

17-1 65

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

И М Е Н И И · М · С Е Ч Е Н О В А



1

ТОМ XXX, ВЫП. 1

НАРКОМЗДРАВ СССР · МЕДГИЗ
МОСКВА · 1941

п-1.
НАРОДНЫЙ КОМИССАРИАТ ЗДРАВООХРАНЕНИЯ СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ ОБЩЕСТВО ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ И ФАРМАКОЛОГОВ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ИМЕНИ И. М. СЕЧЕНОВА
ОСНОВАН И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР
акад. Л. А. ОРБЕЛИ

ЗАМ. ОТВ. РЕДАКТОРА
проф. И. П. РАЗЕНКОВ и проф. С. Я. КАПЛАНСКИЙ

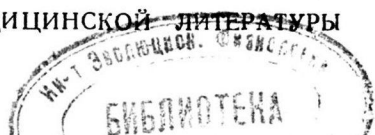
ОТВ. СЕКРЕТАРЬ
С. М. ДИОНЕСОВ

1

ТОМ XXX, ВЫП. 1

инв. 1059

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
МОСКВА — 1941



*Настоящий выпуск
«Физиологического журнала СССР»
посвящается*

ПРОФЕССОРУ

*НИКОЛАЮ АПОЛЛИНАРИЕВИЧУ РОЖАНСКОМУ
в связи с 30-летием его научной
и педагогической деятельности*

НИКОЛАЙ АПОЛЛИНАРИЕВИЧ РОЖАНСКИЙ

(30 лет научно-педагогической деятельности)

Р. Б. Гарибян

В 1909 г., только что сдав государственные экзамены, молодой, с неопределившимися еще интересами врач Николай Аполлинариевич Рожанский принимает участие в съезде врачей и естествоиспытателей, на котором он слушает доклад «Естествознание и мозг», сделанный гениальным учителем русских физиологов Иваном Петровичем Павловым. Этот доклад определил дальнейший путь работы молодого врача.



Через несколько месяцев после съезда Николай Аполлинариевич начинает работу по физиологии сна под руководством Ивана Петровича Павлова сначала в Институте экспериментальной медицины, затем в Военно-медицинской академии.

Через 3 года настойчивой работы, в 1912 г., Николай Аполлинариевич защищает диссертацию на ученую степень доктора медицины.

С 1912 г. Николай Аполлинариевич работает в Московском университете на кафедре физиологии сначала в должности старшего лаборанта, затем — прозектора. Здесь он самостоятельно организует практические занятия для студентов естественного отделения физико-математического факультета и руководит дипломными работами последних.

В 1914 г., получив командировку за границу, он работает в кембриджской лаборатории под руководством К. Люкаса.

С 1916 г. Николай Аполлинариевич переходит на должность приват-доцента в эвакуированный из Варшавы в Ростов-на-Дону университет.

С 1917 г. он ведет самостоятельный курс физиологии на женских медицинских курсах и на естественном отделении Высших женских курсов при университете.

В 1920 г. Николай Аполлинариевич избирается профессором физико-математического факультета, а в 1921 г. — профессором медицинского факультета университета, ныне Ростовского медицинского института.

В течение своей тридцатилетней научной деятельности Николай Аполлинариевич занимался различными проблемами физиологии.

Еще в годы работы у Ивана Петровича одновременно с основной работой по физиологии сна он изучает иннервацию желез и вопрос множественности амилалитических ферментов. В последующие годы им велись работы по исследованию центральной нервной системы, пищеварения, кровообращения, физико-химических свойств крови, нервной регуляции мерцательного движения, митогенетического излучения, белкового обмена, физиологии труда.

Невозможно в краткой статье изложить результаты многочисленных работ (числом свыше 250), вышедших из лабораторий, руководимых Николаем Аполлинариевичем. Поэтому мы попытаемся дать очень краткую характеристику некоторых направлений в работе, остановившись лишь более подробно на работе по физиологии промежуточного мозга — проблеме, над которой в последние 10 лет с исключительной настойчивостью работает Николай Аполлинариевич с учениками.

1. В области пищеварения подверглись исследованию некоторые вопросы секреции и механизма двигательного аппарата. Работа по изучению секреторного действия растительных соков обнаружила их сходство с мясным соком. Изучение механизма перистальтического движения в свете сравнительной физиологии иннервации мышечного аппарата установило значение продольной мускулатуры как фактора функционального приспособления длины кишечника к роду пищи.

2. В области кровообращения был разработан метод применения киограммы для анализа процессов распределения крови в организме. Этот метод позволил вскрыть разнообразие механизмов, лежащих в основе периодических колебаний кровяного давления. На основе этого же метода были поставлены и разрешены некоторые вопросы практического медицинского значения (о гистаминной природе сосудистого шока при кишечной непроходимости, о травматическом шоке, о сосудистом шве и др.). В связи с наблюдением возникновения волн Траубе при механическом раздражении воротной вены изучалось рефлекторное влияние давления в венозной системе на давление в артериальной.

3. Работы по физико-химическим свойствам крови показали сходство (несмотря на химическое различие) процесса сокращения свертков растительных соков с процессом свертывания и сокращения фибрина. Отсюда был поставлен вопрос о физической природе сократительного процесса в коллоидах.

Наблюдение связи процесса сокращения с поверхностным натяжением привело к изучению изменчивости поверхностного натяжения в процессе образования пограничных пленок. В связи с изучением физико-химических свойств крови был поставлен также имеющий практическое значение вопрос о восстановлении белков крови после кровопотерь. Было установлено, что восстановление белков — процесс строго специфический, отчетливый в отношении фибрина и гораздо менее четкий в отношении других белков.

4. В отношении мерцательного движения метод регистрации, предложенный Николаем Аполлинариевичем, позволил обнаружить отчетли-

вое ускорение мерцательного движения при раздражении блуждающего нерва и замедление его при раздражении симпатического нерва, в связи с чем господствующее представление о независимости мерцательного движения от нервных влияний должно быть оставлено. Нервная регуляция мерцательного движения, установленная сначала в отношении эпителия пищевода лягушки, была впоследствии показана также и в отношении эпителия трахеи теплокровных животных (собака, кошка, кролик). В настоящее время произведены также наблюдения над условиями рефлекторного изменения мерцательного движения. Практическое значение этой серии работ в связи с вопросом об условиях задержки пыли в организме у рабочих в «пылевых производствах» очевидно.

5. Работы по белковому обмену привели к выработке метода оценки качественного значения белков различного происхождения в питании. Был установлен коэффициент пластичности, выражающий процентное отношение усвоенного азота к азоту, выделенному мочой. В серии работ по полноценности белков была установлена изменчивость отношения организма к одному и тому же белку в зависимости от диеты и состояния организма. Указанные работы дали возможность выработать методы определения норм питания в зерносовхозах и в нефтеобрабатывающей промышленности.

6. Исследования, проводившиеся на основных производствах Северо-Кавказского края (Ростсельмаш, заводы «Красный Аксай», «Жест-Вестен», Ростовский и Новороссийский цементные заводы, зерносовхоз «Гигант», обувная фабрика, шахта им. Артема и др.), дали возможность построить шкалу энергетической тяжести около 100 профессий.

Сравнение кривой технической производительности с кривой энергетического расхода позволило оценивать организационные меры, как, например, режим рабочего дня, продолжительность последнего, организацию перерыва, с точки зрения их производственного и физиологического значения. Исходя из кривых утомления и тренировки, был сделан целый ряд предложений по рационализации рабочего места и инструментария. Признавая в известной степени ограниченность метода газообмена, Николай Аполлинариевич поставил ряд методических работ по разработке способов количественного определения изменчивости центральной нервной системы в процессе работы.

7. В изложенные нами серии работ не вошли отдельные (числом свыше 30) работы, которые трудно объединить в группы, связанные единой проблемой. Сюда относятся работы по изучению восстановления функций периферического отрезка нервного ствола, действию сильных индукционных токов, по слюноотделению у человека, сравнительной физиологии блуждающего нерва, по митогенетическому излучению и влиянию лучистой энергии и т. д.

Эти отдельные работы также заслуживали высокой оценки либо как имеющие практическое значение, либо как поднимающие высоко принципиальные вопросы. В этой связи нельзя не отметить, во-первых, работу по изучению слюноотделения у человека, изменившую традиционное отношение к закономерностям человеческого слюноотделения по аналогии с закономерностями слюноотделения у собаки, установленными школой И. П. Павлова, и, во-вторых, работу по регенерации нерва, поставившую под сомнение учение Head о протопатической и эпикритической чувствительности. Согласно результатам этой работы, своеобразный характер чувствительности области, лишенной иннервации вследствие перерезки, должен считаться обусловленным прорастанием коллатеральными «соседних» нервов. Восстановление же нормальной чувствительности объясняется закончившимся процессом регенерации «собственного» нерва.

В последние 10 лет Николай Аполлинариевич и все его сотрудники, как уже указывалось, главным образом заняты одной проблемой — физиологией промежуточного мозга. Последний термин, предложенный Николаем Аполлинариевичем, в значительной степени условен, считается им временным и принимается как обозначение части центральной нервной системы, расположенной между спинным мозгом и корой больших полушарий головного мозга.

Условность объединяющего термина определяется значительной запутанностью в функциональных отношениях между различными морфологическими образованиями, составляющими эту область. Интерес к вопросам физиологии центральной нервной системы, возникший в связи с работой по физиологии сна, проделанной под непосредственным руководством И. П. Павлова, укрепляется, с одной стороны, в связи с новыми работами, уже самостоятельно поставленными и показавшими особую, избирательную химическую чувствительность «промежуточного» мозга и, с другой стороны, в связи с тем, что программа работ, составленная Николаем Аполлинариевичем для одного из отделов ВИЭМ, встретила теплое отношение и положительную оценку Ивана Петровича.

Программа эта ставила следующие задачи:

- 1) Изучение механизма деятельности аппаратов биологических групп реакций (пищевых, оборонительных, половых и т. д.).
- 2) Определение положения промежуточного мозга в системе филогенеза нервной системы.
- 3) Изучение особенностей в соотношении процессов возбуждения и угнетения в промежуточном мозгу.
- 4) Изучение особенностей свойств проведения возбуждения и определения сходства и различий этих процессов в разных отделах центральной нервной системы.

Детально разработанная программа была доведена до сведения Ивана Петровича и вызвала с его стороны поддержку.

«Глубокоуважаемый Николай Аполлинариевич, — писал Павлов, — вполне присоединяюсь к Вашему плану работ. Нахожу его своевременным с полным шансом на успех при современном состоянии физиологии головного мозга... Насчет названия (нового отдела ВИЭМ. — Р. Г.) не мудрено сговориться, взявши более общий термин. Относительно органов чувств дело можно считать решенным, раз приглашен Л. Пусть его занимается ими, а Вы со всеми сотрудниками выполняйте Ваш план. А иногда может случиться и полезное соприкосновение между Вашими работами. Мне кажется, что так выходит ладно. Желаю Вам полного успеха. И в. П а в л о в».

Работа по этой программе за последние 10 лет непрерывно происходила в физиологической лаборатории Ростовского медицинского института. Благодаря исключительной работоспособности и подлинному энтузиазму в научной работе Николай Аполлинариевич смог объединить около себя группу учеников, для которых он постоянно служил образцом самоотверженности в научной работе.

Ограниченные возможности лаборатории периферического вуза внесли одну поправку в намеченный план работы. Вместо одновременного начала разработки всех поставленных вопросов работа развертывалась постепенно.

Каждая работа, однако, включалась, оставаясь в подчинении основной идее, и постановка каждой новой работы вытекала из фактов, установленных в предшествующей работе. Такой порядок постепенного развертывания работ помог избежать некоторых ошибок, возможных в связи с общим широким планированием.

Уже в течение первых лет исследования промежуточный мозг оказался изученным с самых разных сторон. Смена сна и бодрствования и значение в этой смене промежуточного мозга, особенности сложных биологических реакций поведенческого типа и исследование аппаратов их объединения в промежуточном мозгу, нервные механизмы кровообращения и интеграция их в промежуточном мозгу, влияние последнего на обменные функции организма, возрастная изменчивость проявлений промежуточного мозга, гуморальная обусловленность деятельности аппаратов промежуточного мозга в связи с функциональной, экспериментально вызванной изменчивостью последнего, — вот далеко не полный перечень направлений работ лаборатории. Результаты работ многообразны. Мы не можем сказать, что их в настоящее время уже можно объединить в систему, исчерпывающе определяющую физиологию промежуточного мозга, но мы можем достаточно твердо утверждать, что в связи с этими работами стали обнаруживаться известные просветы в этой наиболее трудной и наиболее темной области центральной нервной системы. Ниже мы излагаем основные положения этих работ.

1. Общеизвестно представление школы И. П. Павлова о сне как об общем торможении коры, вызываемом с любой воспринимающей поверхности. Особо важное значение приписывается при этом торможению, возникающему в моторной зоне. Наблюдения над сном бесполушарных животных выдвинули представление о сне как об особом физиологическом механизме торможения, локализуемом в пределах подкорковой области. В настоящее время работы по изучению состояния центральной нервной системы при сне и при экспериментальной бессоннице у нормальных и бесполушарных животных продолжаются.

2. Исключительное многообразие реакций, протекающих через промежуточный мозг, объединено в основном в 2 группы: 1) реакции простые (глотание, чихание, мигание, жевание и т. д.) и 2) реакции сложные, поведенческие (пищевые, оборонительные, половые и др.), типичность каждой из которых определяется известным комплексом проявлений, однотипно обнаруживающихся и объединенных одной биологической направленностью. Простые рефлексы могут входить в комплекс той или другой биологической реакции, но выделение их в особую группу является необходимым в связи с особенностями их проявлений, по характеру напоминающих спинномозговые реакции.

3. Детальное изучение особенностей сложных реакций промежуточного мозга обнаружило группировку их по биологическому признаку раздражителей и поставило, таким образом, вопрос об известной самостоятельности центральных механизмов их.

4. Наблюдение над изменениями кровяного давления при раздражении участков промежуточного мозга поставило вопрос о замене представления о субординационных отношениях сосудодвигательного центра к дыхательному представлением о самостоятельной изменчивости обоих центров и о взаимодействии их при различных условиях раздражения.

5. Изучение механизма образования условных рефлексов в различных условиях выработки их (старческая, кастрационная реакция и др.) разрешило вопрос, поставленный в свое время И. П. Павловым, о двух возможностях замыкания дуги условного рефлекса «кора — кора» или «кора — подкорка». Материалы работ лаборатории с достоверностью устанавливают замыкания по типу «кора — кора» для двигательных соматических реакций поведенческого порядка и по типу «кора — подкорка» для соматических, «простых» и вегетативных рефлексов.

6. В процессе изучения сложных биологических реакций (инстинктов) и условных рефлексов возникло представление о расчленении последних по их происхождению, по способу образования и по некоторым признакам поведения на три типа. Первый, основной тип (павловский) условных рефлексов характеризуется чрезвычайной подвижностью и легкой разрушаемостью при отсутствии безусловного подкрепления. Параллелизм процессов возбуждения и торможения является основной чертой, обеспечивающей пластичность корковых процессов. Второй тип условных рефлексов проявляется в реакции Парфеновой, провалофобии Петровой, в многочисленных экспериментальных неврозах, в «аппетитных» реакциях жадности и отвращения. Этот тип условных рефлексов характеризуется трудностью угашения и отсутствием подвижности. Так, например, аппетитные привычки сохраняются десятки лет, а одышка, вызванная у собаки при «сшибке» процессов, — несколько лет. Третий тип условных рефлексов похож на реакции, охарактеризованные И. П. Павловым как основа произвольных движений. Как главная форма реакции этого типа может быть представлен условный рефлекс, образованный на пассивное движение, безусловное пищевое подкрепление, при образовании которого не является необходимым.

7. В связи с работами в этом же направлении оказалось необходимым заменить обычное представление о постоянном параллелизме процессов возбуждения и торможения представлением о возможной обособленности этих процессов. Почти каждая система реакций состоит из двух противоположных механизмов: сон — бодрствование, отвращение — жадность, трусость — ярость и т. д., причем мы встречаемся обычно с изолированным проявлением одного из компонентов пары. Для промежуточного мозга, следовательно, типичным является наличие внутренне не уравновешенных систем возбуждения и торможения.

8. Установлено, что скорость распространения возбуждения при локальном раздражении уколом в различные области или давлением на механически возбудимые части очень мала (от 1 до 0,1 мм в секунду). Эти скорости определены в наблюдениях над функциональными системами (сердечно-сосудистая и дыхательная) и электро-энцефалографически.

9. Выяснена гормональная обусловленность разных биологических систем реакций.

Результаты всех указанных выше исследований достаточно обосновывают, таким образом, известные положения концепции Николая Аполлинариевича об особенностях проведения возбуждения в различных отделах центральной нервной системы в филогенезе.

Согласно этой концепции, спинной мозг в филогенезе изменяется сравнительно мало (как по строению, так и в отношении проведения возбуждения). Те изменения, которые вносятся в спинной мозг развитием конечностей при переходе от водного к наземному существованию, заканчиваются на довольно ранней ступени эволюции позвоночных. Односторонность проведения возбуждения, избыточность синапсов между нейронами, скорость проведения возбуждения, кратковременность следовых процессов у лягушки или соответствуют, или сравнительно мало отличаются от таковых у теплокровных животных. Время задержки проведения возбуждения на синапсах, как правило, очень коротко.

Химическая чувствительность спинного мозга очень ограничена и не дифференцирована по частям. Связи процесса проведения возбуждения в спинном мозгу с обменными процессами и с гормонами неизвестны.

Экзогенные же химические факторы (наркотики, стрихнин) действуют однотипно на все участки спинного мозга.

Несмотря на трудность изучения, к настоящему времени накопился большой материал (сравнительно-анатомический, клинический и экспериментально-физиологический), который дает некоторые основания для характеристики промежуточного мозга по тем же элементам, которые только что были рассмотрены нами в отношении спинного мозга.

В отношении строения для промежуточного мозга характерно очаговое распределение серого вещества, которое как бы прорезывается белым. Это является основанием для предположения о перераспределении путей, проводящих разные виды чувствительности. Если в спинном мозгу афферентные пути группируются по признаку однородной чувствительности, то в промежуточном мозгу происходит перегруппировка их, и, повидимому, в одном и том же пучке возможны афферентные пути разных видов чувствительности. Для промежуточного мозга характерно, что раздражители действуют суммой своих признаков, т. е. предметно. Поэтому реакции приобретают более сложный поведенческий характер.

Наблюдение над поведением бесполоушарных животных, а также богатый клинический материал указывают на то, что реакции промежуточного мозга чувственно окрашены. Чувственный тон промежуточного мозга, проявляющийся в таких состояниях, как голод, жажда, ярость и т. д., отличается от коркового чувствования, характеризующегося психической определенностью, тем, что он имеет характер «общего нелокализованного чувствования».

Ряд наблюдений позволяет говорить об избирательной химической чувствительности промежуточного мозга. В отличие от спинного мозга в промежуточном мозгу отмечается различная химическая чувствительность, что представляет достаточные основания для расчленения промежуточного мозга на функционально обособленные элементы.

Чрезвычайно малая скорость проведения возбуждения связана с сопротивлением на синапсах, которое обуславливает и длительность следовых процессов в промежуточном мозгу. Вместо минут (максимально) в спинном мозгу следовые процессы в промежуточном мозгу длятся часами, днями, неделями.

Основные свойства коры, разработанные И. П. Павловым, общеизвестны, но в отношении элементов, рассматриваемых нами, следует отметить некоторые особенности коры.

В отношении строения характерно отсутствие особых видов рецепторов, непосредственно связанных с корой. Поэтому в процессе эволюции в коре, помимо рефлекторных форм деятельности, обычных для центральной нервной системы, могут возникать иные формы (вторая сигнальная система). В отношении же физиологических особенностей следует отметить следующее.

1. Длительность следовых явлений нарастает еще больше и может измеряться длительностью памяти; следовательно, десятками лет.

2. Раздражитель, так же как и для промежуточного мозга, является предметно комплексным, но кора отчетливо отличает составные элементы предметного раздражителя, в то время как для подкорковой предметности составные элементы функционально и, повидимому, топографически внутренне связаны.

3. В отношении химических раздражителей кора оказывается почти такой же нейтральной и недифференцированной, как и спинной мозг. Благодаря этому действуют только грубые химические вмешательства обычно экзогенного происхождения. Обменные и гормональные факто-

ры вместе с тем оказывают слабое влияние на корковые процессы, причем чаще всего влияния эти обратимого характера.

Мы отдаем себе полный отчет в том, что в одной журнальной статье чрезвычайно трудно изложить результаты свыше 250 работ, сделанных в значительной степени самим Николаем Аполлиналиевичем или под его руководством в его лаборатории.

Огромное количество выводов из работ, имеющих и принципиальное, и практическое значение, вовсе не приведено нами в статье.

Тем не менее и то, что сообщено нами, является достаточным свидетельством живой научной работы, ведущейся Николаем Аполлиналиевичем. Кроме актуальности самих вопросов, имеет особо важное значение характер трактовки результатов, основной особенностью которой является новизна и оригинальность. Можно спорить по поводу ряда положений, выдвигаемых Николаем Аполлиналиевичем, можно думать, что в процессе дальнейшего накопления фактов как в лаборатории Николая Аполлиналиевича, так и в других лабораториях ему, возможно, придется уточнить некоторые положения, но абсолютно бесспорным является то, что каждое выдвинутое им положение, даже такое, которое может пока приниматься как рабочая гипотеза, представляет собой программу действий для физиологов. Только та научная работа полезна и не умирает одновременно с опубликованием ее, которая открывает перспективу дальнейших исследований. С этой точки зрения значение работ Николая Аполлиналиевича невозможно переоценить.

Мы лишены, к сожалению, возможности дать полный литературный указатель (250 названий), по которому можно было бы ознакомиться подробно с работами лаборатории Николая Аполлиналиевича, и приводим поэтому только список основных работ Николая Аполлиналиевича и его сотрудников.

Выше было указано, что еще в начале своей научно-педагогической деятельности Николай Аполлиналиевич самостоятельно организовал практические занятия по физиологии для студентов естественного отделения физико-математического факультета Московского университета. Эти практические занятия тогда заинтересовали физиологов и биологов нашей страны (проф. Кана М. М., проф. Завадовского, проф. Кекчеева, проф. Магницкого и проф. Ефимова). Практические занятия для интересующихся физиологией студентов были организованы Николаем Аполлиналиевичем и в Ростове в то время, когда обязательных практических занятий еще не было. Позже, когда последние стали общими для всех студентов, Николай Аполлиналиевич организовывал особые, получившие название специальных группы, с которыми по расширенной программе вел занятия сам. Студенты «специальных» групп обычно «оседали» в лаборатории, продолжая работу в последней вплоть до окончания института.

Эти группы являлись источником, откуда черпались впоследствии физиологи — ученики Николая Аполлиналиевича. И это не случайно, так как, во-первых, в специальные группы, в которых велись дополнительные занятия, шли обычно лучшие студенты и так как, во-вторых, глубокая эрудиция учителя, его страстная любовь к физиологии, его энтузиазм заражали студентов интересом и любовью к физиологии.

Основным, наиболее ценным качеством занятий в специальных группах было особое отношение к эксперименту. Нерадивость студента в эксперименте угнетала Николая Аполлиналиевича, а хорошие задатки экспериментатора радовали и восхищали его.

