действии электролитов при раздражении кожи лягушек	571
Г. Н. Иванов, О зависимости раздражения от знака поля	577
Е. И. Синельников, М. Т. Ковалева и А. Е. Гершович, Роль лейкоцитов, эмигрирующих через слизистую оболочку желудочно-кишечного тракта	583
С. Максимов, Материалы по физиологии внешней секреции поджелудочной железы. Сообщение I	593
Е. В. Бантин, Изменение функций желудка при задержке желчи в организме . .	599
Г. Ф. Вагнер, Н. Г. Ксендзовская и Н. П. Разумов, Об эндогенных С-субвитаминозах	604
Е. Светозаров и Г. Штрайх, Изменение химического состава организма в процессе роста птиц	610
Д. И. Гуревич, Тирозин и триптофан в белках мышц у птиц «белый леггорн» в зависимости от возраста и пола	615
Д. А. Четвериков, Митогенетический режим мономолекулярных пленок из анилида стеариновой кислоты	618
Н. В. Данилов, Двойной пружинный манометр	623
В. А. Петров, О соотношении между частотой колебаний переменного тока и высотой тонов при электрическом раздражении улитки	628
А. А. Арапова и Г. В. Гершун, По поводу замечаний В. А. Петрова о соотношении между частотой колебаний переменного тока и высотой тонов при электрическом раздражении улитки	632
Г. Марголин, Применение серного эфира при изотвлении некоторых регистрирующих приборов	633
И. Н. Давыдов и Н. Г. Кроль, Новая методика экспериментального изучения реагентов на изолированном сердце лягушки	635
Научная хроника	637

АДРЕС РЕДАКЦИИ: Москва, Всехсвятское, Балтийский поселок, 13, ВИЭМ, проф. С. Я. Капланскому.

По вопросам подписки и доставки журнала обращаться по адресу: Москва, Маросейка, 7, Главная контора подписных и периодических изданий КОГИЗа

Цена 5 руб.

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА СССР
им. И. М. СЕЧЕНОВА

Редакция просит авторов в отношении посылаемых в редакцию экспериментальных работ строго придерживаться следующих правил:

1. Рукописи должны быть четко отпечатаны на машинке на одной стороне листа. Размер рукописи не должен превышать $\frac{1}{2}$ листа (20 000 печ. знаков). Рукописи большего размера могут присылаться только после предварительного согласования с редакцией.

2. Если в статье имеются рисунки, диаграммы, фотографии и т. п., то должна быть приложена опись рисунков, а подписи к ним должны быть отпечатаны на отдельном листе в 2 экземплярах.

Ввиду того что большое количество рисунков крайне задерживает печатание журнала, редакция просит по возможности ограничивать их число и, как правило, не давать больше 4—5 рисунков на статью.

3. К каждой рукописи должно быть приложено резюме (не более 3 000 знаков) для перевода на один из иностранных языков (или готовый реферат на иностранном языке).

4. На рукописи должна быть указана лаборатория, где данная работа выполнялась, а также ~~надпись~~ руководителя учреждения или лаборатории о его согласии на печатание статьи.

5. В журнале печатаются только статьи, еще нигде не опубликованные. Печатаемые в журнале статьи не могут быть одновременно помещаемы в другие советские и иностранные журналы.

6. Фамилии иностранных авторов в рукописях должны быть даны в оригинальной транскрипции и вписаны совершенно разборчиво (на машинке или от руки печатными буквами).

7. Литературный указатель помещается обязательно в конце статьи, причем после названия журнала указываются том, страница, год (например, Физиологический журнал СССР, 19, 203, 1935); при указании названий журналов следует придерживаться их международной транскрипции.

8. В случае несоблюдения указанных правил рукописи будут возвращаться обратно.

9. Редакция оставляет за собой право сокращать статьи в случае необходимости.

10. Редакция просит авторов в конце статей указывать свой адрес, фамилию, имя и отчество.

11. Рукописи следует направлять по адресу: Москва, Всехсвятское, Балтийский поселок, 13, Всесоюзный институт экспериментальной медицины, проф. С. Я. Капланскому для редакции Физиологического журнала СССР.

Рукописи по Ленинграду можно направлять по адресу: почт. отд. Колтуши (Ленингр. обл.), Биостанция им. акад. И. П. Павлова, доц. С. М. Дионесову.

Редакция