Исключительная четкость постановки эксперимента и точность наблюдения, отношение к эксперименту не как к «феномену», а как к по-

стоянному источнику знания,— вот основные требования, которые предъявляет Николай Аполлинариевич к каждому начинающему физиологу.

Это любовное отношение к эксперименту проглядывает и в лекционных демонстрациях. Последние представляют школу, в которой ученики постоянно имеют перед собой образец строго научного наблюдения и научного мышления. Руководство «Практические занятия по физиологии животных», являющееся настоящей книгой каждого физиолога, достаточное этому свидетельство.

Предоставляя значительную свободу инициативе работника, Николай Аполлинариевич не прекращает постоянной заботы о росте его, развивая в нем любовь к чтению, смелость суждений, дерзость инициативы и вместе с тем дисциплину мысли. Вот почему и на VI Кавказском съезде физиологов, и на многочисленных собраниях научных работников Ростовского медицинского института работа Николая Аполлинариевича по подготовке кадров всегда отмечалась как образцовая.

Лекции Николая Аполлинариевича всегда оригинальны. В них никогда не отмечаются шаблонные общеизвестные факты, излагаемые в любом учебнике. Его лекции посвящены в первую очередь обобщениям. Вся система преподавания на кафедре построена так, что лекция не может повторять учебника.

Эта система преподавания предъявляет повышенные требования к преподавателям, особенно к тем из них, которые ведут самостоятельный лекционный курс. Это — тоже один из методов подготовки кадров.

Системой в подготовке кадров объясняется то, что многие из учеников Николая Аполлинариевича (И. А. Аршавский, Д. А. Бирюков, Н. В. Данилов, А. П. Шмагина, Р. Б. Гарибян) уже стали вполне самостоятельными работниками.

Ученый и преподаватель высокой культуры, Николай Аполлинариевич и в общественной работе проявляет образец деятельности. Помимо всегда добросовестного выполнения поручений различных общественных организаций института, Николай Аполлинариевич горит на внеинститутской общественной работе. Им написано свыше 20 популярных работ для колхозников и рабочих, он весьма частый докладчик по различным вопросам физиологии для самых различных по составу аудиторий — пионеров, школьников, районных и военных врачей, научных работников города и т. д.

Совсем недавно в порядке общественной же работы им прочитан курс лекций (20 лекций) по физиологии центральной нервной системы для научных работников медицинского и других институтов города.

Особо следует подчеркнуть работу Николая Аполлинариевича в обществе физиологов, фармакологов и биохимиков. Инициатор организации общества в Ростове, он распространяет его деятельность постепенно на весь Северный Кавказ, а затем и на Закавказье. В результате — восемь съездов физиологов Кавказа, организация которых вначале целиком, а в последнее время в значительной степени обязана неистощаемому энтузиазму Николая Аполлинариевича.

ЛИТЕРАТУРА

1. Рожанский Н. А., Материалы к вопросу о сне, дисс., 1913; Сб. «Физиология сна», 1928; Труды Об-ва естествоиспытателей при Донском университете, 1918; Труды физиол. лаб. Донского университета, в. 1, 1920; в. 2, 1921; Известия Сев.-Кавк. гос. университета, 1924 и 1926; Труды IV Всесоюз. съезда физиологов, 1930, Физиол. журн. СССР, VIII, IX, X, XI, XVII, XIX; Тезисы IV Кавк. съезда физиологов, 1931; Вопросы питания, 1935 и 1937, Труды V Кавк. съезда физиологов, 1933; Труды V и VI Всесоюзных съездов физиологов, 1934 и 1937; Сообщения на

павловских совещаниях. — 2. Рожанский Н. А. и Бирюков Д. А., Физиол. журн. СССР, IX, 5—6, 1926. — 3. Аршавский И. А., Русск. физиол. журн., XI, 1928. — 4. Бирюков Д. А., Безусловные слюнные рефлексy у человека, дисс., 1936. — 5. Волюнский А. С., Труды общества русск. физиол., 1931. — 6. Гарибьян Р. Б., О пищев. и оборон. секрет. и двигат. реакциях у собаки, дисс., 1939. — 7. Герман О. Л., Труды VI Кавк. съезда физиол., 1934. — 8. Горшкова Л. С., Труды Об-ва русск. физиологов, 1929. — 9. Григорович Т. Б., Труды VI и VIII Кавк. съездов физиологов, 1934—1939. — 10. Гуревич Н. А., Труды физиол. лаб. ДГУ, в. 3, 1922. — 11. Данилов Н. В., Труды Сев.-Кавк. ин-та охраны труда, 1929—1930. — 12. Дзиковский В. А., Труды об-ва русск. физиол., 1929. — 13. Дородницына А. А., Вопросы питания, 5, 1937. — 14. Елизарова М. М., Труды VII Кавк. съезда физиологов, 1937. — 15. Коган А. Б., О применении электроэнцефалографии в исследовании подкорковой области, дисс., 1936. — 16. Лагутина Н. И., Труды VII Кавк. съезда физиологов, 1937. — 17. Лемкуль Р. А., Физиол. журн. СССР, XIX, 1935. — 18. Маркова А. А., рукопись. — 19. Николаева Н. И., Юбил. сб., посвящ. проф. И. С. Беритову, 1936. — 20. Склярский В. А., О нервном механизме регуляции кровообращения и сосудодвигат. центре продолгов. мозга (в печати), дисс. — 21. Смирнова Е. И., Труды V Всесоюзн. съезда физиологов, 1934. — 22. Соловьева А. В., Труды V Кавк. съезда физиологов, 1933. — 23. Уколова М. А., рукопись. — 24. Фишельзон И., Труды V Кавк. съезда физиологов, 1933. — 25. Цейтлин А. З., Труды II съезда хирургов, Сев. Кавказ, 1927. — 26. Шмагина А. П., Физиол. журн. СССР, XVIII, 2, 1935. — 27. Щитов С. И., Труды Сев.-Кавк. ин-та охраны труда, 1929—1930.

NIKOLAI APOLLINARIEWITSCH ROZHANSKY:

(30 Jahre Forscher- und Lehrer-Tätigkeit)

R. B. Garibjan

ПРИНЦИП «ПЕРЕКЛЮЧЕНИЯ» В УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ¹*Эзрас Асратян*

Из сектора физиологии центральной нервной системы Института мозга им. В. М. Бехтерева

Поступила в редакцию 25.III.1940 г.

Многочисленными работами классиков физиологии центральной нервной системы можно считать установленным положение об общности и родстве между основными закономерностями деятельности низших и высших отделов центральной нервной системы, в частности, коры большого мозга. Одновременно с этим в современной нейрофизиологии можно считать бесспорным и то положение, что в процессе эволюции в каждой достаточно отдифференцированной части центральной нервной системы и особенно ярко в коре большого мозга эти закономерности приобретают специфический облик, зачастую даже качественно новую природу, благодаря «скачку» в развитии. Оба эти положения делают понятным плодотворность стиля работы, общего для таких корифеев нейрофизиологии, как Сеченов, Гольц, Шеррингтон, Павлов, Введенский, Магнус и др., когда при изучении специфических особенностей какого-нибудь звена сложной цепи нервной системы постоянно учитываются общие для всей цепи особенности и прослеживается эволюция изучаемых специфических особенностей.

Нет нужды широко распространяться на тему об особой полезности и необходимости такого именно подхода к экспериментальной и теоретической разработке богатейшего наследия И. П. Павлова об условных рефлексах. Историческим оправданием этого положения является не только вся научно-творческая жизнь нашего учителя, но и деятельность группы его лучших учеников, среди которых видное место занимает Николай Аполлинариевич Рожанский. Будучи также убежденным сторонником этого принципа работы, я в своих исследованиях постоянно стремился усилить связь между физиологией условных рефлексов и общей нервной физиологией и при изучении отдельных специфических вопросов корковой физиологии непременно исходил из предпосылки об органической связи различных частей нервной системы, а значит и их родства, общности их закономерностей. Под этим же углом зрения я и группа моих сотрудников (Ф. М. Шитов, В. В. Яковлева, Я. М. Прессман, В. А. Замятина) исследовали вопрос о принципе «переключения» (Schaltung) в деятельности коры большого мозга. Сказанное выше делает понятным, почему с особенно горячим чувством я посвящаю настоящую статью Николаю Аполлинариевичу Рожанскому в связи с 30-летием его блестящей научной и педагогической деятельности.

Среди многочисленных естественных факторов, обуславливающих вариабильность, динамичность рефлекторной деятельности низших отделов центральной нервной системы, важное место занимает исходное

¹ Доложено на III Физиологическом совещании Академии наук СССР в марте 1938 г.

положение конечностей и вообще исходное состояние частей тела. Так, еще в середине прошлого столетия Сеченов (1), за ним Sanders-Ezn (2) и Goltz (3) экспериментально показали, что характер рефлекторного ответа какой-нибудь конечности лягушки на какое-нибудь определенное раздражение зависит от исходного положения этой конечности. Например, в ответ на однотипное и одинаковое по силе раздражение какой-нибудь определенной части одной из задних конечностей можно получить разгибание конечности, если исходным было согнутое состояние конечности, и, наоборот, сгибание, если в момент раздражения конечность находилась в разогнутом положении. Позже аналогичное явление было обнаружено Uexküll (4) и Jordan (5) на беспозвоночных, причем, подвергая физиологическому анализу указанное явление, эти исследователи пришли к заключению, что состояние возбудимости нервных центров обуславливается исходным состоянием соответствующих мышц на периферии. Они же показали, что чувствительные нервные пути не участвуют в этом процессе. На этом основании Uexküll сформулировал свой общеизвестный закон «растянутой мышцы». Далее в процессе своих классических исследований в области физиологии спинного мозга теплокровных животных с подобным явлением встретился также Sherrington (6). Детальному физиологическому анализу, однако, подверг эти явления Magnus (7), который и дал ему название *Schaltung* — «переключение». На хронически оперированных спинальных собаках и кошках Magnus показал, что исходное состояние задних конечностей и хвоста предопределяет характер рефлекторного их ответа на какое-нибудь раздражение. Он показал также, что это яркое выражение воздействия периферии на центральный нервный аппарат осуществляется через чувствительные нервные пути, в основном через проприоцептивные пути, — факт, указывающий на коренное отличие *Schaltung* от его аналога — «закона растянутой мышцы». Magnus было установлено также, что своеобразное влияние периферии на центр носит тонический характер. Указывая на важное значение этого нового принципа для различного рода деятельности спинного мозга, Magnus сформулировал исключительно важное для физиологии нервной системы положение: «Wir erfahren dabei, dass das Rückenmark gleichsam in jedem Momente ein anderes ist und in jedem Momente die Lage und Stellung der verschiedenen Körperteile und des ganzen Körpers widerspiegelt. Jeder Körperhaltung entspricht eine bestimmte Verteilung der Erregbarkeiten und der leichtest zugänglichen Bahnen im Zentralnervensystem. Der Körper stellt sich selbst sein Zentralorgan in der richtigen Weise ein».

Отклоняясь немного в сторону, нельзя не указать на идейную близость между этим положением Magnus и такими общими для физиологии центральной нервной системы принципами, как «проторение путей» Ехнер и доминанта А. А. Ухтомского. Не только проприоцептивные, но интрацептивные и различного рода экстрацептивные импульсы, а также сдвиги в гуморальном «хозяйстве» организма и ряд других факторов способны путем изменения функционального состояния нервных элементов вариировать ситуацию в центральной нервной системе, создавать различные функциональные «карты распределения» открытых и закрытых путей, дееспособных и недееспособных в данный отрезок времени центров и этим самым предопределять характер деятельности центрального аппарата в целом или отдельных его звеньев. Если в вариативности спинальной рефлекторной деятельности принцип «переключения» играет такую важную роль, то возникает вопрос, имеет ли место «переключение» также в корковой деятельности, где, как известно, ва-

риабильность, изменчивость, динамичность поднимаются на недостижимую для других отделов центральной нервной системы высоту и составляют важную качественную характеристику условнорефлекторной деятельности.

Можно было с большой степенью вероятности ответить на этот вопрос положительно не только на основании теоретических догадок, но и на основании отдельных косвенных, отдаленных экспериментальных данных по физиологии условных рефлексов, полученных в лабораториях И. П. Павлова. Прежде всего я имею в виду данные по переделке условных рефлексов, когда один и тот же условный раздражитель в зависимости от фона безусловного подкрепления приобретает то одно, то другое сигнальное значение, порой, как это было в опытах Фридемана (8), сохраняя как бы оба сигнальных значения одновременно. Несомненно, к этому вопросу имеют отношение также многочисленные данные, согласно которым всякое изменение ситуации эксперимента так или иначе отражается на характере условнорефлекторной деятельности собак и других животных. В этой связи я не могу не указать на очень интересные данные Г. П. Зеленого на мышах, о чем он мне устно сообщил в день моего доклада; по этим данным ситуация опыта коренным образом меняет характер высшей нервной деятельности мышей.

Тем не менее вопрос о принципе «переключения» в условнорефлекторной деятельности не только не был изучен в прямом, как бы в «чистом» виде, но он даже не был поставлен, несмотря на его большой теоретический интерес. Поставив этот вопрос и приступив к его экспериментальной разработке, мы предполагали, что если в условиях экспериментов Magnus (изолированный спинной мозг) «переключателем» были проприоцептивные импульсы, то в условиях наших экспериментов количественный и качественный состав «переключателей» неизмеримо разрастется: «переключение» приобретет новое, более высокое физиологическое содержание.

Наши ожидания полностью оправдались полученным экспериментальным материалом, к краткому изложению которого я и перехожу.

С одной и той же собакой, в одной и той же камере, пользуясь одними и теми же раздражителями и оборудованием, два моих сотрудника Ф. М. Шитов и В. В. Яковлева (9) еще в 1936 г. изо дня в день прodelывали по два опыта следующего характера.

Шитов в утреннем опыте сочетал действие метронома в 120 ударов в минуту (M_{120}) с пищевым безусловным рефлексом, а действие метронома в 60 ударов в минуту не сочетал с пищевым безусловным рефлексом. После того как были выработаны соответствующие пищевые условные рефлексы на M_{120} и M_{60} , уже в середине дня стала ставиться опыты также Яковлева, сочетая M_{120} с электрооборонительным рефлексом с лапы. Выяснилось, что через несколько дней собака выработала электрооборонительный условный рефлекс на M_{120} , сохранив условный пищевой рефлекс на тот же раздражитель в утренних опытах с другим экспериментатором. Характерно, что после выработки электрооборонительного условного рефлекса на M_{120} дифференцировка (M_{60}) к этому рефлексу с первого же применения была на лицо. Далее тем же путем и на той же собаке раздражители гудок и касалка Шитовым были превращены в условные пищевые сигналы, а Яковлевой — в электрооборонительные сигналы.

Таким образом, Шитов и Яковлева впервые экспериментальным путем получили интересные данные о том, что одни и те же раздражители одновременно могут иметь два совершенно различных условных значения, причем в зависимости от ситуации опыта раздражитель вызы-

вает то одну, то другую деятельность. Экспериментально был получен чистый случай «переключения» в условнорефлекторной деятельности. В дальнейших экспериментах Шитов и Яковлева выяснили, что основным переключателем в этом варианте экспериментов были сами экспериментаторы. Так, например, полное выравнивание других моментов ситуации (приклеивание баллончика к щеке в вечерних опытах и прикрепление к лапе электродов и регистрирующих приборов в утренних опытах и т. д.), а также перемена времени опыта (Шитов — днем, Яковлева — утром) не оказывали заметного влияния на характер описанной выше условнорефлекторной деятельности. Когда же одновременно на опыте присутствовали оба экспериментатора, то собака выявила хаотическую условнорефлекторную деятельность, давая на раздражитель то одну реакцию, то другую, а то обе реакции вместе в ослабленном виде.

Если в описанных выше опытах основным «переключателем» между двумя типами рефлекторной деятельности был экспериментатор, то другие наши опыты с той же и с другими собаками, но при другой постановке экспериментов показали, что такими же «переключателями» между двумя различными рефлексам могут быть время дня, последовательность опытов в течение дня и даже отдельные компоненты экспериментальной установки. Ради экономии места я на всех этих вариантах останавливаться не буду. Скажу несколько слов об очень интересном варианте экспериментов, проделанном моим сотрудником Прессманом (10). У собаки с левой задней лапы были выработаны условные электрооборонительные рефлексы на свет и касалку. После упрочения этих рефлексов с левой лапы регистрирующие приборчики и электроды были перенесены на правую заднюю лапу. Выяснилось, что эта перемена в ситуации эксперимента достаточна, чтобы в ответ на условные раздражители собака стала отвечать не левой, как раньше, а правой лапой. Рефлексы «переключались» на другую сторону. На другой собаке Прессман получил ту же самую картину с той лишь разницей, что у этой собаки рефлексы были старые и «переключение» осуществлялось не так гладко. Исключительный интерес представляют дальнейшие эксперименты Прессмана. К обеих лапам собак были прикреплены электроды и регистрирующие приборы. В этих условиях на первый условный раздражитель собака не реагировала четким локальным ответом ни одной из лап. Первый электрический удар в какую-нибудь из лап определял всю дальнейшую направленность условнорефлекторной деятельности: раздражители вызывали условные рефлексы с той из лап, которая получила первый электрический удар. Совершенно очевидно, что если в первой серии опытов Прессмана «переключателем» было прикрепление приборов к лапе, то во второй серии опытов таким «переключателем» стал первый электрический удар.

Дальнейшие наши искания были направлены к выяснению вопроса о том, возможны ли «переключения» условного раздражителя с положительного на отрицательный путь и наоборот при помощи создания соответствующей экспериментальной ситуации. Речь шла о возможности одновременной выработки условных рефлексов положительного и отрицательного знака на один и тот же раздражитель и на базе одного и того же безусловного рефлекса. Эксперименты Шитова и Замятиной (11) ответили на этот вопрос положительно. Выяснилось, что без большого труда собаки в утренних, например, опытах образуют условный положительный пищевой рефлекс на какой-нибудь раздражитель, а в дневных опытах с тем же экспериментатором в той же экспериментальной ситуации на тот же самый раздражитель образуют от-

рицательный пищевой условный рефлекс. Далее Шитов показал, что собаки способны решать и более трудные задачи, правда, уже не так гладко, не с такой легкостью, но все же решают. В своих утренних опытах Шитов выработал положительный условный рефлекс на сильное гудение и отрицательный условный пищевой рефлекс на слабое гудение. В дневных же опытах на этой собаке в той же камере он сильное гудение не подкреплял пищей, а слабое гудение подкреплял, т. е. пытался придать этим раздражителям сигнальные значения, обратные тем, которые они имели в утренних опытах. Выяснилось, что собаки, в конце концов, решают и эту нелегкую задачу.

В описанных выше опытах по одновременной выработке однородных условных рефлексов различного функционального знака на одни и те же раздражители «переключателем» было время дня и последовательность экспериментов; совершенно очевидно, однако, что в других вариациях опытов при решении той же задачи «переключателями» могут стать также экспериментатор, камера, различные компоненты камеры и т. п. Экспериментальная проверка этих предположений, а также дальнейшее исследование ряда других важных сторон этой интересной проблемы в условнорефлекторной деятельности высших животных являются предметом моей и моих сотрудников работы.

Следует отметить, что за последнее время появились две работы из других лабораторий, которые полностью гармонируют с нашими данными. Я имею в виду данные И. И. Лаптева, которому удалось выработать пищевые и оборонительные условные рефлексы на один и тот же раздражитель, варьируя только компонент времени, и данные работавших раньше у меня по этой проблеме Яковлевой и Федорова, которые получили подобные результаты, ставя опыты в различных камерах.

Перед тем как подытожить изложенный в кратких чертах экспериментальный материал, полученный в моей лаборатории, и сделать некоторые теоретические заключения, во избежание недоразумений скажу несколько слов о разнице между изученным нами «переключением» в условнорефлекторной деятельности и давно известными условными рефлексами сложного типа, носящими название комплексных условных рефлексов. Нет никакого сомнения, что это два совершенно различных типа деятельности коры большого мозга. При комплексных условных рефлексах новый компонент (раздражитель, порядок и т. д.) является частью условного раздражителя, т. е. является условным пусковым фактором, и как таковой действует фазно, вызывает непосредственный эффект, тогда как в случае «переключения» этот компонент не является частью условного раздражителя, не является пусковым фактором, а путем ряда функциональных сдвигов создает определенный фон тонического характера, создает известные предпосылки к выявлению типа условного рефлекса.

Итак, можно считать бесспорно установленным, что закон «переключения» интрацентральных путей имеет силу также в деятельности коры большого мозга. Этот закон принадлежит, следовательно, к числу основных универсальных законов деятельности центральной нервной системы. В своем развитии от простого закона «растянутой мышцы» через стадию более сложного спинального «переключения» (возможно, также через некоторые другие еще неизученные стадии развития) закон «переключения» интрацентральных путей достигает в деятельности коры высшего уровня развития. Прежде всего количественный и качественный состав факторов-переключателей неизмеримо увеличивается. Кроме механического фактора, влияющего через проприоцепторы, действенными делаются все формы движения материи, влияющие через

все без исключения рецепторы организма. Кроме этого, природа самого «переключения» в коре даже под влиянием одного какого-либо фактора значительно изменяется: «переключение» перестает быть шаблонным, однообразным, как в спинном мозгу, и делается значительно вариabильным, динамичным, разнообразным. Все это делает понятным громадное значение свойства «переключения» именно для корковой деятельности, одной из главных особенностей которой как раз и является вариabильность, гибкость, динамичность, временность. Нет сомнений, что, благодаря возможности «переключения», эти специфические особенности корковой деятельности делаются физиологически более совершенными, резко усиливают ресурсы организма к точному и тонкому приспособлению к вечно изменяющимся условиям существования.

ЛИТЕРАТУРА

1. Сеченов И. М., Мед. вестник, 1863. — 2. Sanders-Ezn, цит. по Trendelenburg «Methodik der Phys. d. Zentralnerv.», 1923. — 3. Goltz F., Beitr. zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches, 1869. — 4. Üxküll, Ergebn. d. Physiol., 3, 1903; Zbl. Physiol., 23, 1903. — 5. Jordan, Pflüg. Arch., 110, 1915. — 6. Sherrington, Proc. Roy. Soc., London, 66, 1899; Journ. Physiol., 40, 1910. — 7. Magnus, Körperstellung, 1924. — 8. Фридеман, Дальнейшие материалы к физиологии дифференцирования внешних раздражений, диссерт., 1912. — 9. Шитов и Яковлева, Бюлл. эксп. биол. и мед., IV, 1937. — 10. Прессман, Тезисы, 1939. — 11. Шитов, Бюлл. эксп. биол. и мед., VIII, 1939.

DAS «SCHALTUNGSPRINZIP» BEI DER BEDINGT-REFLEKTORISCHEN TÄTIGKEIT

Ezras Hasratjan

Aus d. Sektion f. Physiologie des Zentralnervensystems des Bechterew-Instituts f. Hirnforschung, Leningrad

Der Verfasser und seine Mitarbeiter untersuchten das Phänomen der «Schaltung» bei der bedingt-reflektorischen Tätigkeit des Hunds. Es wurden Tatsachen folgender Art festgestellt. Auf identische Reize bilden sich bei Hunden bei bestimmten Versuchslagen (Situationen) bedingte Nahrungsreflexe aus, bei anderen Situationen bedingte Elektrizitätsabwehr-Reflexe. Es wurde ferner gezeigt, dass es gelingt, bei bestimmten Situationen auf einen Reiz einen positiven bedingten Nahrungsreflex auszubilden und auf einen anderen Reiz—einen negativen bedingten Nahrungsreflex; bei anderen Situationen können beim selben Hund auf die gleichen Reize Reflexe umgekehrten Sinnes ausgebaut werden.

Als Faktoren für die Schaffung neuer Situationen, oder für die «Schaltung» der Impulse bald auf die eine, bald auf die andere Bahn, können wirken: die Persönlichkeit des Experimentators, das Versuchszimmer, die Tageszeit, die Reihenfolge der Versuche, einzelne Gegenstände im Versuchszimmer. Verfasser nimmt an, dass das «Schaltungsgesetz» ein allgemeines Gesetz der Nerventätigkeit ist. Genau so wie in den tieferliegenden Teilen des Zentralnervensystems (Magnus) erlangt in der Hirnrinde die Tätigkeit dank der «Schaltung» eine grössere Beweglichkeit, Geschmeidigkeit und Variabilität in bezug auf Veränderungen der Existenzbedingungen.

О ВЛИЯНИИ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ НА ПРОЦЕССЫ ВОЗБУЖДЕНИЯ И ТОРМОЖЕНИЯ В КОРЕ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

В. М. Архангельский

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

Поступила в редакцию 1.III.1940 г.

Вопрос о влиянии щитовидной железы на процессы возбуждения и торможения в коре больших полушарий изучался в свое время Вальковым, а также нами. Однако определенных результатов не было получено. Это и побудило нас предпринять повторное исследование.

Наши опыты производились на собаке-самце (кличка Рекс). Предварительно у него были выработаны различные положительные и отрицательные условные рефлексы и установлен тип нервной системы. Все произведенные нами испытания указывали на исключительную силу нервной системы у этого животного.

Условные положительные рефлексы у Рекса образовывались очень легко, быстро достигая постоянной величины. Отрицательные условные рефлексы вырабатывались несколько медленнее, но тоже без особых затруднений.

«Сшибка» процессов не вызывала заметных изменений в условнорефлекторной деятельности животного ни в день опыта, ни в последующие дни. Не наблюдалось также каких-либо изменений и во внешнем поведении собаки (сонливость и т. д.).

После предварительных испытаний собаке задан был довольно трудный стереотип, состоящий из 5 положительных условных рефлексов и 3 дифференцировок, разделенных неравными промежутками времени от 4 до 10 минут. Последовательность рефлексов была такова: 1) метроном 120 (M_{120}) — положительный, 2) пауза 5 минут, 3) дифференцировка на звонок, 4) пауза 10 минут, 5) свет — положительный, 6) пауза 7 минут, 7) звонок — положительный, 8) пауза 4 минуты, 9) свет — дифференцировка, 10) пауза 10 минут, 11) свет — положительный, 12) пауза 6 минут, 13) дифференцировка на метроном — 104 удара в 1 минуту, 14) пауза 10 минут, 15) метроном 120. Нормальные соотношения между рефлексами примерно установились такие (опыт 21.I.1940).

Опыт 21.I.1940 г.

M_{120}	12 капель	Свет—дифференцировка . .	0 капель
Пауза 5 минут		Пауза 10 минут	
Звонок—дифференцировка .	0 »	Свет положительный . . .	7 »
Пауза 10 минут		Пауза 6 минут	
Свет положительный . . .	5 »	M_{104}	0 »
Пауза 7 минут		Пауза 10 минут	
Звонок положительный . .	7 »	M_{120}	6 »
Пауза 4 минуты			

Опыт 7.I.1940 г.

Свет—дифференцировка . . .	0 капель	Звонок—дифференцировка . .	0 капель
Пауза 30 секунд		Пауза 5 минут	
Свет положительный	1 »	M_{120}	8 »
Пауза 30 секунд		Пауза 7 минут	
M_{104}	3 »	Свет положительный	5 »
Пауза 5 минут		Пауза 12 минут	
Звонок положительный . . .	0 »	Свет положительный	3 »
Пауза 10 минут			
Свет положительный	4 »		
Пауза 12 минут			

Опыт 8.I.1940 г.

M ₁₂₀	9	капель	Свет—дифференцировка . . .	1—0	капель
Пауза 5 минут			Пауза 10 минут		
Звонок—дифференцировка . . .	0	»	Свет положительный	2	»
Пауза 10 минут			Пауза 6 минут		
Свет положительный	5	»	M ₁₀₄	0	»
Пауза 7 минут			Пауза 10 минут		
Звонок положительный	8	»	M ₁₂₀	2	»
Пауза 4 минуты					

Извращение порядка раздражителей оказывало лишь незначительное влияние на условные рефлексы, притом преимущественно только в день опыта и, повидимому, мало отражалось на функциональном состоянии нервной системы Рекса в последующие дни, хотя и не было совершенно безразличным для нервной системы. Например, в опыте 7.I.1940 г.

На другой день стереотип дает нормальные взаимоотношения между рефлексами, правда, с некоторым снижением величины рефлексов против обычного во второй половине опыта (8.I.1940 г.).

На третий день, 9.I, было некоторое отклонение от нормы: свет на третьем месте дал 8 капель за 30 секунд, а следующий за ним звонок — 4 капли.

То же повторилось 11.I, когда звонок дал 1 каплю после света, давшего 6 капель, и 15.I, когда свет дал 6 капель, а звонок — 5 капель; 13 и 16.I как свет, так и звонок вызывали одинаковую реакцию, дав по 6 капель.

С 20.I Рексу стали давать по одной высушенной собачьей щитовидной железе. Эта доза не оказала влияния на условные рефлексы.

С 4.II.1940 г. собачьи железы были заменены коровьими в количестве, соответствующем по весу четырем собачьим железам.

Уже 7.II можно было заметить небольшое нарушение условнорефлекторной деятельности, выразившееся в парадоксальной реакции: более слабый раздражитель — свет — дал в этот день 8 капель, а более сильный — звонок — 6 капель. Разница не очень большая, но все же свидетельствует с достаточной ясностью о нарушении нормальных отношений, тем более что то же самое повторялось и дальше в течение всего периода кормления щитовидной железой.

Более серьезных расстройств не вызвала ни щитовидная железа сама по себе, ни производимое на ее фоне извращение стереотипа в течение трех дней подряд. В течение этих трех дней все рефлексы были нормальными или почти нормальными. Однако во время опыта собака вела себя беспокойно, скулила, отворачивалась от кормушки и т. д.

К концу серии опытов с кормлением щитовидной железой у Рекса появилась необычная для него сонливость во время опыта. Парадоксальные отклонения между реакциями на свет и звонок сохранились и по прекращении кормления щитовидной железой в течение 10 дней.

Угасание положительного условного рефлекса (мы угашали рефлекс на звонок как до, так и во время кормления щитовидной железой) протекало гладко, не вызывая заметных нарушений в последующие дни.

Таким образом, те количества щитовидной железы, какие мы давали, не оказали существенного и значительного влияния на условнорефлекторную деятельность собаки с уравновешенной и сильной нервной системой. Они лишь несколько отразились на возбуждательном процессе, однако не вывели нервную систему собаки из состояния равновесия.

INFLUENCE DE LA GLANDE THYROÏDE SUR LES PROCESSUS D'EXCITATION ET D'INHIBITION DANS L'ÉCORCE DES HÉMI-SPHÈRES CÉRÉBRAUX

V. M. Arkhangelsky

ДАЛЬНЕЙШИЕ МАТЕРИАЛЫ К ВОПРОСУ О ВЗАИМООТНОШЕНИИ ВЕЛИЧИН УСЛОВНОГО И БЕЗУСЛОВНОГО ПИЩЕВЫХ РЕФЛЕКСОВ

Н. А. Подкопаев

Из Физиологического института им.
акад. И. П. Павлова (дир.— акад.
Л. А. Орбели) Академии наук СССР

Поступила в редакцию 4.IV.1940 г.

К числу неясных вопросов условнорефлекторной связи относится вопрос о взаимоотношении между двумя «очагами» возбуждения, возникающими в коре при образовании условных рефлексов. Объединены ли они в единый, новый функциональный центр или между ними имеются не синергичные, а антагонистические или реципрокные взаимоотношения?

Для полного разрешения проблемы взаимодействия условного и безусловного раздражителей необходимо дать точный ответ на следующие основные вопросы: 1) как воздействует новый раздражитель на безусловный рефлекс; 2) какое влияние оказывает безусловный рефлекс на посторонний раздражитель; 3) как влияет уже образовавшийся, прочный положительный условный раздражитель на безусловный рефлекс; 4) как влияет безусловный рефлекс на положительный условный раздражитель; 5) какое влияние оказывает на безусловный пищевой рефлекс отрицательный условный раздражитель и, наконец, 6) как влияет безусловный рефлекс на отрицательный условный раздражитель.

По всем вопросам поставленной проблемы накопился довольно обширный экспериментальный материал (Болдырев, Перельцевейг, Шмидг, Воробьев и Линдберг, Фольборт, Асратян, Петровский, Павлова, Майоров, Яковлева, Купалов, Федоров, Строганов). Наиболее выяснены вопросы о влиянии, оказываемом безусловным раздражителем на индифферентный раздражитель, и о влиянии, оказываемом безусловным раздражителем на условный. Что касается остальных пунктов проблемы, то имеющиеся здесь данные весьма противоречивы.

В данной работе мы ограничились исследованием лишь одного вопроса, а именно о взаимоотношении, существующем между величинами прочно выработанных условных пищевых рефлексов и величиной подкрепляющих их безусловных пищевых рефлексов.

Опыты производились на трех собаках (Джим, Живчик и Буль), принадлежавших к различным вариациям сильного типа нервной системы. Методика опытов была крайне простой. Ставились обычные опыты с условными пищевыми рефлексам, расположенными по определенному стереотипу, включавшему как сильные, так и слабые раздражители. Каждый опыт начинался с подачи чашки с обычной порцией еды без предшествования условного раздражителя («чистый» безусловный рефлекс). Таким образом, мы имели возможность изучать величину безусловного пищевого слюнного рефлекса как тогда, когда ему не предшествовал никакой условный, так и тогда, когда он предварялся применением условных раздражителей разной интенсивности. Кроме того, в разных опытах длительность совпадения условного раздражителя с безусловным менялась: она равнялась то 0, то 5, то 45 секундам. Учет как условного, так и безусловного слюноотделения велся по 5 секундам. При анализе полученных данных принималась во внимание величина безусловного рефлекса не за все время еды и не валовая его величина, а величина его только за первые и за вторые 30 секунд еды в отдельности.

Результаты опытов приводятся в нижеследующих таблицах.

Таблица 1. Средние арифметические величин безусловного слюнного пищевого рефлекса у собаки Живчик

		Первые 30 секунд еды, отмечаемые по 5 секунд	Вторые 30 секунд еды, отмечаемые по 5 секунд
Без предшествования условного рефлекса		5—7, 5—9, 5—10, 5—11, 5—12	11, 75—10—10, 5—9, 75—9, 5—9, 75
Условный раздражитель предшествует безусловному и длится вместе с ним в течение 5 секунд	Величина условного рефлекса:	5—7, 75—8, 5—9—8, 5—9	8—8—7, 5—7, 5—7—6, 5
	От 0 до 10 делений		
	От 10 до 20 делений	8—10—11—11— 11—5—11	11—11—10—10, 5—10—9
	От 20 до 30 делений	10, 75—13, 5—14, 5—15—15—15	14—14, 5—14—12— 13—11, 5
Условный раздражитель предшествует безусловному и длится с ним в течение 45 секунд	От 30 до 40 делений	13—12—15—15— 15—15	15—15—14—14— 11—15
	Величина условного рефлекса:	5, 5—8—9—9—8—8	8—7, 5—8—6, 75—7, 5—7, 5
	От 0 до 10 делений		
	От 10 до 20 делений	6, 5—7—10—9, 5—9, 5—9	9—8, 5—8, 5—8— 7—7, 5
	От 20 до 30 делений	7—10—11—9—9—9	9—7—9—6—9—6

Внимательное рассмотрение таблиц позволяет сделать ряд интересных заключений.

Прежде всего замечается одна и та же важная закономерность, а именно: чем больше величина условного, тем больше величина безусловного рефлекса. Наряду с этим видна и другая деталь. Величина безусловного рефлекса, которому предшествует слабый условный раздражитель (от 0 до 10 делений), у одной из собак (Живчик) всегда меньше величины «чистого» безусловного, т. е. безусловного, не предшествуемого никаким условным. Величина безусловного, которому предшествует средний по силе условный раздражитель (от 10 до 20 делений), у той же собаки равна «чистому» безусловному. В случае же предшествования безусловному раздражителю сильных условных раздражителей (от 20 до 30 делений и от 30 до 40 делений) величина такого безусловного значительно больше «чистого» безусловного. Таким образом, величина безусловного пищевого рефлекса стоит в прямой пропорциональной зависимости от величины предшествующего ему условного рефлекса.

Кроме того, у одной из собак (Живчик) продление совместного действия условного раздражителя с безусловным явно и резко уменьшает величину последнего, сравниваемую с «чистым» безусловным. Этот любопытный факт, наблюдавшийся уже Яковлевой (11), интересно сопоставить с работами Майорова (10), показавшего, что удлинение времени совместного действия усиливает условный рефлекс.

Таковы основные результаты наших опытов. Надо лишь добавить, что, как видно из предыдущего, эти закономерности выражены у разных собак с разной отчетливостью, что, повидимому, зависит от типа нервной системы. Было бы интересно в будущем выяснить подробнее эту зависимость. Кроме того, мы подметили, что даже у тех собак, у

Таблица 2. Средние арифметические величин безусловного слюнного пищевого рефлекса у собак Буль

		Первые 30 секунд еды, отмечаемые по 5 секунд	Вторые 30 секунд еды, отмечаемые по 5 секунд
Без предшествования условного рефлекса		3—12—20—22— 33—37	40—40—40—44— 45—45
Условный раздражитель предшествует безусловному и заканчивается в момент начала безусловного	Величина условного рефлекса:	11—19—29—34— 41—47	32—70—52—44— 46—45
	От 0 до 10 делений		
	От 10 до 20 делений	16, 5—24—31— 36—40, 5—41	43—46—49—44— 41—40, 5
	От 20 до 30 делений	18—25—32—40 40—42	51—50—46—42— 48—36
	От 0 до 10 делений	12—22—27, 5—34, 5—38—37	41, 5—43, 5—51, 5—43, 5—44, 5—44
	От 10 до 20 делений	16—24, 5—30—37— 39—41, 5	42—45—41, 5—44— 41, 5—39, 5
	От 20 до 30 делений	21—27—35, 5—37, 5—43, 5—43	44, 5—45, 5—39, 5—41, 5—35, 5—34
Условный раздражитель предшествует безусловному и длится вместе с ним в течение 5 секунд	От 30 до 40 делений	22, 5—31—36, 5—40, 5—43—45, 5	45, 5—40, 5—45— 47, 47—48
	От 40 до 50 делений	24—38—39—44— 43—47	47—38—36—40, 5—44—42
	От 0 до 10 делений	10—21—31—33— 41—48	53—42—48—49— 51—38
Условный раздражитель предшествует безусловному и длится в течение 45 секунд	От 10 до 20 делений	16, 5—24, 5—31, 5—37—40, 5—41, 5	44, 5—45, 5—44, 5—46—40, 5—38, 5
	От 20 до 30 делений	21, 5—29—34—36— 42—43	45, 5—47—42—40— 38, 5—36, 5

которых вышеизложенные закономерности выступили вполне ясно, они установились не сразу, а через несколько недель работы. Эта деталь имеет, как нам кажется, немаловажное значение.

Дело заключается в следующем. Многие авторы нашли, что безусловный рефлекс после предшествующего ему условного уменьшен. Выходит, таким образом, что эти две деятельности стоят друг с другом в реципрокных отношениях, resp. что условный раздражитель тормозит безусловный. Но в таком случае трудно понять, как же осуществляется условная слюнная реакция, если по пути движения нервного импульса от коры к слюнной железе ему приходится пройти через блокированный торможением участок. Такое явление возможно только в течение первых опытов сочетания нового, пока еще индифферентного, раздражителя с безусловным. Эти реципрокные отношения, осуществляющиеся на основе внешнего торможения, наблюдали и мы, как только что упоминалось, в первые дни работы с новыми условными рефлексами.

Но когда условный рефлекс выработался, величина его дошла до максимума и временная связь проторилась вполне, происходит образование единого синтезированного функционального очага, работающего как единое целое. С этого момента отношения между условным и безусловным раздражителем делаются синергичными, как это и вид-

но по нашим опытам, так как теперь при действии выработанного условного раздражителя происходит его иррадиация по ранее установленным путям временной связи с безусловным рефлексом.

Эти результаты, хотя и противоречащие данным, опубликованным многими авторами, являются, по нашему мнению, более близкими к действительности еще и потому, что мы применяли особую методику учета безусловного слюноотделения. Все предшествовавшие исследователи регистрировали безусловный слюнный рефлекс валовым образом, т. е. или за все время еды (за $1\frac{1}{2}$ —2 минуты), или даже до остановки слюноотделения. Ясно, что при таком способе учета в очень сильной степени нивелируется влияние условного рефлекса. Поэтому мы учитывали безусловный слюнный рефлекс по 5 секунд, а при вышеприведенных расчетах принимали во внимание первые и вторые 30 секунд. Этот прием оправдал наши ожидания. Как видно из таблиц, вторые 30 секунд уже не отражают на себе влияния условного рефлекса, сосредоточивающегося только в течение первых 30 секунд.

В ы в о д ы

1. Предшествование сильного и средней силы условного пищевого раздражителя безусловному повышает величину последнего.
2. Предшествование слабого условного пищевого рефлекса безусловному понижает величину последнего.
3. Продолжение условного пищевого раздражителя во время действия безусловного влечет за собой уменьшение величины последнего.
4. В ряде случаев, зависящих, повидимому, от тонких вариаций и свойств, определяющих тип нервной системы, вышеустановленных закономерностей не отмечается.
5. Вышеустановленные зависимости между величиной условного и безусловного рефлекса устанавливаются не сразу, а вырабатываются постепенно.

ЛИТЕРАТУРА

1. Болдырев, Труды Об-ва русских врачей в СПб, 73, 1906. — 2. Перельцевейг, Материалы к учению об условных рефлексах. Дисс., СПб, 1897. — 3. Шмидт, Сборник «Высшая нервная деятельность», изд. Комакадемии, 1929. — 4. Воробьев и Линдберг, Труды Укр. психоневр. ин-та, 21, 1932. — 5. Фольборт, Труды Укр. психоневр. ин-та, 21, ДВОУ, 1932. — 6. Асратян, Доклады Академии наук СССР, 2, 1 и 2, 1934 и Физиол. журн. СССР, 17, 5, 1934. — 7. Петровский и Федоров, Физиол. журн. СССР, 17, 5, 1934. — 8. Петровский, Каз. мед. журн., 7, 1933. — 9. Павлова А. М., Физиол. журн. СССР, 18, 5, 1935. — 10. Майоров, Арх. биол. наук, XLII, в. 1—2, 1936. — 11. Яковлева, Тр. физиол. лаб. акад. Павлова, 6, в. 2, 1936. — 12. Купалов, Бюлл. ВИЭМ, 34, 1936. — 13. Федоров, III совещ. по физиол. проблемам, стр. 62, 1938. — 14. Майоров, Труды физиол. лабор. акад. Павлова, 8, 1938. — 15. Строганов, Тр. физиол. лабор. акад. Павлова, 9, 1939.

WEITERE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN DEN WERTEN DES BEDINGTEN UND DES UNBEDINGTEN NAHRUNGSREFLEXES

N. A. Podkopajew

Aus dem Physiologischen I. P. Pawlow-Institut (Dir.: Akadem. L. A. Orbeli) der Akademie der Wissenschaften der UdSSR

1. Geht dem unbedingten Nahrungsreiz ein starker oder mittelstarker bedingter Reiz voraus, so wird die Grösse des unbedingten Reflexes gesteigert.
 2. Vorausschicken eines schwachen bedingten Reizes vermindert die Grösse des unbedingten Reflexes.
 3. Fortdauern des bedingten Reizes während des Einwirkens des unbedingten Nahrungsreizes führt zur Abnahme des durch letzteren ausgelösten Reflexes.
 4. In manchen Fällen, die offenbar von feinen Verschiedenheiten in den Eigenschaften abhängen, die den Typ des Nervensystems bedingen lassen sich die beschriebenen Gesetzmässigkeiten nicht nachweisen.
 5. Die erörterten Beziehungen zwischen den Werten des bedingten und des unbedingten Reflexes stellen sich nicht von Anfang an ein, sondern sie bilden sich allmählich aus.
-

ОБЩИЕ ЯВЛЕНИЯ, ВОЗНИКАЮЩИЕ ПРИ МЕХАНИЧЕСКОМ ПОВРЕЖДЕНИИ ГОЛОВНОГО МОЗГА СОБАК

Д. А. Бирюков

Из кафедры физиологии (зав.—
проф. Д. А. Бирюков) Воронежского
медицинского института

Поступила в редакцию 22.IV.1940 г.

Иван Петрович Павлов еще в 1909 г. поднял вопрос о тех общих явлениях, которые непосредственно сопровождают механическую травму больших полушарий головного мозга. Он указал, что в связи с последней возникает независимо от места повреждения состояние общего угнетения деятельности всей массы больших полушарий. Этим самым Павлов затронул общую проблему шока центральной нервной системы.

Первоначальное состояние угнетения, длящееся различный срок (самое большее несколько недель), сменяется, как указывал Павлов, последующим длительным (на месяцы) возбуждением больших полушарий. В этом нужно было видеть проявление влияний уже другого порядка, связанных с воспалительными реакциями мозговой ткани, образованием рубца и т. п.

Павловым была намечена, по существу говоря, и программа дальнейших исследований по указанному вопросу. Так, он, считая сравнительно ясной природу возникающего угнетения, вместе с тем подчеркивал, что неизвестно, как далеко распространяется и как долго длится такое состояние. Эти вопросы мы и наметили себе для изучения.

В последнее время в работах Рожанского и его учеников был произведен анализ тех последствий, которые возникают при нанесении механического повреждения в области промежуточного мозга. Это дало возможность сделать ряд интересных заключений по вопросу о соотношении возбуждения и торможения в центральной нервной системе, о механизмах различных форм условнорефлекторной деятельности и т. д. Подобные исследования для больших полушарий почти не производились.

Исследования в нашей лаборатории были проведены по изучению изменений условнорефлекторной, секреторной и двигательной деятельности, наблюдаемых непосредственно вслед за механическим повреждением коры головного мозга (как известно, в опытах с экстирпациями обычно выжидали в среднем до 10 дней, пока минует стадия угнетения).

Второй особенностью этих опытов было то, что повреждение наносилось с целью выяснить влияние травмы как таковой; в «немых» зонах коры наблюдение велось за рефлексам нескольких соседних анализаторов. С этой же целью отдельно наносилась иглой травма промежуточного мозга, контролируемая рентгеном и последующим гистологическим исследованием. Полученные результаты представляют итог наблюдений произведенных после десяти подобных операций (Астахова).

Наблюдения, начинавшиеся вслед за операцией, продолжались затем до 2 месяцев. Этот срок был выбран потому, что, по имеющимся данным, в условиях экспериментов, подобных нашим, в течение 30 примерно дней заканчивается формирование мозгового рубца (Гейманович и Хаерт).

Другие опыты имели задачей в острых условиях с помощью методики регистрации кровяного давления пружинным манометром проследить за состоянием сердечно-сосудистых рефлекторных реакций у собак при аналогичных повреждениях головного мозга (Михновская).

Дополнительный анализ методом кокаинового выключения участков коры позволяет окончательно дифференцировать последствия травмы как таковой от явлений выпадения функций изучаемых участков коры.

Наконец, к этому же ряду наблюдений примыкают результаты исследований, проводившихся по изучению условнорефлекторной деятельности у собак, переживавших состояние «мнимой смерти» в результате острого обескровливания и «оживлявшихся» затем по методу Брюхоненко. Под опытом было пять собак, наблюдение велось за секреторными и двигательными условными рефлексам. Длительность нахождения в состоянии «мнимой смерти» достигала 15 минут, наименьший же срок ее равнялся 8 минутам (Федотов).

Оставляя до момента опубликования авторами непосредственные выводы из их наблюдений, я останавлиюсь здесь лишь на тех общих положениях, которые позволяют обосновать затронутую тему.

В опытах с повреждением коры достаточно выяснилось, что, несмотря даже на намеренную «легкость» травмы и наряду с совершенно неизменным общим поведением животного, в условнорефлекторной деятельности его происходили определенные изменения, которые длились значительный срок и которые выражались в следующем. Условные рефлексы анализатора, ближайшего к травме (светового), уменьшились на срок до 17 дней при сохранении в общем величин рефлексов звукового анализатора. Звуковые дифференцировки нарушались на срок до 10 дней. Двигательные условные рефлексы нарушались на более длительный срок, так как даже звуковые двигательные рефлексы исчезали на несколько дней полностью.

При нанесении травмы в подкорковых областях, несмотря на заметные и подчас тяжелые общие явления, секреторные условные рефлексы сохранялись. Они лишь несколько уменьшались (в одном случае они даже значительно увеличились). Дифференцировки оставались устойчивыми. Это можно было констатировать у одной собаки даже за несколько часов до смерти, наступившей через 31 день после операции в результате сильного судорожного припадка. Иные результаты, полученные при разрушении таламической области целиком (Дерябин), объясняются другими условиями эксперимента.

Двигательные условные рефлексы при аналогичных повреждениях, по данным Астаховой, сильно угнетались.

Результаты исследований рефлекторных сердечно-сосудистых реакций при механическом повреждении коры головного мозга показали, что в 93% случаев рефлекторная деятельность после травмы изменялась. Средняя величина кровяного давления оставалась устойчивой, но прессорные и депрессорные рефлекторные реакции, получаемые при раздражении центростремительных нервов, в подавляющем большинстве случаев изменялись. Несколько меньше половины случаев давало изменение знака реакции на обратный (вместо прессорного рефлекса — депрессорный). В остальных случаях получалось усиление или ослабление рефлекторных реакций. Анализ кимограмм показывает, что изменения в основном наступали за счет сосудистых реакций. Специальные опыты с изменением месторасположения травмы показали, что это особое значение для результатов не имело.

В опытах Федотова чрезвычайно интересным является основной факт, показывающий, что через короткое время (на вторые сутки) после «оживления» условнорефлекторная деятельность собак проявляется в полной мере. Остается она на достаточной высоте и в течение длительного последующего наблюдения. Это касается как общих величин условных рефлексов, так и дифференцировок.

Для полной оценки влияния травмы больших полушарий на их функцию необходим еще учет многих моментов; из них важнейшими являются сила повреждения и фактор времени, т. е. динамика развития самих изменений.

Не решая вопроса о значении силы повреждения в деталях, приходится признать, что оно имеет существенное значение.

Что касается динамики изменений, мы сосредоточили внимание пока на непосредственном воздействии травмы. Несомненно, что разыгрывающиеся вслед за нанесением травмы реактивные явления вплоть до образования рубца имеют значение для протекания процессов в центральной нервной системе. Отношения здесь возникают крайне сложные, изучение которых представляет самостоятельный и большой интерес. Часть этого вопроса осветил И. П. Павлов, останавливаясь неоднократно на значении рубца для течения условнорефлекторной деятельности. Мы затронем здесь лишь некоторые вопросы, всплывшие в наших исследованиях.

Так, мы имели возможность наблюдать на нескольких собаках состояние безусловных слюнных рефлексов после повреждения участков больших полушарий. Средняя величина рефлексов после травмы оставалась в основном устойчивой; однако, если животное подвергалось динамическому испытанию (исследование степени нарастания величины рефлексов при усилении раздражения), результаты травмы отчетливо проявлялись. Это сказывалось в своеобразной безудержности нарастания рефлексов по сравнению с их состоянием у этих же собак до нанесения травмы. Обращала также на себя внимание заметная неустойчивость величины рефлекса с резкими колебаниями цифр даже в течение одного опытного дня.

Эти особенности реакций проявлялись и в стадии «хронического влияния» травмы. Следует всегда иметь в виду, что в период, когда животное признается уже вполне оправившимся, часто вопрос заключается в том, чтобы найти способ обнаружения фактической дефектности функций центральной нервной системы.

Сюда следует отнести, например, результаты воздействия на нервную систему животных, подвергавшихся мозговой травме, различных ядов (Снесарев, Случевский, Wortis и др.). Во всех случаях была получена большая или специфическая реактивность животных.

Мы имели возможность наблюдать наличие «вращательного феномена» у животных после повреждения больших полушарий. С течением времени эти нарушения сглаживались и животное начинало ходить прямо. Однако достаточно было внести какое-либо резкое изменение в текущее состояние центральной нервной системы (например, нанести болевое раздражение), как вращательный феномен проявлялся с новой силой. Указанное в какой-то степени приближается по существу к феномену «второго удара» по Сперанскому и реперкуссивным явлениям, привлекающим в последнее время внимание клиницистов.

Повидимому, к числу этого же рода последствий своеобразного «истощения» нервной деятельности относится наблюдавшийся нами факт чрезвычайной изменчивости порога кожной возбудимости у собак, имеющих травму полушарий мозга. Периодически кожная чувствительность обострялась до крайних пределов, когда малейшее прикосновение к поверхности тела вызывало бурную реакцию со стороны животного. Это состояние чередовалось с состояниями, когда собаку можно было свободно подвешивать за кожные складки, причем она оставалась совершенно спокойной. Подобные явления наблюдались и другими авторами (Бабкин).

Повидимому, сюда же следует отнести и некоторые общие нарушения поведенческих реакций, проявлявшиеся периодически резким изменением характера реакции на экспериментальную процедуру или на самого экспериментатора. Иной раз дело доходило до того, что нельзя было вследствие резкого сопротивления животного наклеить ему воронку для собирания слюны, поставить в станок и т. д., причем животное вело себя очень агрессивно. Если подобные изменения не носили постоянного характера или даже отсутствовали у некоторых животных, то вызвать их у таких собак было весьма легко.

Асратян на своем материале, охватывающем большое количество декортицированных по его методу собак, не наблюдал подобных изменений.

Однако наши наблюдения не являются одиночными, и в литературе имеются указания на сходные явления (Бабкин).

Описана «экспериментальная ярость» — состояние, наступавшее у кошек после удаления коры головного мозга (Кеннон и Бриттон). Аффективные проявления у кошек после удаления различных частей полушарий наблюдались, как указывает Панкратов, Федоровым и Дерибиным.

Наконец, отмечены внезапные приступы ярости у собак, оперированных на спинном мозгу (Шеррингтон).

Можно, конечно, думать, что в этих условиях освобождается от тормозящих влияний коры (Rioch и Rosenblueth) диэнцефалический центр аффективности (Bard). Однако факт периодического наступления аффективных состояний, я думаю, противоречит этому и скорее свидетельствует о влиянии травмы как таковой, тем более, что Шеррингтон видел такие же внезапные приступы ярости у своих собак, оперированных на спинном мозгу. Из сопоставления же наблюдений Бабкина, разрушавшего лобные доли, и наших, когда разрушались другие части коры, видно, что поставить эти изменения реакций животного в связь с выпадением какой-либо определенной функции коры нельзя, и речь должна идти о последствиях именно травмы как таковой.

К явлениям, подобным вышеизложенному, следует отнести изменения аппетита. У животных проявлялась прожорливость и крайняя неразборчивость в пище. Они поедали сырое собачье мясо (что несвойственно нормальным животным, как указывал еще Шеррингтон), кал, цельных лягушек. При вскрытии одной из собак мы обнаружили в желудке даже части ременного ошейника и довольно значительный кусок веревки.

На крайнюю прожорливость оперированных на мозгу щенят указывали Баяндров и Иванова.

Обсуждение результатов

О природе шокового состояния впервые высказался Goltz, который считал, что в основе угнетения рефлекторной деятельности лежат тормозные влияния, вызываемые травмой.

По его мнению, травматическое повреждение с последующими воспалительными и реактивными явлениями действует как раздражение, вызывающее торможение, тем самым понижая рефлекторную деятельность. Сходные взгляды высказывал И. П. Павлов, считая угнетение результатом сильного раздражения, причиняемого травмой. В новейшее время к этому положению примкнул Рожацкий, неоднократно указывавший в своих работах, касающихся механического повреждения промежуточного мозга, на возникающие явления «травматического торможения», распространяющиеся широко при разрушении даже очень ограниченных участков.

При объяснении этих результатов было высказано предположение, что причиной угнетения рефлексов в этом случае является возбужде-

ние нейропилия, имеющее место при механическом воздействии на центральную нервную систему (Беритов).

Шеррингтон не согласился с точкой зрения Goltz, считая, что природа спинального шока не имеет характера торможения. Им были приведены довольно существенные возражения относительно теории шокowego торможения и высказан другой взгляд, поддержанный впоследствии Liddell, а в новейшее время Foulton. Сущность этого взгляда заключается в том, что «рефлекторное угнетение при спинальном шоке зависит от внезапного прекращения непрерывного возбуждения, которое нормально имеет место со стороны вышележащих частей нервной системы».

Соответственно этому неполные перерезки спинного мозга кошек, производимые в разных квадрантах, в некоторых случаях при сохранении вестибуло-спинального пучка, как наблюдали это Foulton, Liddell и Riach, не приводили к шоку.

У приматов при разрушении коры или пирамидных путей возникают признаки шока (McCouch, Foulton).

Таким образом, эти факты поддерживают взгляд, что для возникновения шока необходимо нарушение пути для передачи определенных центральных стимуляций. Следует заметить, что еще Введенский в 1897 г. указывал по поводу угнетения деятельности продолговатого мозга при уколе Flourens, что причиной его нужно считать не разрушение какого-либо центра, а явления шока от раздражения межцентральных путей.

Наши исследования не дают полной картины функциональных изменений, которые имеют место при механической травме больших полушарий. Но во всяком случае они убедительно показывают, что в очаге травмы и близ него отчетливо проявляется состояние торможения. Это особенно подтверждается тем, что в условиях наших опытов ограниченные повреждения вызывали торможение лишь одной группы условных рефлексов, сохраняя остальную массу полушарий в состоянии скорей повышенной возбудимости.

Таким образом, нужно признать совершенно правильным мнение Рожанского о том что Гольц в споре с Шеррингтоном о сущности шока был прав.

Повидимому, наиболее простой схемой для предположения о сущности наступающих изменений является представление о параллелизме возбуждения и угнетения, являющихся выражением местного изменения при раздражении.

Особенности этого параллелизма для коры выражаются в том, что влияние возбуждения из любой точки коры на всякую другую передается как двойное влияние возбуждения и угнетения (Рожанский).

Если допущение иррадиации помогает вскрыть причины угнетения рефлексов, ближайших к очагу повреждения, то указанное выше представление может объяснить нарушение дифференцировок при сохранении других условных рефлексов.

Таким образом, если территориальное распространение влияния самого повреждения сравнительно ограничено, влияние в виде функционального вмешательства в общую деятельность полушарий распространяется довольно широко и на продолжительный срок дезорганизует протекание корковых физиологических процессов. Это касается не только полушарий, но захватывает также функции мозгового ствола, что вытекает из факта изменений сосудистых рефлекторных реакций.

Несомненно, что причиной указанного является наличие именно травмы в коре. Роль общего травмирования может быть отдифференци-

рована путем сравнения результатов операции на коре с результатами, которые были получены при нарушении подкорки. В этих последних случаях характер изменений больше касался величины рефлексов, не затрагивая протекания в коре соотношения возбуждения и торможения (сохранность дифференцировок). Возможная роль фактора кровоснабжения [имеются тенденции результаты наблюдаемых функциональных нарушений объяснять кровопотерей при травмировании (Frisch и Hoff)] может быть отдифференцирована результатами опытов с «оживлением» собак после обескровливания. В последнем случае условнорефлекторная деятельность оставалась неизменной.

Анализ изменений в поведении животных, когда животное, как обычно указывают, вполне «оправилось от операции», показывает, что все же в его нервной деятельности остаются значительные и, повидимому, непоправимые дефекты.

В одних случаях они отчетливо видны при внимательном наблюдении, в других они легко проявляются при соответствующей провокации.

Вопрос о подобном воздействии образующегося мозгового рубца уже поднимался, в частности, Павловым, однако речь шла обычно об изменениях условнорефлекторной деятельности или об общем состоянии животного. Очевидно, этот путь недостаточен. Дело в том, что условный рефлекс, несмотря на неоднократно доказанную тонкость его как индикатора, именно в этих случаях оказывается не вполне достаточным. Едва только проходит острая стадия влияния травмы, восстановительная способность центральной нервной системы как раз в отношении условных рефлексов достигает большого совершенства. Это собственно и объясняет, почему многие работники павловской школы, приступая к опытам не ранее чем через 10 дней после операции, имели дело с легко восстанавливающейся условнорефлекторной деятельностью и не могли наблюдать тех изменений, которые были установлены нами в условиях непосредственных наблюдений (Астахова).

Более того, пластичность, устойчивость условных рефлексов так высока, что даже при ступорозном состоянии животного в результате разрушения зрительного бугра они все же отчетливо проявляются (Анохин). Это же по существу видали и мы в наших опытах с нанесением травмы в области промежуточного мозга и у собак, «оживленных» после смертельного кровопускания.

Представляет особый вопрос, почему в этих условиях слюнные рефлексы так устойчивы, в то время как состояние их при голодании (Розенталь, Зубенко, Бабский и др.), старости (Андреев, Подкопаев, Павлова), гормональных нарушениях (Вальков, Майоров, Прибыткова и др.) оказывалось в той или иной степени нарушенным. Так или иначе, но возникает сомнение, достаточны ли обычные наблюдения над условными рефлексами, чтобы выявить всю полноту отдаленных последствий травмы центральной нервной системы.

В ы в о д ы

1. Обширное механическое повреждение полушарий большого мозга собак вызывает преходящее угнетение деятельности нижележащих отделов нервной системы, имеющее все признаки шока.

2. При ограниченном механическом повреждении коры головного мозга на месте травмы возникает очаг торможения. Ближайшие к травме участки коры оказываются также заторможенными.

3. Травматическое торможение, возникающее в коре головного мозга, влияет на деятельность мозгового ствола.

4. Очаг травматического торможения в коре головного мозга нарушает в остальной массе полушарий соотношение процессов возбуждения и торможения в сторону преобладания процессов возбуждения.

5. Изменения в функциональном состоянии коры головного мозга, вызванные непосредственным влиянием ограниченной травмы, сглаживаются через 10—17 дней.

6. Последующая стадия отдаленных влияний травмы проявляется главным образом в общем необратимом ослаблении (истощении) деятельности больших полушарий, особенно легко обнаруживающихся при соответственных функциональных нагрузках.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анохин, Физиологич. журн. СССР, XVI, 5, 766, 1933. — 2. Анохин, Отчет ВИАМ, стр. 223, 1939. — 3. Асратян, Физиологич. журн. СССР, 24, 1—2, 1938. — 4. Астахова, Рукопись. — 5. Бабкин, Изв. Воен.-мед. акад., 19, 1—2, 1909. — 6. Беритов, Индивид. прибор. деятельн. центральной нервной системы, стр. 93, 1932. — 7. Беритов, Общая физиология мышечной и нервной деятельности, стр. 376, 1937. — 8. Бенькович, Биохимический журнал, 14, 3, 439, 1939. — 9. Бирюков, Тр. Об-ва русск. физиол., 5, 1931. — 10. Бирюков, Тр. VII Кавк. съезда физиол., Ростов-Дон, стр. 43, 1937. — 11. Введенский Н. Е., Примечания к учебн. Фредерик и Ньюэль, стр. 219, 1897. — 12. Гейманович и Хае, Тр. 2-й сессии нейрохир., стр. 49, 1938. — 13. Громов, Клин. мед., 13—14, 1933. — 14. Городисская и Симак, Сб., посвящ. 30-летию деятельности акад. Палладина, Киев, стр. 174, 1936. — 15. Дерябин, III совещ. по физиол. проблемам, стр. 47, 1938. — 16. Дерябин, Цитир. по Панкратову. — 17. Лихновская, Рукопись. — 18. Омороков, Невропатол. и психиатр., 7, 10, 1938. — 19. Омороков, II Всесоюз. съезд невропат., стр. 196, 1937. — 20. Павлов, Тр. Об-ва русских врачей, апрель—декабрь, 1910. — 21. Павлов, Лекц. о работе больш. полушар. головного мозга. — 22. Павлов, Двадцатилетний опыт, стр. 222, 1938. — 23. Рожанский, Совещ. по высш. нервн. деятельности к 1-й годовщине смерти Павлова, стр. 13, 1937. — 24. Рожанский, V Совещ. по физиол. проблем., стр. 73, 1939. — 25. Рожанский, Физиологич. журн. СССР, 19, 1, 289, 1938. — 26. Рожанский, III Совещ. по физиол. проблемам, стр. 83, 1938. — 27. Рожанский, Тр. VII Всесоюз. съезда физиол., стр. 143, 1937. — 28. Рожанский, Тезисы доклада в Физиол. об-ве, Ростов-Дон, 1937. — 29. Разенков, Тр. физиол. лабор. Павлова, I, 2—3, 93, 1932. — 30. Снесарев, Невропат. и псих., 8, 9—10, 1939. — 31. Случевский, Тр. II Всесоюз. съезда невропатол., стр. 279, 1937. — 32. Федотов Т., Рукопись. — 33. Шеррингтон, Интегративн. деятельн. нерв. сист., лекция 7-я, Биомедгиз, 1935. — 34. Икоб, Маринеско, Цит. по Вишневской, Арх. биол. наук, XLII, 1, 1938. — 35. Bard, Amer. Journ. Physiol., 84, 490, 1928. — 36. Edinger, цитир. по Клоссовскому «Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы», 3-й сборн.—стр. 326, 1929. — 37. Kennard, Amer. Journ. Physiol., 115, 1, p. 138, 1936. — 38. Liddell, см. Foulton. — 39. McCouch, Amer. Journ. Physiol., 71, 137, 1924. — 40. Riocha. Rosenblueth, Amer. Journ. Physiol., 113, 110, 1935, цитир. по рефер. в журнале «Невропатол., психиатр. и психол.», 5, 878, 1936. — 41. Frisch u. Hoff, Zeitschr. ges. exp. Med., 100, 3, 335, 1937, по У. М. Ж., 21, 3, 1938, 408. — 42. Foulton, Physiology of the nervous system, Oxf. Univ. press, 1938. — 43. Wortos u. Werren, Arch. Surg., 25, 529, 1932, по У. М. Ж., 12, 4, 1933. — 44. Whytt, Holl, Goltz, цит. по Шеррингтону.

GENERAL PHENOMENA ARISING UPON MECHANICAL INJURY TO THE BRAIN IN THE DOG

D. A. Birukov

Chair of Physiology (Head — Prof.
D. A. Birukov) of the Medical Institute,
Voronezh

1. Extensive mechanical injury inflicted on the cerebral hemispheres of the dog results in a temporary inhibition of activity of the lower levels of the nervous system, similar in all respects to shock.

2. Circumscribed mechanical damage of the cortex produces a local focus of inhibition at the site of the injury. The adjacent regions of the cortex are likewise inhibited.

3. The traumatic inhibition arising in the cerebral cortex affects the activity of the brain stem.

4. The focus of traumatic inhibition in the cerebral cortex produces in the remaining bulk of the hemispheres a disturbance of the relations between the processes of excitation and inhibition, so that excitation becomes predominant.

5. The alterations of the functional condition of the cerebral cortex caused by the immediate influence of circumscribed injury recede after 10—17 days.

6. The remote after-effect of the injury is manifested chiefly in a general irreversible weakening (exhaustion) of the activity of the hemispheres, most easily detectable by inflicting appropriate functional tasks.

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ОБРАЗОВАНИЯ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ РОТОВЫХ ДВИЖЕНИЙ

Р. Б. Гарибьян

Из кафедры физиологии человека (зав. — доц. Р. Б. Гарибьян) Ростовского педагогического института

Поступила в редакцию 31.V.1940 г.

Трудности, связанные с применением двигательных реакций для исследования функций центральной нервной системы, были в значительной степени преодолены предложением метода регистрации ротовых движений, апробированного в настоящее время работами ряда исследователей (Гарибьян, Дородницына, Лагутина, Мучман, Бреева).

Методика регистрации ротовых движений оказалась чувствительным показателем отношений в центральной нервной системе и вместе с тем удовлетворяла требованиям И. П. Павлова относительно простоты, естественности и легкой измеримости.

По общему характеру кривых ротовых движений и по ритму последних возможно настолько четкое разделение реакций животного на пищевые и оборонительные, что мы считали себя вправе говорить о биологической специфичности двигательных проявлений этих реакций, выражающейся в постоянстве ритма и «типа» ротовых движений.

Казалось естественным предположение, что и в условных пищевых и оборонительных реакциях, так же как и в безусловных, может сохраниться различие в «типе» и ритме ротовых движений.

Если бы, кроме того, оказалось, что не только тип (пищевой или оборонительный) условного рефлекса может быть определен, но и величина условного рефлекса может быть измерена количеством ротовых движений, то метод регистрации последних мог бы применяться самостоятельно и параллельно с секреторным методом при изучении высшей нервной деятельности животных.

На двух собаках (Пирате и Джеке) мы вырабатывали совпадающие условные рефлексy — пищевой на метроном 120 и оборонительный на светящийся круг и дифференцировки на метроном 60 и светящийся крест.

В качестве безусловных раздражителей мы пользовались молоком и 0,3% раствором HCl. Собаки впервые ставились в работу с условными рефлексами. От влияния посторонних раздражителей собаки относительно удовлетворительно защищены.

Материал, полученный нами, обнаружил некоторые особенности образования условных ротовых движений.

В таблице приведены данные относительно скорости образования условных рефлексy слюноотделения и ротовых движений.

Как видно из таблицы, условный пищевой рефлекс слюноотделения у обеих собак образуется достаточно легко. На 17-м и 20-м сочетаниях они появляются впервые и после 26-го и 30-го сочетания становятся достаточно прочными в том смысле, что они постоянно вызываются условными раздражителями¹. Условный пищевой рефлекс ротовых

¹ «Прочность» здесь понимается нами не как постоянство величины условного рефлекса, как это принято в школе И. П. Павлова, а как постоянство наличия условного рефлекса.

**Скорости образования условных пищевых и оборонительных
рефлексов слюноотделения и ротовых движений**

С о б а к а	Пищевой рефлекс				Оборонительный рефлекс			
	слюноотделе- ния		ротовых движений		слюноотделе- ния		ротовых движений	
	образовался; № сочетания	стал прочным; № сочетания	образовался; № сочетания	стал прочным; № сочетания	образовался; № сочетания	стал прочным; № сочетания	образовался; № сочетания	стал прочным; № сочетания
Пират	17	26	73	120?	4	4	4	8
Джек	20	30	25	120?	8	8	8	15

движений у собаки Джека обнаруживается впервые также относительно быстро — на 25-м сочетании. У собаки Пирата рефлекс ротовых движений появляется впервые лишь на 73-м сочетании, значительно запаздывая по сравнению с рефлексом слюноотделения.

Однако сделать условные рефлексы ротовых движений прочными не удастся.

Так, у собаки Джека рефлекс ротовых движений, проявившийся впервые на 35-м сочетании, затем в течение десятков сочетаний лишь изредка обнаруживался. Некоторую прочность рефлекса мы стали отмечать лишь после 120-го сочетания, однако прочность эта чрезвычайно относительна, так как рефлекс почти постоянно обнаруживался только при первом применении условного раздражителя в каждый день опыта и крайне редко или вовсе не обнаруживался к концу опыта. Такую же картину, только несколько менее резко выраженную, можно было констатировать и в опытах на собаке Пирате.

Что касается условных оборонительных рефлексов, то таблица ясно показывает, что, во-первых, они образуются значительно легче, чем условные пищевые рефлексы; во-вторых, рефлекс слюноотделения и рефлекс ротовых движений впервые обнаруживаются одновременно уже на 4-м сочетании у одной собаки и на 8-м — у другой; в-третьих, в то время как рефлекс слюноотделения обнаруживается на каждое последующее сочетание, в рефлексе ротовых движений обнаруживается описанная для пищевых рефлексов картина, при которой то получается условный рефлекс, то его нет.

Однако между пищевыми и оборонительными условными рефлексами ротовых движений в этом отношении имеется существенное различие, так как оборонительные рефлексы значительно реже выпадают.

Недостаточная прочность условных ротовых движений особенно хорошо обнаруживается после перерывов (даже кратковременных) в работе с собаками. Получается впечатление, что каждую шестидневку (после однодневного перерыва) образование условных рефлексов производится вновь, только в значительно более укороченный срок, чем в начале работы. Мы затрудняемся объяснить, почему образование условных пищевых рефлексов происходит труднее и почему они оказываются менее прочными, чем условные оборонительные. Очевидно, имеет значение сила безусловного раздражителя, на базе которого образован условный рефлекс. Известно в этом отношении, что молоко при защечном введении дает у некоторых собак незначительное слюно-

Джек. Протокол опыта

Раздражитель	Условный рефлекс ротовых движений	Примечания
Светящийся круг (положительный раздражитель)	Есть рефлекс	Подкрепляется
То же	» »	»
Светящийся крест (дифференцируемый раздражитель)	» »	Не подкрепляется
Светящийся круг	» »	Подкрепляется
» крест	» »	Не подкрепляется
» »	Нет рефлекса	» »
» »	» »	» »
» круг	Есть рефлекс	Подкрепляется
» крест	» »	Не подкрепляется

отделение, в то время как соляная кислота обычно у всех собак вызывает обильное отделение слюны.

Значение силы условного раздражителя в нашем случае отпадает, так как пищевой условный рефлекс у обеих собак был образован на звуковом (более сильном), а оборонительный — на световом (более слабым) раздражителе.

Известное правило, по которому каждый следующий условный рефлекс образуется легче, чем первый, также теряет свое значение для толкования полученного нами результата, так как у собаки Джека первым образовывался пищевой, а у собаки Пирата — оборонительный рефлекс. Тем не менее у обеих собак последний рефлекс образовывался раньше и обнаруживал большую прочность, чем условный пищевой рефлекс.

Нам казалось, что трудность образования условных рефлексов ротовых движений может быть обусловлена тормозным влиянием элементов «снаряжения»: узды, которая надевается на морду собаки для регистрации движения челюстей, и щечной трубки.

Однако визуальное наблюдение над собаками без узды и без щечной трубки обнаружило все указанные особенности условных ротовых реакций.

В связи с чрезвычайно малой прочностью образованных условных рефлексов попытка образования прочной дифференцировки оказалась неудачной. Полная дифференцировка четко проявлялась лишь изредка, когда дифференцируемый раздражитель действовал повторно.

Однако и при этих условиях полученная дифференцировка тотчас нарушалась, если дифференцируемый раздражитель повторялся после условного положительного раздражителя.

Протоколы опытов, приводимые нами ниже, обнаруживают это обстоятельство с очевидностью.

Следует отметить также, что любое внешнее раздражение независимо от силы его легко разрушало дифференцировку.

Предположение о возможности количественного учета условных рефлексов ротовых движений также не нашло подтверждения в нашем материале. Различие в общем характере условных пищевых и оборонительных рефлексов ротовых движений обнаруживается, хотя и с меньшей четкостью, чем в безусловных реакциях.

Ниже представлены две кривые, показывающие достаточно резкое различие, встречающееся, однако, далеко не во всех случаях условных ротовых движений (рис. 1 и 2).

В условных пищевых ротовых движениях мы отмечаем то же постоянство «размахов» движений, что и в безусловных, между тем как в условных оборонительных отмечается неравномерность и непостоянство величины размахов.

Толкование различия в общем характере кривых пищевых и оборонительных реакций достаточно подробно нами изложено в предыдущей работе.

Что же касается ритма ротовых движений, то нам не удалось отметить какую-либо правильность. Количество ротовых движений и в условных пищевых, и в условных оборонительных получалось самое различное.

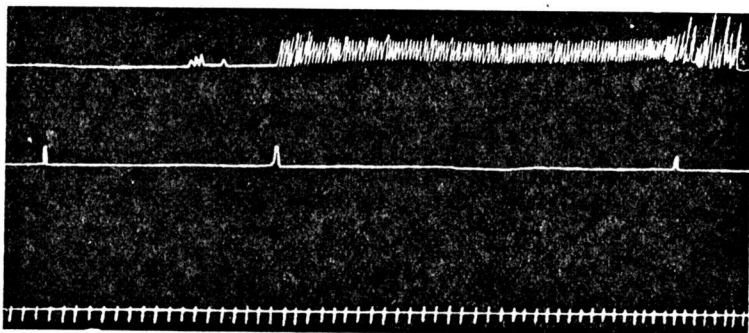


Рис. 1. Условные пищевые ротовые движения. Вверху — запись ротовых движений, ниже — отметка раздражения, еще ниже — отметка времени

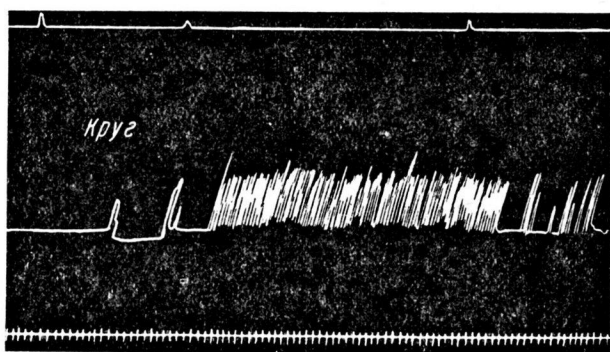


Рис. 2. Условные оборонительные ротовые движения. Вверху — отметка раздражения, ниже — запись ротовых движений, еще ниже — отметка времени

Ниже приводим две кривые, которые получены в опыте на собаке Джеке (рис. 3 и 4).

Оба случая представляют запись условных ротовых оборонительных движений, полученных в одних и тех же условиях. Однако мы отмечаем в первом случае 49 движений за 30 секунд, а во втором только 18 за то же время.

В предыдущей работе мы отмечали, что и в безусловных оборонительных реакциях количество ротовых движений непостоянно. Однако, что касается безусловных реакций, мы в каждом случае уменьшения количества ротовых движений могли отметить то или иное тормозное

влияние. В условных же реакциях это непостоянство количества связано, повидимому, с непрочностью самого условного рефлекса ротовых движений. Это соображение подтверждается тем обстоятельством, что непостоянство в количестве условных ротовых движений мы обнаруживаем и в условных пищевых рефлексах. Между тем известно, что в безусловных пищевых реакциях количество ротовых движений представляет постоянную величину.

В ы в о д ы

1. Образованы условные пищевые и оборонительные рефлексы ротовых движений.
2. Условные пищевые рефлексы ротовых движений образуются с трудом; условные же оборонительные легко.

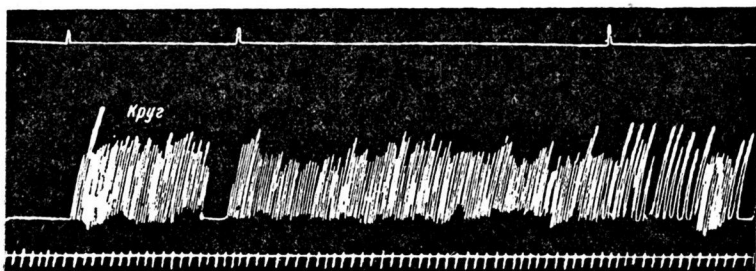


Рис. 3. Условные оборонительные ротовые движения. Вверху — оборонительные ротовые движения, ниже — запись ротовых движений, еще ниже — отметка времени

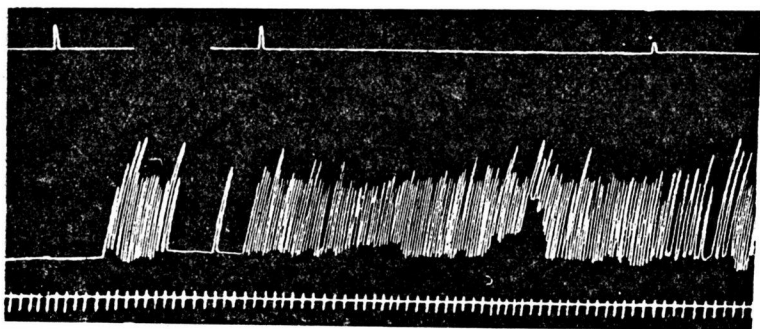


Рис. 4. Условные оборонительные ротовые движения. Вверху — отметка раздражения, ниже — запись ротовых движений, еще ниже — отметка времени

3. Оба вида условных рефлексов ротовых движений непрочны и легко разрушаются; образование дифференцировки удается лишь с трудом.

4. По общему характеру различать условные пищевые и оборонительные ротовые движения значительно труднее, чем безусловные.

5. Возможность количественного учета ротовых движений в целях различения условных пищевых и оборонительных реакций и в целях определения величины последних исключается.

6. Метод регистрации ротовых движений при изучении условных рефлексов не имеет преимуществ перед другими двигательными методами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Г а р и б ъ я н Р. Б., О пищевых и оборонительных секреторных и двигательных реакциях у собаки, 1939. — 2. Д о р о д н и ц ы н а А. А., Физиол. ж. СССР, XXV, 1, 1938. — 3. Н. И. Л а г у т и н а, П. М у ч м а н, Е. И. Б р е е в а (неопубликованные данные).

EINIGE BESONDERHEITEN DER AUSBILDUNG BEDINGTER
MUNDBEWEGUNGS-REFLEXE

R. B. Garibjan

Vom Lehrstuhl f. Physiologie des
Menschen (Vorst.: Doz. R. B. Garibjan)
des Pädagogischen Instituts, Rostow
a/Don

1. Es wurden bedingte Nahrungs- und Abwehrreflexe der Mundbewegung ausgebildet.
 2. Bedingte Mundbewegungs-Reflexe auf Nahrungsreize lassen sich schwer ausbilden; die entsprechenden bedingten Abwehrreflexe dagegen leicht.
 3. Beide Arten von bedingten Mundbewegungs-Reflexen sind unbeständig und werden leicht zerstört; es gelingt nur mit Mühe Differenzierungen auszubilden.
 4. Ihrem Charakter nach lassen sich die bedingten Ernährungs- und Abwehr-Mundbewegungen viel schwerer unterscheiden als die unbedingten.
 5. Es gelingt nicht, die Mundbewegungen zwecks Unterscheidung der bedingten Nahrungs- und Abwehrreflexe und der Beurteilung ihrer Werte quantitativ abzuschätzen.
 6. Die Methode der Registrierung der Mundbewegungen bietet für die Untersuchung bedingter Reflexe keinen Vorteil gegenüber anderen motorischen Methoden.
-

ПИЩЕВАЯ И ОБОРОНИТЕЛЬНАЯ ДВИГАТЕЛЬНЫЕ РЕАКЦИИ У СОБАКИ В УСЛОВИЯХ АНЕСТЕЗИИ СЛИЗИСТОЙ РТА КОКАИНОМ¹

А. Дородницына

Из кафедры физиологии (зав.— проф.
Д. А. Бирюков) Ростовского государствен-
ного педагогического института

Поступила в редакцию 29.V.1940 г.

В 1938 г. в «Физиологическом журнале» была напечатана наша работа (Дородницына), в которой мы показали, что у собак с хроническими фистулами протоков околоушной и подчелюстной желез устранение или значительное снижение возбудимости хемотропных рецепторов под влиянием кокаинизации слизистой рта не влечет за собой исчезновения слюнных рефлексов, вызываемых самыми разнообразными раздражителями. Рефлексы сохраняются не только на вещества, в которых химическое раздражение играет второстепенную роль (сухари, песок и т. п.), но и на собственно химические раздражители.

Таким образом, результаты, полученные в опытах на собаках, совпадают с данными других исследователей, полученными при кокаинизации полости рта у человека (Гуревич, Бирюков).

Анализ различных показателей качества слюны показал, что, наряду с сохранением секреции при нарушении восприятия химического раздражения со слизистой рта, происходят значительные изменения в качестве слюны. Эти изменения сводятся к уничтожению различия в составе слюны, характерного для пищевой и оборонительной реакции. Очевидно, приспособляемость слюнных желез собаки определяется раздражением тех рецепторов, которые страдают при воздействии на них кокаина. Вопрос, за счет каких рецепторов происходит остающееся при анестезии действие, способное вызвать секреторный ответ, остается открытым.

Работами Гарибьяна было показано, что движения челюстей собаки, вызываемые пищевыми и отвергаемыми раздражителями, имеют весьма выраженное различие. Кривые, полученные при регистрации ротовых движений, дают возможность совершенно точно дифференцировать пищевой и оборонительный тип реакции. Кроме того, им было отмечено, что «при постоянных условиях эксперимента секреторный и двигательный компоненты пищевых и оборонительных реакций протекают совершенно параллельно».

Имея в руках двигательную методику, позволяющую подобно секреторной разграничить реакции собаки на пищевые и оборонительные, мы воспользовались ею, чтобы еще на одном показателе, характеризующем тип реакции, проверить данные, полученные при исследовании слюноотделения. С этой целью нами проводилась регистрация движений челюстей по методике, предложенной Гарибьяном, причем регистрация производилась как в нормальных условиях, так и в условиях анестезии слизистой рта (способ кокаинизации описан нами раньше).

¹ Работа сделана в 1938—1939 гг.

Кривые, получаемые в нормальных условиях, полностью совпали с описанными Гарибьяном, и мы, таким образом, по виду кривой и по частоте движений рта могли судить о характере пищевой и оборонительной реакции.

Для иллюстрации приводим две типичные кривые, характеризующие пищевой и оборонительный тип реакции (рис. 1 и 2).

Из кривых видно, что пищевая реакция характеризуется равномерными движениями и частым ритмом, а оборонительная — редким ритмом и неравномерными движениями.

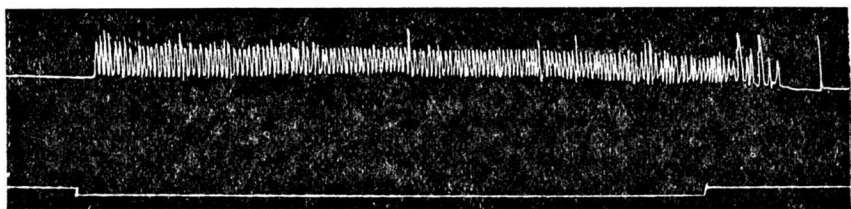


Рис. 1. Вливание в рот молока. Верхняя кривая — движение челюстей, нижняя кривая — отметка времени — 1 минута

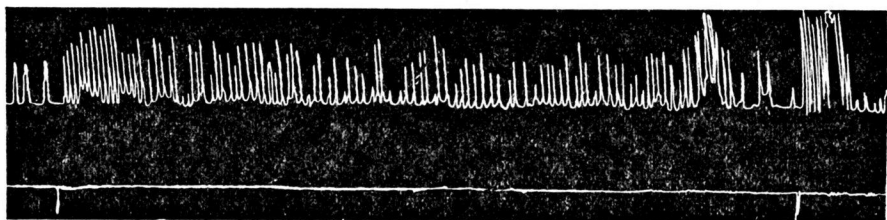


Рис. 2. Вливание в рот 10% раствора NaCl. Верхняя кривая — движение челюстей, нижняя кривая — отметка времени — 1 минута

В наших опытах обратил на себя внимание следующий факт: кривые, полученные при введении 20% раствора сахара, очень однообразные и постоянные, выраженного пищевого характера, никогда не сопровождалось отделением слюны ни из околоушной, ни из подчелюстной желез. Следовательно, раздражение, полученное при введении раствора сахара, вполне достаточно для того, чтобы определить характер кривой, но недостаточно для секреторного эффекта. Уже один этот факт дает нам повод говорить о различных путях осуществления секреторной и двигательной реакции и о различных порогах раздражения для них.

Опыты с применением анестезии подтвердили это положение. Двигательная реакция при нарушении восприятий со слизистой рта претерпевает весьма значительные изменения. Особенно наглядно проявляется изменение частоты движений в сторону уменьшения. Это уменьшение настолько заметно, что легко обнаруживается при визуальном наблюдении. Иногда собака совершенно не производит движений в момент введения раздражителя, и последний, если это жидкость, стекает из ротовой щели собаки, не вызывая с ее стороны никакой реакции. Такое стекание раздражителя существенно отличается от наблюдаемого иногда при введении отвергаемых раздражителей в нормальных условиях, когда собака, отставив губу в месте укрепления защечной трубки, тем самым предотвращает попадание раздражителя в рот.

В условиях анестезии губы находятся в сомкнутом состоянии и раздражитель в рот попадает, так как стекание жидкости происходит не только со стороны подачи, но и с противоположной.

Уменьшение частоты движений челюстей убедительно подтверждают полученные нами кривые и подсчет числа совершаемых движений. Табл. 1 и 2 демонстрируют частоту движений в нормальных условиях и при анестезии.

Таблица 1. Собака Понта

Н о р м а					П р и а н е с т е з и и			
HCl 0,5%	NaCl 10,0%	хинин	сахар 20,0%	молоко	HCl 0,5%	NaCl 10,0%	хинин	молоко
97	112	95	132	133	14	51	46	14
99	78	48	136	124	25	50	37	32
103	111	80	126	130	55	64	45	51
106	104	39	138	127	78	58	37	62
87	—	16	126	130	74	—	24	75
—	—	—	—	127	—	—	—	—
82	—	30	130	134	29	—	—	79
90	—	—	127	131	83	—	—	—
95	101	51	130	130	71	56	38	52

Таблица 2. Собака Альбус

Н о р м а				П р и а н е с т е з и и			
HCl 0,5%	NaCl 10,0%	хинин	молоко	HCl 0,5%	NaCl 10,0%	хинин	молоко
61	83	47	105	22	16	2	24
66	78	85	100	51	} 38	2	70
—	—	—	—	55		—	—
53	87	57	105	60	28	13	60
66	89	51	110	23	51	0,0	78
—	—	—	—	53	—	—	—
71	—	—	100	49	—	0,0	78
66	—	—	—	82	—	2,0	61
—	—	—	—	66	—	1,0	—
65	86	68	104	60	33	8	61

Из таблиц видно, что в условиях анестезии наблюдается уменьшение частоты движений. Среди взятой группы раздражителей наиболее постоянной частотой движений в нормальных условиях обладает пищевой раздражитель, частота же движений при даче отвергаемых значительно колеблется. В условиях же анестезии эта закономерность нарушается: самую разнообразную частоту движений дают как пищевые, так и отвергаемые раздражители. Различная частота движений при анестезии на один и тот же раздражитель наблюдается не только в разных опытах, но и в одном и том же опыте. Так, например, у Понта в одном опыте частота движений на молоко была в 1 минуту: 129, 130, 124 в норме, а при анестезии: 92, 51, 79. Первая кривая записана через 10 минут после смазывания кокаином слизистой рта, вторая — через 15 минут, третья — через 20. Нарушение типичности протекания пищевой и оборонительной двигательной реакции проявляется еще и в том, что вид кривых представляется самым разнообразным. Если в нормальных условиях по одному виду кривой можно определить, вводился ли

пищевой или отвергаемый раздражитель, то совершенно невозможно сделать это в условиях анестезии.

Приведенные ниже кривые (рис. 3 и 4) подтверждают сказанное.

Все эти значительные нарушения двигательной реакции собаки протекают на фоне сохранившейся секреции, причем сохранение секреторного эффекта наблюдалось нами даже в тех случаях, когда двигательная реакция полностью отсутствовала.

Так, например, при введении раствора хинина в нескольких случаях собака не производила ни одного движения ртом и в то же время секреторный эффект был налицо. В данном случае мы получили обособление секреторного эффекта от двигательного, которое в несколько

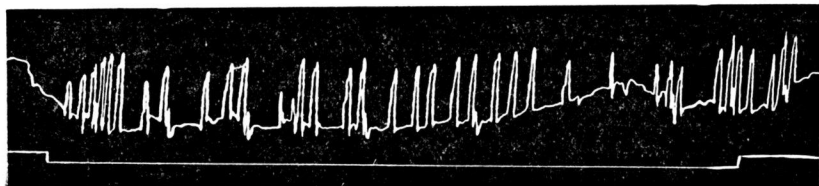


Рис. 3. Вливание в рот молока в условиях анестезии слизистой рта. Верхняя кривая — движение челюстей, нижняя кривая — отметка времени — 1 минута

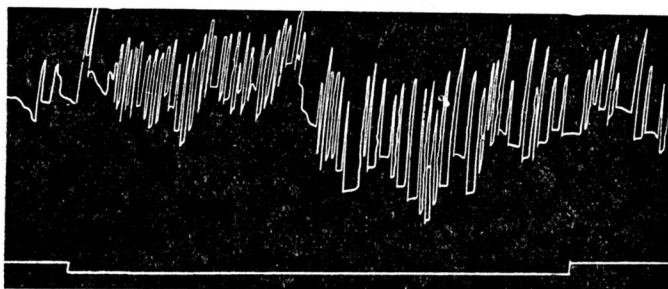


Рис. 4. Вливание в рот молока в условиях анестезии слизистой рта. Верхняя кривая — движение челюстей, нижняя кривая — отметка времени — 1 минута

иной форме наблюдалось в нормальных условиях восприятия — при раздражении слизистой рта в случаях введения раствора сахара. Там выраженная двигательная пищевая реакция не сопровождалась слюноотделением; здесь, наоборот, отсутствовала какая бы то ни было двигательная реакция при наличии секреторной. Следовательно, и этот факт говорит о раздельности путей осуществления секреторной и двигательной реакций. Поскольку при кокаинизации как двигательные, так и секреторные компоненты реакций теряют обычно присущую им специфичность, зависящую от характера раздражителя, необходимо признать, что специфический характер слюноотделения и ротовых движений в норме определяется хеморецепторами.

Таким образом, вывод, к которому мы приходим, достаточно неожидан с точки зрения классических представлений о механизме слюноотделения. Он сводится к представлению о множественности и самостоятельности путей и рецепторов для разных отделов центральной нервной системы в одной, казалось бы, внутренне связанной реакции животного на раздражение. Наши данные заставляют нас признать обособ-

ленность у собаки элементов вкусовых и рефлексогенных так же, как и у человека (Рожанский, Николаева и Рожанский).

ЛИТЕРАТУРА

1. Дородницына, Физиол. журн. СССР, 25, 1, 1938. — 2. Гуревич, Тр. физиол. лабор. Дон. унив., в. 1, 1926. — 3. Бирюков, Физиол. журн. СССР, 25, 1, 1938. — 4. Гариб'ян, О пищевых и оборонительных секреторных и двигательных безусловных реакциях у собаки, Ростоблиздат, 1939. — 5. Николаева и Рожанский, Сборник, посвященный Бериташвили, 1936.

MOTORISCHE NAHRUNGS- UND ABWEHRREAKTION BEI COCAIN-ANÄSTHESIE DER MUNDSCHLEIMHAUT BEIM HUND

A. Dorodnitzina

Aus dem Physiologischen Laboratorium
(Vorst.: Prof. D. A. Birjukow) des
Staatl. Pädagogischen Instituts, Rostow
a/Don

ОБЩЕЕ ТОРМОЖЕНИЕ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ ПЕРЕДНИХ КОРЕШКОВ

И. Беритов и А. Бакурадзе (Тбилиси)

Поступила в редакцию 22.V.1940 г.

Проблема центрального торможения, над которой в последнее время усиленно и успешно работает Николай Аполлинариевич Рожанский, является первостепенным предметом исследования физиологии. Мы, работающие над этими же вопросами, очень охотно и с чувством удовольствия посвящаем достойному юбиляру, Николаю Аполлинариевичу Рожанскому, настоящую работу по вопросу о центральном торможении.

Мы нашли, что каждое деятельное раздражение чувствительных нервов и задних корешков вызывает общее торможение. Оно захватывает сильнее всего те сегменты мозга, куда вступают возбужденные чувствительные волокна, но в некоторой (меньшей) степени оно распространяется и на ближайшие, и на дальнейшие сегменты мозга.

Общее торможение наступает не только при таких раздражениях, которые производят рефлекторные двигательные реакции, но и при таких раздражениях, которые двигательной реакции не дают.

Мы предположили, что общее торможение есть функция нейропиля. В спинном мозгу нейропиль представлен густым сплетением дендритных разветвлений промежуточных и двигательных нейронов, где синаптически заканчиваются разветвления заднекорешковых волокон, а также промежуточных нейронов. Подобно многим авторам, мы предположили, что нейропиль осуществляет эту свою функцию посредством своего биотока, т. е. того медленного колебания электрического тока, который возникает при активировании нейропиля. Этот ток, распространяясь по межклеточной жидкости, должен действовать на близлежащие спинномозговые клетки и аксоны анаэлектротонически, т. е. подобно аноду постоянного тока [Беритов и сотр. (1)].

Как известно, эти медленные колебания электрического тока возникают в спинном мозгу не только при раздражении задних корешков или чувствительных нервов, но и при раздражении передних корешков, хотя и в более слабой степени [Barron и Matthews (2)]. Если медленное колебание электрического потенциала обуславливает торможение, то нужно ожидать наступления общего торможения и при раздражении передних корешков. Для проверки этого предположения было предпринято настоящее исследование.

Методика

На люмбальных кошках с перерезанным на уровне последних грудных сегментов спинным мозгом последний вскрывался в поясничной области, и все поясничные, крестцовые и хвостовые задние корешки на обеих сторонах мозга, начиная от II или III поясничного сегмента до конца мозга, перерезались. В некоторых опытах задние корешки перерезались только на одной стороне мозга. На задних конечностях мышцы антагонисты колена *m. semitendinosus* и *m. quadriceps* обеих сторон изолировались по Шеррингтону, конечности фиксировались винтами на штативах специального стола. Раздражением задних корешков одиночными индукционными ударами или разрядами конденсатора с помощью неоновой лампы вызывались рефлекторные двигательные реакции, и на этом фоне фарадизацией передних корешков

прослеживалось антидромное действие на рефлекторные реакции, причем передние корешки либо совсем не перерезались, либо перерезались только некоторые из них возможно дальше от мозга.

Результаты опытов

Как известно, раздражением передних корешков нельзя вызвать рефлекторные двигательные эффекты на скелетных мышцах. В наших опытах точно так же тетаническое раздражение передних корешков не давало никакого двигательного эффекта. Мы раздражали VI, VII, VIII и IX передние корешки, как неперерезанные, так и их центральные отрезки, и наблюдали эффекты на мышцах колена. *M. semitendinosus* получает двигательные нервы главным образом из VII и VIII передних

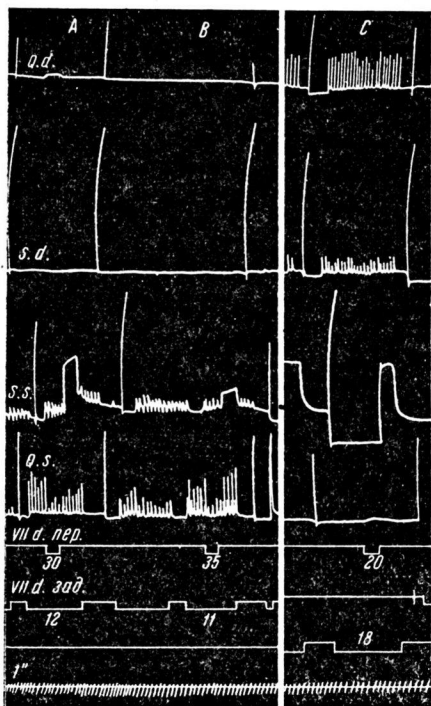


Рис. 1. Общее торможение от раздражения переднего корешка. Любальская кошка. Перерезаны все поясничные, крестцовые и хвостовые задние корешки, начиная от III поясничного. В опытах А и В раздражением VII заднего корешка левой стороны (средний сигнал) вызывались рефлекторные вздрагивания на мышцах *m. semitendinosus sin.* (*S. s.*) и *m. quadriceps sin.* (*Q. s.*) соответствующей стороны. В это время производилось тетаническое раздражение VII переднего корешка левой стороны (верхний сигнал), в результате чего рефлекторные вздрагивания на левом разгибателе тормозились. VII передний корешок не был перерезан, вследствие чего сокращался сгибатель соответствующей стороны. В опыте С рефлекторное вздрагивание вызывалось на другой стороне раздражением VII заднего корешка правой стороны (нижний сигнал). В это время повторялось тетаническое раздражение того же переднего корешка. На обеих мышцах сокращения заметно ослабевали. На сигнальных линиях цифры означают силу индукционных ударов в сантиметрах расстояния катушек; внизу — время в секундах

корешков, а *m. quadriceps* — через IV, V и VI передние корешки. Если перерезать один из этих корешков и раздражать его центральный конец, то это не вызовет двигательного эффекта ни на одной из этих мышц. Рефлекторный двигательный эффект будет отсутствовать также в том случае, если раздражать какой-либо неперерезанный передний корешок. Если, например, раздражать VII передний корешок, то это будет вызывать периферический двигательный эффект на *m. semitendinosus*, но не вызовет сокращения на других мышцах, даже на *m. quadriceps* той же стороны, несмотря на нахождение двигательных нейронов этой мышцы в соседнем VI сегменте.

Но если раздражение переднего корешка производить на фоне рефлекторных вздрагиваний, вызываемых раздражением задних корешков, то оно оказывает определенное влияние на эти вздрагивания, выражающееся в небольшом торможении их. Это торможение распространяется и на мышцы колена другой стороны. Иначе говоря, наблюдаемое при раздражении передних корешков торможение носит общий

характер. На рис. 1 видно, что раздражение VII переднего корешка в условиях полной деафферентации обеих конечностей вызывает одновременно с наступлением периферического двигательного эффекта на соответствующем сгибателе торможение всех других мышц.

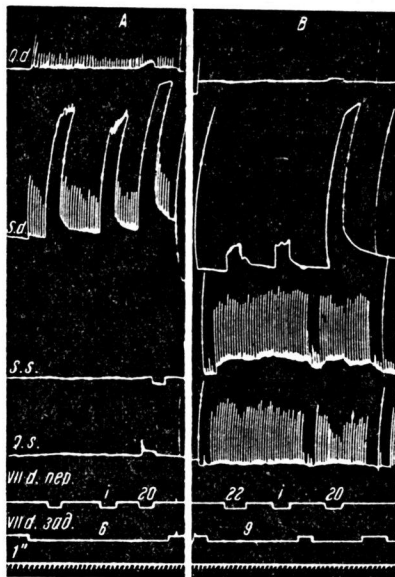


Рис. 2

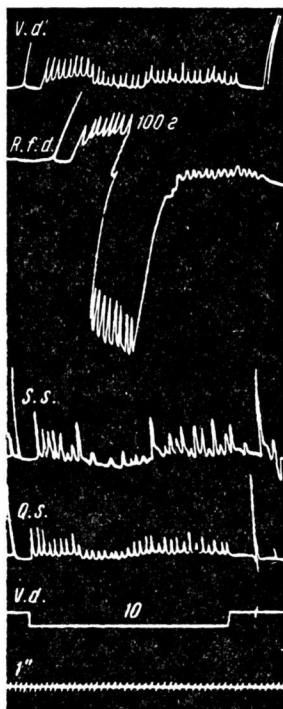


Рис. 3

Рис. 2. Любальная кошка. Все задние корешки от IV до X включительно на правой стороне перерезаны. В опыте А тетаническое раздражение VII правого переднего корешка производилось во время рефлекторных вздрагиваний мышц правой стороны разрядами конденсатора. В опыте В то же тетаническое раздражение производилось во время подобных эффектов на левой стороне от раздражения VII заднего корешка этой стороны. При слабых пороговых раздражениях (22 см) наблюдается небольшое торможение как на соответствующей, так и на противоположной стороне. При более значительном раздражении (20 см) торможение наступает сильнее на обеих сторонах. При этом получается небольшое укорочение регистрируемых мышц

Рис. 3. Любальная кошка. Регистрируются *m. vastus externus dex.* (V. d.), *rectus femoris dex.* (R. f. d.), *m. semitendinosus sin.* (S. s.), *quadriceps sin.* (Q. s.). Задние корешки не перерезаны. Во время рефлекторных вздрагиваний, вызываемых раздражением V заднего корешка правой стороны (также не перерезан!), растягивается *m. rectus femoris* правой же стороны 100 г. В момент растяжения рефлекторные вздрагивания на всех остальных мышцах ослабевают

Это общее торможение, вызываемое раздражением передних корешков, проявляется значительно слабее, чем при раздражении задних корешков или чувствительных нервов. Оно никогда не является полным. Особенно слабо оно проявляется в отношении мышц противоположной стороны. Характерно, что при усилении раздражения общее торможение заметно не усиливается. Эта малая интенсивность общего торможения, вызываемого раздражением передних корешков, является,

вероятно, причиной того, что оно наблюдалось нами не на всех препаратах с большой очевидностью и с большим постоянством (рис. 1).

Особенно непостоянны были наши результаты, когда мы перерезали передние корешки и пытались повлиять на рефлекторную деятельность раздражением центрального отрезка. Мы заметили, что всякий раз после перерезки, значительно повышаются пороги раздражения периферического конца. Возможно, что подобное повышение порогов происходит и в центральном отрезке корешка. Это, должно быть, стоит в связи с ухудшением и даже с прекращением кровообращения в концах перерезанного нерва, которые подвергались раздражению. При этом нужно иметь в виду, что нельзя было сильно повышать интенсивность раздражающего тока, ибо в этом случае мы получали двигательные эффекты на мышцах обеих сторон в результате перехода петель тока на поверхность мозга или на близлежащие задние и передние корешки. Для ослабления этого униполярного действия мы прикрывали мозг и корешки лигнином, который был смочен раствором Локка, но, конечно, это не могло гарантировать полностью от проникновения раздражающего тока в спинной мозг.

В случае раздражения неперерезанного переднего корешка мы сталкивались не только с означенным униполярным действием раздражающего тока, но и с ветвлением его, и в этом случае мы защищали спинной мозг и корешки от распространения раздражающего тока путем прикрытия их мокрым лигнином. Но при раздражении неперерезанного переднего корешка мы наблюдали тормозящий эффект при таких слабых пороговых раздражениях, как 30—35 см расстояния катушек. В этом случае мы безусловно имеем дело с общим торможением через раздражаемый передний корешок.

Перерезка всех задних корешков на обеих сторонах спинного мозга обязательна для уверенности, что при этом происходит исключительно антидромное активирование спинного мозга. Перерезка задних корешков на одной стороне недостаточна, ибо если раздражением переднего корешка вызвать даже небольшой периферический двигательный эффект, то это будет совершенно достаточным для возникновения общего торможения путем раздражения кожных рецепторов или проприоцепторов от наступившего при этом движения хвоста, живота или тазовой области. Возбуждение означенных рецепторов, которое может возникнуть даже при небольшом растяжении кожи или мышцы, совершенно достаточно, чтобы вызвать общее торможение. Для иллюстрации приводим рис. 2, где ясно видно, что вследствие недостаточно прочной фиксации конечностей при раздражении переднего корешка одной стороны и на другой конечности чисто механически возникает движение: одновременно с сокращением мышц раздражаемой конечности на другой стороне сгибатель опускается, а разгибатель поднимается. Наблюдение над препаратом показывает, что при этом действительно происходит движение хвоста и некоторые движения мышц живота и всей тазовой области. Эти движения безусловно должны сопровождаться раздражением кожных и мышечных рецепторов, поэтому, если задние корешки перерезаны не на обеих сторонах, то наблюдаемое при этом общее торможение может в некоторой степени зависеть от раздражения кожных и мышечных рецепторов. Рис. 2 как раз записан на таком препарате, где задние корешки были перерезаны только на правой стороне.

Наступление торможения после небольшого растяжения мышц и кожи ясно видно на рис. 3.

В соответствующем опыте (рис. 3) раздражением V заднего корешка вызывались рефлекторные вздрагивания всех регистрируемых

мышц, при растяжении же одной из глав четырехглавой *m. rectus femoris* получалось торможение их. Подобное общее торможение наблюдается и от раздражения кожных рецепторов при растяжении и сдавлении небольшого участка кожи, а также небольшие растяжения мышц и кожных участков всегда должны иметь место при периферическом двигательном эффекте от раздражения переднего корешка.

Мы раздражали также смешанные нервные стволы на препаратах с полной перерезкой задних корешков. Мы пробовали раздражение

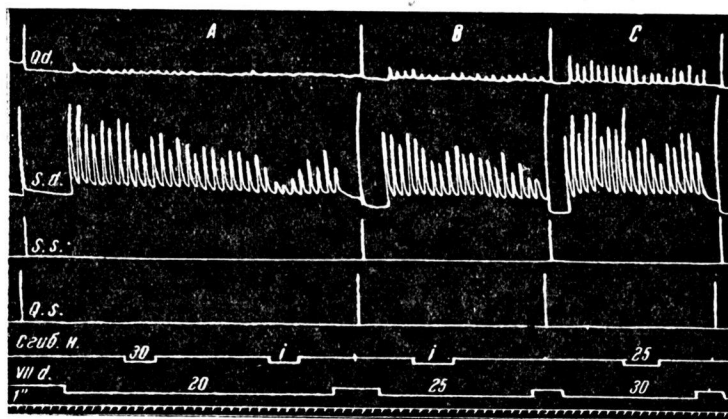


Рис. 4. Люмбальная кошка. Все задние корешки от III поясничного до конца мозга перерезаны на обеих сторонах. Нерв сгибателей колена (сгиб. н.) правой стороны раздражался тетанически ниже того места, откуда отходит веточка к *m. semitendinosus*. Рефлекторные вздрагивания вызывались раздражением VII заднего корешка правой стороны разрядами конденсатора. Во всех опытах — А, В и С — при комбинации этих раздражений происходило более или менее заметное ослабление рефлекторных вздрагиваний на обеих мышцах раздражаемой стороны

седалищного нерва и нерва сгибателей колена (hamstring). Этим путем редко удается получить общее торможение. Повидимому, это обусловливается тем обстоятельством, что двигательные нервные волокна из означенных смешанных нервов вступают в мозг через несколько передних корешков. Поэтому их влияние на мозг должно быть значительно слабее, чем при раздражении одного переднего корешка, вследствие чего и производимое при этом общее торможение не может быть выявлено с достаточной ясностью. Обычно оно выражается в небольшом ослаблении рефлекторных вздрагиваний, как это, например, видно на рис. 4.

Итак, тетаническое раздражение передних корешков поясничной области и нервных стволов задней конечности вызывает общее торможение на мышцах задних конечностей в условиях перерезки всех задних корешков поясничной и крестцовой областей спинного мозга. Это торможение небольшой интенсивности никогда не устраняет полностью рефлекторных вздрагиваний, вызываемых раздражением задних корешков. При раздражении одного переднего корешка торможение простирается и на те рефлекторные вздрагивания, какие вызываются через соседние сегменты той же и другой симметричной половины мозга.

Обсуждение результатов

Торможение, вызываемое антидромно через передние корешки, совершенно того же характера, что и торможение, производимое через задние корешки. Поэтому можно утверждать, что происхождение того и другого торможения совершенно одинаковое, т. е. они возникают благодаря активированию нейропиля. Теперь нам предстоит решить вопрос, по каким нервным путям антидромные волны возбуждения в состоянии активировать нейропил. Можно было предположить, что это происходит путем распространения волны возбуждения из двигательных клеток по их дендритам. Это предположение напрашивается на основании распространенного мнения, что дендриты собирают импульсы возбуждения и подводят их к клеткам, т. е. что дендриты подобно аксонам являются проводниками нервных импульсов. Тонкие голые дендриты, однако, вряд ли способны к такому активному процессу, который был бы в состоянии распространиться подобно возбуждению при помощи вызываемого при этом биотока. Против такого предположения говорит прежде всего многочисленность нервных окончаний на дендритах. По Lorente de No (13) и по Hoff (14), нервные синапсы вроде тоненьких луковиц покрывают почти всю поверхность дендритов по всей длине. Если бы дендриты возбуждались и проводили возбуждение как нервное волокно, все это количество нервных окончаний было бы совершенно излишне. Даже более того, оно мешало бы проведению возбуждения, ибо активный процесс, возникший под одним синапсом, помешал бы проведению возбуждения из соседних участков.

В настоящее время известны и такие факты, на основании которых можно утверждать, что дендриты не имеют никакой проводящей функции. Так, Adrian (3) наблюдал, что при локальном электрическом раздражении коры головного мозга активное состояние верхнего слоя коры, состоящего главным образом из сплетения вершущечных дендритов пирамидных клеток, не распространяется на эти клетки. Если раздражение поверхностного слоя коры происходит в области двигательных точек, движение не наступает, несмотря на активное состояние этого слоя, которое проявляется в возникновении медленных колебаний электрического потенциала. Движение наступает при данной силе раздражения только в том случае, если раздражающие электроды вставить глубоко в кору до прикосновения с 3—4 слоем, где лежат пирамидные клетки.

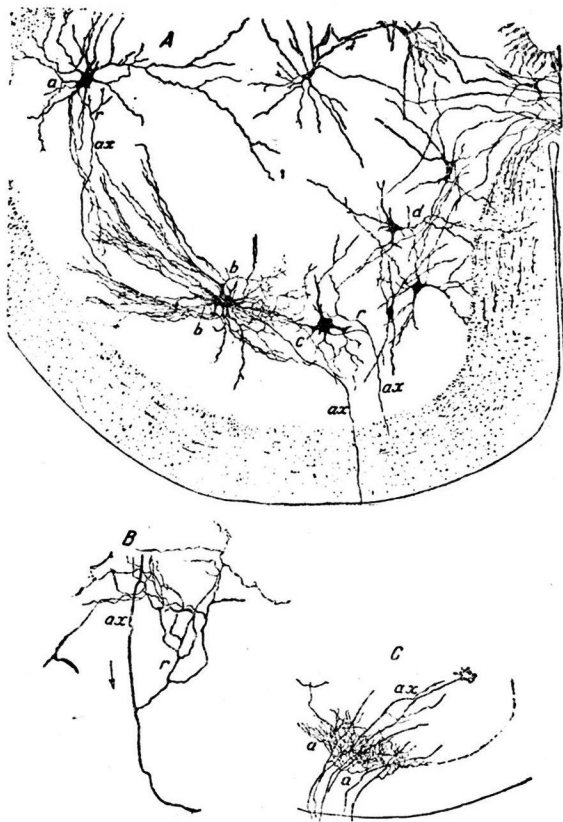
На основании вышесказанного мы полагаем, что возбуждение не может распространиться из двигательных клеток на их дендритное разветвление.

Уже давно некоторыми учеными было отмечено, что в передних корешках проходят какие-то центростремительные волокна. Так, Шеррингтон (1894) (4) обнаружил, что после перерезки передних корешков перерождаются некоторые волокна спинного мозга. Они как будто отходят от задних корешков отдельным пучком и присоединяются к переднему корешку. Далее, в клинике известно много таких случаев, когда у человека болевые ощущения во внутренних органах, а также в конечностях при сильном сдавлении тканей наблюдаются и после перерезки всех задних корешков, имеющих отношение к раздражаемому органу. На этом основании предполагается, что часть вегетативных афферентных волокон проходит в мозг через передние корешки [Lehmann (5)].

В настоящее время эти выводы гистологического и клинического происхождения относительно нахождения центростремительных волокон

в передних корешках не могут рассматриваться как достаточно убедительные. По новейшим исследованиям перерождение нервных волокон наблюдается не только в той части, которая отделяется от клетки, но в некоторой степени и на стороне клетки. Изменяются как аксоны, так и сами клетки, в особенности в том случае, если перерезка происходит близко к клеткам [Heist (6), Hinzey (7)]. Это обстоятельство, конечно, могло играть роль в опытах некоторых авторов, которые находили перерождение волокон в центральном отрезке передних корешков. Наблюдения Lehmann и других авторов на людях также не представляют неотразимого доказательства проведения возбуждения от рецепторов боли и давления через передние корешки. Так, по Forster, ощущение

Рис. 5. А — препарат из спинного мозга 30-сантиметрового человеческого зародыша: *a*, *b*, *c* — двигательные клетки, *ax* — аксоны, *r* — возвратные коллатерали, *d* — комиссуральные клетки. В — препарат из спинного мозга развитого зародыша кролика: *ax* — переднекорешковое волокно с сильно разветвленным возвратным коллатералем (*r*). С — препарат из спинного мозга новорожденного кролика; *ax* — переднекорешковые волокна; *a* — тонкое сплетение из разветвленных возвратных коллатералей на передней границе переднего рога (Lenhossek)



боли в мышцах задней конечности наблюдается и в том случае, если спинной мозг полностью перерезан в грудной области. Значит, афферентная система болевой чувствительности часто проходит экстрамедуллярно и достигает головного мозга через пограничный симпатический ствол.

Есть еще третья возможность влияния передних корешков на нейропил спинного мозга: это возвратные коллатерали аксонов двигательных клеток. Еще Goldgi (9) обнаружил, что аксоны двигательных клеток еще до выхода из передних рогов отдают коллатерали обратно к серому веществу передних рогов. Впоследствии это было подтверждено на высших позвоночных, млекопитающих и на человеке рядом видных гистологов, как Cajal (10), Lenhossek (11), Philippson и Krause (12) и др. Goldgi, Lenhossek и Krause находили эти коллатерали почти у всех двигательных аксонов как постоянное явление. Lenhossek

даже нашел, что в спинном мозгу кролика эти коллатерали, сильно ветвясь, образуют целую нейрофибрилярную сеть в области передних рогов. В заднюю половину серого вещества коллатерали не поднимаются. Место окончания коллатералей (двигательные клетки или дендриты) точно не указывается авторами, но, судя по ходу коллатералей и по ветвлению, Lenhossek полагает, что эти веточки двигательных аксонов по существу центростремительные. Philippson и Krause приписывают им определенную роль в координированной деятельности двигательных нейронов. По нашему мнению, судя по всем гистологическим данным, коллатерали двигательных аксонов участвуют в образовании нейропиля передних рогов и должны оканчиваться синаптически на дендритах двигательных клеток. Мы здесь приводим рисунки Lenhossek, по которым лучше всего можно составить ясное представление об этих возвратных двигательных коллатералах.

Физиологические опыты также подтверждают то предположение, что возвратные коллатерали оканчиваются в нейропиле на дендритах. Как указывалось выше, раздражение передних корешков не вызывает двигательных реакций через спинной мозг, между тем такие реакции были бы неизбежны, если бы возвратные коллатерали оканчивались на клетках (рис. 5).

Мы думаем, что то небольшое общее торможение, которое получается при раздражении передних корешков или смешанных нервов после перерезки задних корешков, происходит главным образом благодаря активированию нейропиля передних рогов возвратными коллатералами двигательных аксонов. Активированный нейропиль вызывает местное медленное колебание электротока. Наблюдаемое авторами длительное положительное колебание электрического потенциала после раздражения переднего корешка, должно быть, выражает этот местный потенциал. В определенных случаях этот медленный ток, повидимому, в состоянии произвести анэлектротоническое понижение возбудимости ближайших нервных клеток и аксонов в обеих симметричных половинах спинного мозга и тем обусловить явление общего торможения. На основании этих физиологических фактов можно утверждать, что основная функция двигательных коллатералей заключается в дополнительном усилении того общего торможения, какое вызывается афферентными и промежуточными путями, оканчивающимися в нейропиле передних рогов.

В ы в о д ы

Исследовалось антидромное влияние передних корешков на рефлекторную деятельность спинного мозга. Опыты производились на лямбальных кошках в условиях перерезки всех задних корешков поясничной и крестцовой области спинного мозга. Тетаническим раздражением передних корешков и нервных стволов вызывались антидромные волны возбуждения и изучалось действие их на рефлекторные вздрагивания антагонистических мышц колена. Эти вздрагивания вызывались раздражением центральных отрезков задних корешков поясничной области.

При раздражении передних корешков поясничной области и нервных стволов задней конечности в определенных случаях наступает общее торможение регистрируемых мышц.

Это общее торможение небольшой интенсивности; оно проявляется лишь в небольшом ослаблении рефлекторных вздрагиваний.

Общее торможение, вызываемое раздражением одного переднего корешка, простирается на ближайшие сегменты той и другой половины спинного мозга.

Это общее торможение чаще всего наблюдается при раздражении неперерезанных передних корешков. Если передний корешок перерезан и раздражается центральный отрезок, а также если раздражаются нервные стволы, общее торможение проявляется реже.

В условиях перерезки задних корешков на одной стороне раздражения передних корешков вызывает общее торможение с большей регулярностью. Но в этом случае общее торможение в значительной мере обусловлено возбуждением кожных и мышечных рецепторов вследствие наступившего движения или сотрясения чувствительных частей хвоста, живота и тазовой области.

Высказывается предположение, что общее торможение, вызываемое антидромным путем, обуславливается активированием нейрони передних рогов возвратными коллатеральными аксонов двигательных нейронов. Эти коллатерали, отходящие в небольшом количестве от аксонов, вероятно, заканчиваются синаптически на дендритном сплетении передних рогов и тем обуславливают его небольшое активирование. Вследствие этого возникает медленное колебание потенциала небольшой интенсивности, которое в определенных случаях может вызвать заметное анэлектротоническое понижение возбудимости в ближайших двигательных клетках и их аксонах и тем обусловить общее торможение.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беритов И., Труды Физиол. инст. Тбил. ун-в., 3, 21, 1937; Беритов И., Бакурдзе А. и Нарикашвили С., *ibid.*, 147, 173, 197; Беритов И. и Гогава М., *ibid.*, стр. 245. — 2. Barron D. H. a. Matthews B. H. C., *Journ. Physiol.*, 92, 276, 1938. — 3. Adrian E., *Journ. Physiol.*, 88, 127, 1936; Физиол. журн. СССР, 24, 6, 1938. — 4. Sherrington Ch., *Journ. Physiol.*, 17, 211, 1894. — 5. Lehmann W., *Zschr. ges. exp. Med.*, 12, 331, 1921. — 6. Heist F. D., *Arch. Neur. Psych.*, 29, 88, 1933. — 7. Hinzey J. C., Krupp M. A. a. Lhomon W. T., *Journ. compar. Neur.*, 67, 205, 1937. — 8. Foerster O., Altenburger H. u. Kroll F. W., *Zschr. ges. Neur. Psych.*, 121, 139, 1929. — 9. Goldgi C., *Arch. Ital. Biol.*, 3 и 4, 1883, цитир. по Lenhossek. — 10. Ramon y Cajal, *Nuevas observaciones sobre la estructura de la medula espinal de los mamíferos*, Barcelona, p. 4, 1890. — 11. Lenhossek M., *Der innere Bau d. Nervensystems*, Berlin, 1895. — 12. Philippson M., *L'automatisme et la centralisation dans le système nerveux des animaux*, Bruxelles, 1905. — 13. Lorente de Nò R., *Journ. Neurophysiol.*, 1, 207, 1938; 2, 402, 1939. — 14. Hoff E. C., *Proc. Roy. Soc. B.*, 111, 175, 1932.

GENERAL INHIBITION UPON STIMULATION OF THE VENTRAL ROOTS

I. Beritov and A. Bakuradze (Tbilissi)

An investigation was made of the antidromic influence of the ventral roots on the reflex activity of the spinal cord. The experiments were performed on lumbar cat preparations with complete severance of all dorsal roots of the lumbar and sacral parts of the spinal cord. Antidromic excitation waves were produced by tetanic stimulation of the ventral roots and nerve trunks, and their effect on the reflex twitches of the antagonistic muscles of the knee was studied. These twitches were elicited by stimulation of the central ends of the dorsal roots in the lumbar region.

Upon stimulation of the ventral lumbar roots and the nerve trunks of the hind extremities a general inhibition of the recorded muscles ensues in certain cases.

This general inhibition is of low intensity; its manifestations are confined to a slight diminution of the reflex twitches.

The general inhibition produced by stimulation of one anterior root spreads to the neighbouring segments of the homo- and contralateral halves of the spinal cord.

This general inhibition is most frequently noted upon stimulation of non-severed ventral roots. General inhibition occurs more rarely if the ventral roots are severed and their central end subjected to stimulation, or if the stimuli are applied to nerve trunks.

Upon unilateral section of the dorsal roots stimulation of the ventral roots most regularly induces general inhibition. But in this case the general inhibition is largely determined by the excitation of cutaneous and muscular receptors due to the movements or commotion of sensory parts of the tail, abdomen or pelvic region.

The authors suggest that the general inhibition elicited by antidromic influence is due to activation of the neuropyl of the ventral horns by recurrent collaterals of the axons of motoneurons. These collaterals, few in number, depart from the axons and probably form synaptic terminations on the dendritic plexus of the ventral horns, inducing a slight activation of this plexus. This results in the appearance of a slow potential of low intensity capable, in certain cases, to elicit a noticeable anelectrotonic lowering of excitability in the adjacent motor cells and their axons, and thus to produce general inhibition.

ЦЕНТРАЛЬНОЕ СУММИРОВАНИЕ В НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ АНОДОНТЫ

В. В. Артемьев, И. Л. Кан и К. С. Логунова

Из лаборатории общей и сравнительной физиологии
им. А. Ф. Самойлова (зав.—проф. И. Л. Кан) Москов-
ского государственного университета

Поступила в редакцию 9.VII.1940 г.

Настоящая работа является частью исследования, предпринятого нами с целью изучить условия распространения и передачи возбуждения в центральной нервной системе пластинчато-жаберного моллюска *Anodonta cygnea*. Эта система, состоящая из церебрального, висцерального и педального ганглиев, соединенных между собой посредством комиссур, представляет один из наиболее примитивных типов центральной нервной системы и в этом смысле является удобным объектом для разрешения ряда вопросов, касающихся генезиса и эволюции механизма центрального суммирования и торможения.

В классической работе И. П. Павлова (1885) был выяснен координационный механизм согласованной деятельности передней и задней запирающих мышц анодонты, причем оказалось, что эта координация основывается на функциональном доминировании церебрального ганглия над висцеральным. В то время как возбуждающие импульсы каждая запирающая мышца получает от прилежащего к ней ганглия, расслабление обеих мышц, а тем самым и раскрытие створок раковины осуществляется одним церебральным ганглием. Таким образом, церебро-висцеральная комиссура служит путем передачи тормозных воздействий с переднего ганглия через висцеральный ганглий на заднюю запирающую мышцу. Павлов показал, что соответствующим подбором электрического раздражения, приложенного к комиссуре, можно воспроизвести это действие церебрального ганглия и вызвать расслабление задней мышцы. В то же время такой препарат, состоящий из церебро-висцеральной комиссуры, висцерального ганглия, отходящих от него коротких нервов и снабжаемой последними задней запирающей мышцей, дает возможность изучить условия центрального суммирования, наличие которого в этой системе было впервые отмечено в той же работе Павлова.

Как известно, центральное суммирование, в силу которого посланное по афферентному пути возбуждение создает условия облегченного ответа на последующее раздражение, отдаленное от первого некоторым промежуточком времени, составляет характерную черту механизма проведения в центральной нервной системе. По представлениям, развитым в работах школы Sherrington и ряда последующих авторов (Крид, Денни-Броун, Икклс, Лидделл и Шеррингтон, 1935; Eccles, 1936, 1937; Bremer, 1936; Lorente de Nó, 1939), нормальная передача в синаптических участках осуществляется путем предварительного накопления на теле клетки эфферентного звена некоторого локального изменения, развиваемого сходящимися на ней потоками центростремительных импульсов. Это накапливающееся изменение (центральное состояние возбуждения, по обозначению Sherrington), достигнув критической величины, разрешается потоком импульсов в последующем звене (промежуточном или моторном нейроне).

Исследованию природы изменений, вызываемых на теле мотонейрона центростремительными импульсами и служащих основой центрального суммирования, а также изучению зависимости между этими изменениями и возникновением импульсов в эфферентных нейронах было посвящено за последние годы большое количество работ, проводившихся на спинном мозгу (Hughes и Gasser, 1934; Barron и Matthews, 1938; Bonnet и Bremer, 1938 и др.), мозговом стволе (Lorente de Nó, 1935, 1939), полушариях головного мозга (Dusser de Barenne и McCulloch, 1939) тепловых и холодокровных позвоночных, а также на ганглиях симпатической системы позвоночных (Eccles, 1935) и ганглионарной системы ракообразных (Bonnet, 1938). Перечисленные авторы основывали свои суждения главным образом на изучении воздействия первичного, кондиционирующего раздражения на эффект вторичного, тести-

рующего раздражения при вариировании силы, мест приложения и интервалов, разделяющих оба стимула. При этом прослеживались как механические и электрические ответы на эффекторах, так и электрические колебания в пределах центральных участков.

Большой фактический материал, добытый этими исследованиями, позволил точно проследить ход нарастания и убывания процессов, обуславливающих облегченное проведение через синаптическую область, определить время синаптической задержки и установить причинную связь между значимостью отводимых от мозга медленных потенциалов и исходом взаимодействия между афферентными потоками в сторону облегчения или в сторону торможения. Что касается происхождения и характера этих потенциалов, а также способа возбуждения ими эфферентных залпов, то существующие по этому вопросу воззрения представляют значительную пестроту. При всем том здесь можно наметить две доминирующих концепции, одна из которых объединяет представления Lorente de Nó, Eccles, Gasser и отчасти Bremer, другая вытекает из результатов и обобщений Barron и Matthews, а также Dussier de Barenne и McCulloch. Обе концепции приурочивают период облегченного проведения к фазе развития отрицательного мозгового потенциала. Но в то время как первая из них, основываясь на результатах Gasser и его сотрудников (см. Erlanger и Gasser, 1937), рассматривает эту фазу как суммированное выражение кольцевых возбуждений в замкнутых цепях промежуточных нейронов в соответствии с гипотезой Ranson и Hinsey (1930) и Lorente de Nó (1935), по второй точке зрения длительное отрицательное отклонение, отводимое от мозга, представляет собой следовой потенциал электротонического характера (Barron и Matthews, 1938), локализующийся в безмякотных при-синаптических участках аксонов у их окончаний на клетках промежуточных или двигательных нейронов. Нет единства и во взглядах на способ передачи возбуждения на мотонейроны. В противовес утверждению Eccles о «детонаторном» характере возникновения разрядов в мотонейронах Barron и Matthews уподобляют следовой электротонический потенциал первичной деполаризации, которая возникает в сенсорных клетках органов чувств под непосредственным воздействием адекватных раздражителей и в свою очередь возбуждает потоки импульсов в эфферентных волокнах.

Чрезвычайная сложность структуры центральной нервной системы позвоночных и удаленность исследуемых участков от мест отведения заставляют полагать, что изучение суммационных отношений в более примитивных образованиях может способствовать выяснению спорных сторон механизма проведения в центральной нервной системе. Ниже мы излагаем результаты опытов, направленных на изучение интервалов, при которых тестирующее раздражение выявляет наличие условий облегченного проведения через комиссуру и ганглии анодонт.

Методика

После удаления одной из створок, за исключением небольшого ее участка над местом прикрепления задней запирательной мышцы, тщательно отпрепаровывалась на протяжении 3—4 см cerebro-висцеральная комиссура. Передний конец ее перерезался, задний оставался в соединении с висцеральным ганглием. Посредством укрепленного на оставшемся куске створки крючка задняя мышца присоединялась к пищевому черпачку, который отягощался небольшим грузом. Раздражения посылались через одну или две пары серебряных электродов. Межелектродное пространство в каждой паре равнялось 2—3 мм.

Источником раздражения служили разряды конденсатора емкостью в 2 μ , заряжавшегося до потребного потенциала через потенциометр от батареи аккумуляторов. Параллельно препарату включалось сопротивление в 5000 Ω , что давало возможность придерживаться условий, близких к оптимальной длительности стимула (Кан и Логунова, 1940). Интервалы между раздражениями или отсчитывались по секундным часам, или устанавливались с помощью автоматически действующего контактного прерывателя. В тех случаях, когда кондиционирующий и тестирующий стимулы прикладывались к различным местам комиссуры, каждая пара электродов присоединялась к особой цепи.

Опыт начинался с подыскивания пороговых значений. Часто это удавалось не сразу. Обычно у зимних животных мышца после препаровки впадает в длительную контрактуру и в этом состоянии не реагирует на приложенное к комиссуре раздражение. В этих случаях приходилось прибегать к мерам, описанным Павловым (1885) и Жирмунской (1940).

С другой стороны, добившись устойчивости порогов (которые, между прочим, могут изменяться и в зависимости от тонического состояния мышцы), необходимо было выдерживать достаточные паузы между отдельными определениями с целью

избежать прогрессирующего повышения возбудимости препарата. Обычно введением 5-минутных пауз между отдельными определениями удавалось сохранять постоянный уровень возбудимости в течение 2—4 часов.

Электрические колебания отводились от комиссуры через трехкаскадный усилитель с прямой связью в малый струнный гальванометр (модифицированная модель струнного отчётчика). Для отведения служили неполяризующиеся электроды Дюбуа Реймона с каолином, замешанным на полостной жидкости. Один из них прикладывался к разрезу, наносившемуся путем воздействия KCl , другой — к нормальной поверхности комиссуры. Препарат и все части установки экранировались. Подробное описание применявшейся методики регистрации электрических колебаний будет дано в другом месте.

Результаты. Если слабому надпороговому (по отношению к мышце) одиночному раздражению церебровисцеральной комиссуры предпослать за некоторое время подобное же одиночное раздражение подпороговой или припороговой интенсивности, то ответное сокращение задней запирающей мышцы может во много раз превысить такое, наступающее при изолированном воздействии одиночного раздражения. Столь же мощное сокращение можно получить и в том случае, если оба раздражения, кондиционирующее и тестирующее, взяты в отдельности, не вызывают никакого сокращения мышцы. Эффект выступает с одинаковой выразительностью как в том случае, когда оба стимула приходятся на одну точку комиссуры, так и тогда, когда они воздействуют на раздельные точки, отстоящие одна от другой на много миллиметров. При этом не имеет значения, какая из двух точек подвергается раздражению первой. Пример подобного опыта приведен на рис. 1, где представлены записи мускульных ответов сперва на одиночные раздражения с двух пар электродов порознь (первые две отметки), затем на совместное воздействие раздражений с обеих пар электродов (вторые две отметки), места приложения которых были разделены расстоянием в 12 мм, и, наконец, вновь на раздражение с каждой пары отдельно (последние две отметки). При совместном воздействии обоих раздражений интервал между ними составлял одну секунду, причем в одном случае кондиционирующее раздражение посылалось через ближние к мышце электроды, а тестирующее через дальние (II + I), в другом случае — наоборот (I + II). Таким образом, возбуждение, посланное первым стимулом, вызвало условия облегченного проведения для возбуждения, посланного спустя 1 секунду.

Рис. 2 дает представление о ходе развития во времени суммационного эффекта, обусловленного взаимодействием кондиционирующего и тестирующего возбуждений. Здесь оба стимула одинаковой интенсивности посылались в одно и то же место комиссуры. Интервал между ними варьировал от 0,25 до 3 секунд. Третья запись слева представляет величину сокращения запирающей мышцы при одиночном раздражении комиссуры. Из рисунка видно, что облегченный ответ хорошо выражен уже при интервале в 0,25 секунды. При полусекундном интервале он достигает максимального значения и с дальнейшим увеличением промежутка времени, разделяющего оба раздражения, он постепенно уменьшается. При интервале в 3 секунды получилась обычная суперпозиция двух одиночных ответов, причем высоты обоих сокращений совершенно одинаковы; никаких признаков центрального суммирования здесь уловить нельзя. Приведенный опыт является типичным, однако пределы интервалов между раздражениями, в которых возможно наступление облегченного ответа, меняются от случая к случаю. Максимальное значение, которое нам пришлось наблюдать до сих пор, составляло 6 секунд. Варьирует и кривая нарастания и последующего убывания эффекта, хотя для большинства случаев рис. 2 является и в этом отношении типичным.

Примером такого уклонения может служить опыт, изображенный на рис. 3. Здесь высота облегченного ответа постепенно возрастает вплоть до интервала в 3 секунды; но с дальнейшим увеличением интервала суммирование резко обрывается, и при четырехсекундном интервале отчетливо выступает уже угнетающее действие первого раздражения на эффект второго, которое будет нами описано в другом месте.

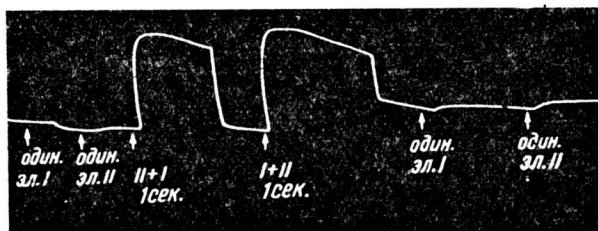


Рис. 1. Облегченные ответы задней запирающей мышцы аноднты при воздействии двух раздражений (I и II), разделенных интервалом в 1 секунду на две точки комиссуры, отстоящие одна от другой на 12 мм. Стрелками отмечены моменты раздражения. Две первые и две последние отметки — одиночные раздражения с электродов I и II. Здесь, как и в последующих рисунках, конечная часть расслабления мышцы записывалась на остановленном барабане

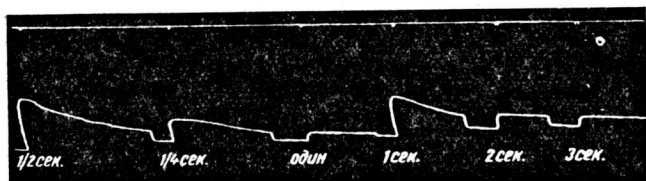


Рис. 2. Центральное суммирование при различных интервалах между кондиционирующим и тестирующим раздражениями, приложенными к одной точке комиссуры. При интервале в 3 секунды второе раздражение не дает облегченного ответа. Третья запись слева — ответ на одиночное раздражение

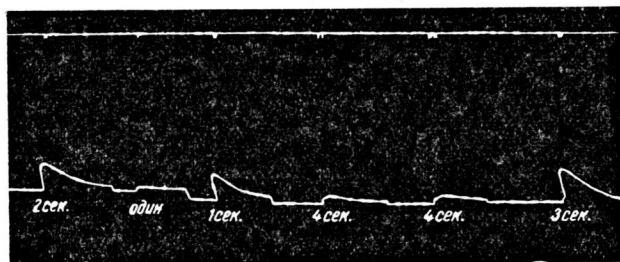


Рис. 3. То же, что и на рис. 2. При интервале в 4 секунды вместо облегченного ответа на второе раздражение наступает угнетение второго ответа

Вторая запись слева представляет высоту ответного сокращения на одиночное раздражение комиссуры.

Наряду с только что описанным явлением нами наблюдались случаи вторичного, более позднего наступления ситуации, обуславливающей

состояние повышенной возбудимости, которое можно было бы обозначить как второй период центрального суммирования. Рис. 4 иллюстрирует один из таких опытов. Комиссура подверглась раздражению, которое было немного ниже пороговой величины; никакого эффекта непосредственно вслед за раздражением не наступило; но через 1,5 минуты после раздражения мышца записала на остановленном барабане сокращение, которое можно было бы считать за спонтанное, если бы оно не повторялось регулярно каждый раз через 1,5 минуты после приложения подпорогового стимула. Первая слева запись на рис. 4 воспроизводит одно из ряда таких сокращений. Если теперь за не-

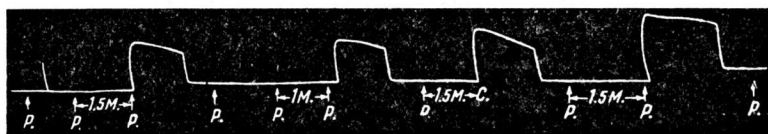


Рис. 4. Поздний период центрального суммирования. Объяснение в тексте. *P* со стрелкой обозначает момент раздражения, *C* при четвертой записи — начало сокращения в отсутствии второго раздражения

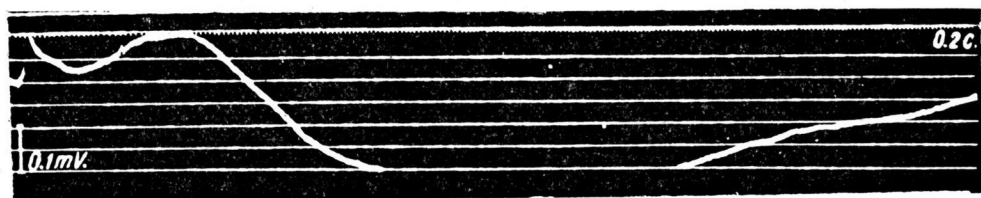


Рис. 5. Развитие следовых потенциалов в ответ на одиночное раздражение комиссуры. Время 0,2 секунды

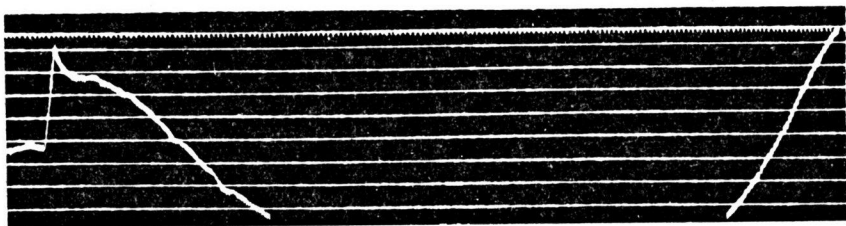


Рис. 6. То же, что и на рис. 5. Положительный следовой потенциал переходит во вторую фазу отрицательного последствия. Время — 0,2 секунды

сколько секунд до ожидаемого сокращения послать второе раздражение той же интенсивности, что и первое, то непосредственно вслед за этим вторым раздражением мышца сильно сократится (вторая и пятая записи). После этого в течение нескольких секунд препарат перестает реагировать на те раздражения, которые прежде вызывали запаздывающий ответ. Но если второе раздражение послать слишком рано, например, за полминуты до ожидаемого ответа, оно вызовет преждевременный ответ, но по прошествии очень длительного латентного периода (запись третья). Четвертая запись слева служит контролем; она показывает, что препарат попрежнему отвечает через 1,5 минуты после одиночного раздражения. И в этом явлении опять-таки время

наступления запаздывающего ответа колебалось от случая к случаю. Максимальный наблюдавшийся нами интервал равнялся 3 минутам, минимальный — 30 секундам.

Таким образом, опыты с записью мускульных сокращений позволили установить наличие двух периодов облегченного проведения, первый из которых непосредственно следует за моментом раздражения, а второй развивается спустя 0,5—3 минуты после раздражения.

Дальнейшей нашей задачей было сопоставить наблюдавшиеся интервалы суммирования с развитием медленных потенциалов, отводимых от комиссуры при ее электрическом раздражении. В прежних работах (Кан, 1934; Яковлева, 1940; Кузнецов, 1940), выполненных с помощью зеркального гальванометра, было установлено наличие длительных электрических последствий, развивающихся вслед за серийным раздражением комиссуры в течение нескольких секунд. При небольшой частоте и продолжительности раздражения и монофазном отведении первым выступает отрицательный следовой потенциал, который постепенно переходит в положительное отклонение, длящееся много десятков секунд и часто достигающее большой интенсивности; последнее может в свою очередь смениться вторичным отрицательным отклонением. По мере удаления отводимой точки от места раздражения происходит убывание отрицательного последствия и нарастание положительного, что свидетельствует об электротоническом характере этих колебаний (Кузнецов). Жирмунская (1940) обнаружила суммирование отрицательных отклонений при повторных раздражениях в известных пределах частот.

Применение усилителя постоянного тока дало нам возможность зарегистрировать эти явления с гораздо большей отчетливостью, чем прежде. Рис. 5 представляет запись следовых колебаний потенциала в ответ на одиночное раздражение комиссуры при монофазном отведении. Вслед за электрическим артефактом, соответствующим моменту раздражения, происходит быстрое начальное отклонение, нисходящая часть которого постепенно переходит в отрицательное последствие, удерживающееся в течение 7 секунд и затем сменяющееся положительным последствием. Последнее, круто нарастая, достигает максимальной величины примерно на 12-й секунде после начала, после чего медленно возвращается к исходному уровню, до которого доходит спустя еще около 25 секунд. В других случаях кривая вновь переходит за исходное значение, происходит вторичное развитие следового отрицательного колебания, которое, как показывает рис. 6, может достигать большой амплитуды.

На рис. 7 представлен случай суммирования отрицательных последствий, когда второе раздражение приходится на время развития отрицательного следового потенциала, оставляемого первым раздражением. Эта картина во многом напоминает суммирование следовых потенциалов нерва, описанное Amberson и Downing (1929), Gasser (Erlanger и Gasser, 1937) и др.; тем самым подтверждается вероятность того, что и в нашем случае отрицательное последствие отражает состояние повышенной возбудимости субстрата.

Обсуждение. Сопоставление интервалов облегченного ответа с временем развития отрицательных следовых потенциалов обнаруживает достаточное соответствие порядка обеих величин, чтобы иметь основание допустить между ними причинную зависимость. Все описанные опыты ставились нами в зимнее время на животных, у которых чрезвычайно трудно было устранить начальную контрактуру запирающей мускулатуры и привести нервно-мускульную систему в подвижное со-

стояние. Вероятно, в связи с этим поздний период облегчения, как и вторичное развитие отрицательного следового потенциала, наблюдались нами лишь в единичных случаях. Гораздо чаще дело ограничивалось начальным отрицательным отклонением, длительность которого всегда примерно соответствовала раннему суммационному интервалу.

Как было сказано выше, явления синаптического суммирования исследовались неоднократно многочисленными авторами на различных объектах. Bremer (1937) различает во всем пестром и трудно классифицируемом количественном материале, собранном по этому вопросу, четыре группы фактов, представляющих разные вариации процесса суммирования: 1) очень короткий процесс, обозначенный Eccles как «детонаторный»; его длительность в нейронах мозгового ствола не превышает, по Lorente de Nó (1935), 0,8 миллисекунд; 2) описанный для мно-

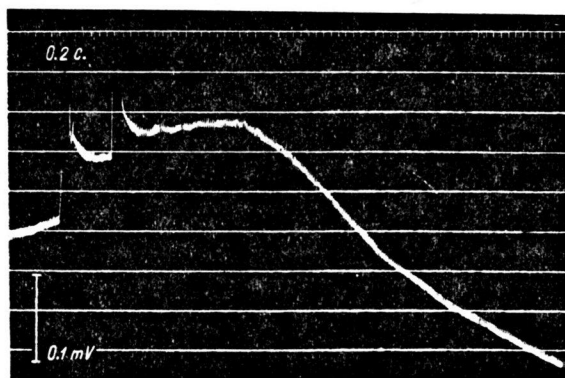


Рис. 7. Суммирование отрицательных следовых потенциалов в результате двух последовательных раздражений комиссуры. Время 0,2 секунды

гих периферических и центральных образований позвоночных, насекомых и ракообразных процесс длительностью около 10 миллисекунд; во всех изученных случаях он близко соответствует по времени и по ходу кривой развития медленному отрицательному потенциалу; 3) значительно более запаздывающий процесс, максимум которого, например, для флексорного рефлекса лягушки приходится на 30—40 миллисекунд, а общая длительность значительно превышает 100 миллисекунд; он связывается рядом авторов с деятельностью промежуточных нейронов, обуславливающей длительное удержание на телах мотонейронов состояния подпорогового возбуждения; 4) все случаи суммирования подпороговых и надпороговых эффектов в пределах вегетативной нервной системы, обусловленные накоплением химических медиаторов под влиянием последовательных импульсов. Особняком стоит явление, обозначаемое Bremer как синаптическое облегчение вследствие предшествующей деятельности, также описывавшееся многими авторами для разных образований и хорошо выраженное на нашем объекте в виде прогрессивного нарастания ответов по ходу деятельности препарата. Его длительность исчисляется многими минутами. Неоднократно удавалось на одном объекте выявлять совместное наличие нескольких процессов в различных сочетаниях.

Barron и Matthews (1938) при раздражении задних корешков или афферентных нервов регистрировали двоякого рода медленные отрицательные электротонические потенциалы. Одни — с максимумом около 20 миллисекунд и общей продолжительностью 0,1 секунды у кошки

и 0,25 секунды у лягушки — выступают при отведении от дорзальных корешков; они, по предположению авторов, локализируются у окончаний сенсорных нейронов на телах промежуточных нейронов. Другие отводятся от вентральных корешков и всегда предшествуют разряду импульсов в мотонейронах. Часто они протекают в две фазы: раннюю с максимумом около 3—15 миллисекунд и позднюю с максимумом около 50—75 миллисекунд, продолжительность которой может превышать секунду. Эти потенциалы Barron и Matthews локализируют у окончаний сенсорных и промежуточных нейронов на телах мотонейронов. По порядку значений времени те и другие описанные ими потенциалы соответствуют суммационным процессам, обозначенным выше пунктом 3 и, быть может, 2. Что касается «детонаторных» ответов, то их Barron и Matthews трактуют как артефакты.

Описанные нами интервалы центрального суммирования у анодонты значительно выходят за пределы всех только что приведенных величин. Но ранний из наблюдавшихся нами интервалов и соответствующая ему первая фаза отрицательного последствия в свою очередь уступают длительности периода облегченного ответа и отрицательного следового потенциала, установленной Dusser de Barrenne и McCulloch (1939) для моторной зоны коры у обезьян. Этот период доходил в их опытах до 20 секунд, а следующая за ним фаза положительного последствия и угнетенного ответа растягивалась на 5—10 минут. Сопоставление этих фактов заставляет признать, что длительность процесса, принятая Bremer за основу его классификации, не может сама по себе служить показателем сходства или различия механизмов центрального суммирования.

По концепции Barron и Matthews (1938), ритмические импульсы в двигательных волокнах при рефлекторном раздражении возникают под влиянием внешнего по отношению к мотонейрону изменения, обусловленного притоком афферентных импульсов и вызывающего поверхностную деполяризацию на теле мотонейрона. Выражением этого процесса служит отрицательный электротонический потенциал, устанавливающийся, по их представлению, вследствие различной скорости восстановления в мякотной и концевой безмякотной частях афферентного звена.

В свете изложенных фактов мы вправе предположить, что в основе наблюдавшегося нами взаимодействия, приводящего к облегченному ответу на тестирующее раздражение, лежит суммирование следовых изменений, вызываемых обоими раздражениями. Это суммирование может обусловить как более интенсивное возникновение импульсных разрядов в тех двигательных единицах, где они возбуждались уже одиночным раздражением, так и вовлечение в действие новых двигательных единиц. Дальнейшее суждение о характере связи между следовыми изменениями, вызываемыми раздражением комиссуры и двигательными импульсами, мы оставляем до того времени, когда представим по этому вопросу экспериментальный материал.

Что касается положения Barron и Matthews об электротоническом характере следовых потенциалов, то оно вполне согласуется с вышеупомянутыми данными Кузнецова, установленными им при отведении этих потенциалов от различно удаленных от места раздражения точек комиссуры. Мы не можем, однако, присоединиться к их утверждению о происхождении этих потенциалов в результате неравномерного восстановления в мякотной и безмякотной частях нейрона, ибо такая гипотеза оставляет без всякого объяснения случаи целиком безмякотных образований.

Выводы

1. Изучались явления центрального суммирования в нервной системе анодонты. Подпороговое или слабое надпороговое по отношению к мускульному ответу раздражение, приложенное к церебро-висцеральной коммисуре, создает условия облегченного проведения для последующего возбуждения, вызванного новым подпороговым или надпороговым раздражением, приложенным в той же или в другой точке коммиссуры. Интервал между обоими раздражениями, в течение которого возможно наступление облегченного ответа, составляет 0,25—6 секунд.

2. Наряду с этим ранним интервалом суммированного ответа в ряде случаев наблюдается второй, более поздний, период центрального суммирования. Он проявляется в виде запаздывающего ответа мышцы на слабое раздражение коммиссуры, причем наступление сокращения может быть ускорено повторным слабым раздражением. Суммационный интервал для этого процесса составляет 0,5—3 минуты.

3. Наряду с явлениями, описанными в пп. 1 и 2, происходит прогрессирующее повышение возбудимости препарата по ходу его деятельности.

4. С помощью усилителя постоянного тока и струнного гальванометра регистрировались следовые потенциалы, отводимые от коммиссуры при ее раздражении. Было установлено следующее чередование следовых потенциалов: а) начальное отрицательное последствие продолжительностью в несколько секунд; б) положительное последствие, длящееся несколько десятков секунд и в некоторых случаях сменяющееся в) вторичным отрицательным последствием.

5. Соответствие во времени обоих периодов суммирования ранней и поздней фазам отрицательного последствия позволило высказать предположение о причинной зависимости между этими явлениями.

ЛИТЕРАТУРА

1. Amberson W. R. a. Downing A. C., Journ. Physiol., 68, 19, 1929.
2. Barron D. H. a. Matthews B. H. C., Journ. Physiol., 92, 276, 1938.
3. Bonnet V., Arch. internat. Physiol., 47, 397, 1938.
4. Bonnet V. et Bremer F., C. r. Soc. biol., 127, 812, 1938.
5. Bremer F. et Kleynjens F., Arch. internat. Physiol., 45, 382, 1937.
6. Bremer F., Прол. нервн. физиол. и повед., стр. 369, 1936.
7. Dusser de Barenne J. G. a. McCulloch W. S., Journ. Neurophysiol., 2, 319, 1939.
8. Eccles J. C., Journ. Physiol., 85, 464, 1935.
9. Eccles J. C., Ergebn. Physiol., 38, 339, 1936.
10. Eccles J. C., Physiol. Rev., 17, 538, 1937.
11. Erlanger J. a. Gasser H. S., Electrical signs of nervous activity, 1937.
12. Hughes J. a. Gasser H. S., Amer. Journ. Physiol., 108, 295, 307, 1934.
13. Lorente de Nò R., Amer. Journ. Physiol., 113, 505, 1935.
14. Lorente de Nò R., Journ. Neurophysiol., 2, 1939.
15. Pawlow J., Pflüg. Arch., 37, 6, 1885.
16. Ranson S. W. a. Hinsey J. C., Amer. Journ. Physiol., 94, 471, 1930.
17. Жирмунская Е. А., Физиол. журн. СССР (в печати), 1940.
18. Кан И. Л., Усп. совр. биол., 3, 637, 1934.
19. Крид, Денни-Броун, Икклс, Лидделл, Шеррингтон, Рефлекторная деятельность спинного мозга, 1935.
20. Кузнецов Д. П., Учен. зап. МГУ (печ.), 1940.
21. Яковлева А., Учен. зап. МГУ (печ.), 1940.

CENTRAL SUMMATION IN THE NERVOUS SYSTEM OF *ANODONTA*

V. V. Artemyev, J. L. Kahn and K. S. Logunova

The A. F. Samoylov Laboratory of General a. Comparative Physiology (Head — Prof. J. L. Kahn), State University of Moscow

1. A study was made of the phenomenon of central summation in the nervous system of *Anodonta*. The application to the cerebro-visceral commissure of a subliminal stimulus, or of one slightly surpassing the threshold with respect to muscular response, will create conditions

facilitating the conduction of a subsequent excitation elicited by the application of a new under- or overthreshold stimulus to some point or other of the commissure. The facilitation of response can be obtained within time intervals between the two stimuli ranging from 0.25 to 6 seconds.

2. Along with this early interval of response summation a second later period of central summation is observed, in some cases. This effect is manifested in the form of a delayed muscular response to weak stimulation of the commissure: the onset of such a contraction can be accelerated by repeated application of a weak stimulus. The summation interval for this process amounts to 0.5—3 minutes.

3. Besides the phenomena described under 1. and 2., a progressive increase of excitability of the preparation is observed in the course of its activity.

4. By means of a direct current amplifier and string galvanometer records have been taken of the after-potentials led off from the commissure during its stimulation. The following sequence of after-potentials has been established:

a) an initial negative after-effect of several seconds' duration; b) a positive after-effect lasting for several scores of seconds and followed in some cases by c) a secondary negative after-effect.

5) The coincidence in time of the two periods of summation with the early and late phase of negative after-potential suggests that a causal relation may exist between these phenomena.

К ЭВОЛЮЦИИ ВАЗОМОТОРНОГО ЦЕНТРА В ОНТОГЕНЕЗЕ

И. А. Аршавский

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

Поступила в редакцию 13.III.1940 г.

В системе вопросов, разрабатываемых школой Николая Аполлинариевича Рожанского, вопрос о нервных механизмах регуляции деятельности аппарата кровообращения является одним из основных. Формулировка задач исследования в этой области и поиски конкретных путей реализации решения этих задач породили то совершенствование методов регистрации деятельности аппарата кровообращения, которыми так обязана советская физиология Николаю Аполлинариевичу. В той или иной мере интерес к этим задачам сохранял и уносил с собой почти каждый из учеников Николая Аполлинариевича. В наших исследованиях мы сосредоточили внимание на анализе роли иннервационных механизмов в регуляции деятельности сердечно-сосудистой системы на разных этапах онтогенеза.

Настоящая работа является одним из звеньев в системе наших исследований в этой области.

Анализ регуляции деятельности дыхательного аппарата в онтогенезе позволил нам установить, что дыхательный центр свою локализацию в продолговатом мозгу приобретает после первого внеутробного дыхания, когда впервые вагусные рецепторы в легких начинают функционировать под влиянием стимуляции их расправляющейся легочной паренхимой. Локализация эта закрепляется постепенно, с течением времени. На ранних этапах онтогенеза, в эмбриональном периоде, дыхательные движения плода имеют спинальную регуляцию [А. П. Крюкова (1), И. А. Аршавский (2)].

При изучении центральных механизмов регуляции деятельности дыхательного аппарата и аппарата кровообращения мы пользуемся методами, издавна принятыми в физиологии — методами выключения и раздражения (рефлекторного). В настоящей работе мы поставили перед собой задачу установить особенности влияния вазомоторного центра и особенности локализации его на разных этапах онтогенеза, пользуясь для этой цели методом выключения.

Методика

Подопытными животными служили щенки в постэмбриональном периоде, начиная с первого дня жизни, и эмбрионы, незадолго до естественных родов извлеченные из организма суки при помощи кесарского сечения. В целях сопоставления несколько опытов было поставлено на взрослых собаках. Число подопытных животных превышало 60. У щенков и у взрослых собак под наркозом (морфинно-эфирным у взрослых щенков и эфирным у щенков в возрасте до 15—20 дней) канюля, вставленная в сонную артерию, соединялась с ртутным манометром для регистрации кровяного давления. После того как устанавливался фон кровяного давления, животному производилась перерезка спинного мозга под продолговатым с целью выявления изменений в кровяном давлении, наступающих под влиянием разобщения этих отделов мозга. На эмбрионах эти опыты ставились следующим образом. Эмбрион за 2—5 дней до естественных родов извлекался из полости матки при помощи кесарского сечения

и, обернутый в вату, фиксировался на специально приспособленном для этой цели столике, сохраняя связь с матерью через пуповину. Эмбрион обертывался ватой и согревался.

У всех подопытных животных по окончании опыта контролировалась полнота разобщения спинного мозга от продолговатого.

Полученные результаты

Полученные данные позволяют распределить исследованных нами подопытных животных на три возрастные группы. Каждая возрастная группа характеризует определенный этап онтогенеза, в пределах которого животное обнаруживает определенный тип изменений кровяного давления под влиянием разобщения спинного мозга от продолговатого. Вместе с тем каждая возрастная группа характеризует те последовательные этапы, через которые проходит в своем развитии центральный вазомоторный механизм регуляции деятельности сосудистой системы.

Первая возрастная группа охватывает эмбрионов последних дней беременности. Во вторую возрастную группу входят щенки начиная с первого дня жизни до $1\frac{1}{2}$ —2 месяцев. В третью возрастную группу входят взрослые животные начиная с $1\frac{1}{2}$ —2-месячного возраста.

Хорошо известно, что у взрослых животных, выделенных в третью возрастную группу, перерезка спинного мозга под продолговатым обуславливает резкое, круто развивающееся, почти мгновенное падение давления, которое со 100—120 мм в отдельных случаях падает до 10—15 мм. Это хорошо известный шок Goltz (3), действие которого сказывается только в аборальном направлении, т. е. в сегментах спинного мозга, лежащих ниже места перерезки. Опыт этот вместе с тем служит демонстрацией того факта, что главный вазомоторный центр имеет свою локализацию в продолговатом мозгу (перерезка по верхней границе бульбуса и выше не обуславливает падения артериального давления).

Мы говорим о главном вазомоторном центре, так как тонус стенок сосудистой системы, упавший вследствие перерезки, через некоторый период времени вновь восстанавливается, величина кровяного давления возвращается почти к первоначальным цифрам. Своим восстановлением кровяное давление обязано вазомоторным центрам спинного мозга (центры второго порядка), деятельность которых в обычных условиях подчинена регулирующему влиянию главного вазомоторного центра, локализующегося в бульбусах.

У животных, выделенных нами в первую возрастную группу, т. е. у эмбрионов, сохраняющих связь с матерью, за несколько дней до естественных родов перерезка спинного мозга под продолговатым не обуславливает никаких изменений в величине кровяного давления.

Кривая рис. 1 иллюстрирует опыт, поставленный на эмбрионе за 5—6 дней до естественных родов.

На кривой можно видеть, что перерезка спинного мозга под продолговатым обуславливает даже некоторый подъем кровяного давления, которое в общем продолжает сохранять ту же величину, что и до перерезки.

Рис. 2. иллюстрирует начало опыта на эмбрионе, сохраняющем связь с материнским организмом через пуповину, за 2—3 дня до естественных родов.

Эти периодические колебания совпадали во времени с внутренними дыхательными движениями плода, они не являются дыхательными волнами в собственном смысле, так как не могут зависеть от периодически меняющегося притока крови в аорту вследствие ателектатического со-

стояния легких у эмбриона (голосовая щель закрыта). Эти колебания давления следует рассматривать, повидимому, как результат периодического изменения тонуса сосудистой системы (траубевские волны) вследствие иррадиации возбуждения со спинальных сегментов дыхательного центра на вазомоторные центральные образования.

На рис. 3 можно видеть продолжение этой кривой после перерезки спинного мозга под продолговатым.

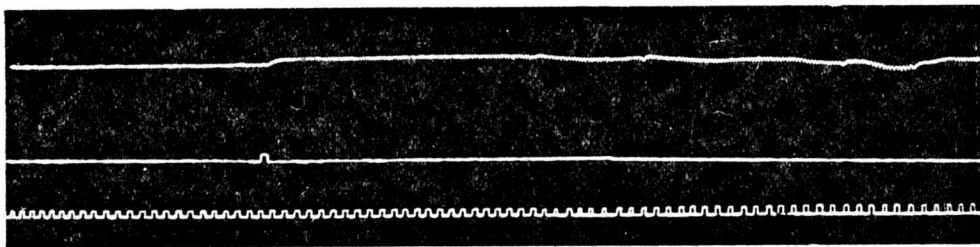


Рис. 1. Щенок-эмбрион. Нижняя линия — запись времени. Средняя линия соответствует нулевой. Подъем рычажка отметчика вверх означает момент перерезки спинного мозга под продолговатым. Верхняя линия — запись кровяного давления

Эта перерезка никак не сказывается на величине кровяного давления. Исчезавшие при перерезке в некоторых опытах дыхательные движения плода вновь восстанавливались с тем же ритмом через 1—2 минуты.

На рис. 4 дано продолжение двух предыдущих кривых.

На кривой можно видеть, что после перевязки пуповины, стало быть, разобщения плода от материнского организма, давление постепенно снижается, однако нерезко и в основном за счет урежения сердечного ритма. Видно, что первое внеутробное дыхание наступает через обычный интервал времени (у данного эмбриона через 55 секунд) (первое и последующие внеутробные дыхания отмечены подъемом рычажка отметчика вверх на средней линии). Вследствие перерезки спинного мозга еще до перевязки пуповины внеутробное дыхание характеризуется крайне редким ритмом [И. А. Аршавский (2)].

Кривая рис. 5 представляет продолжение трех предыдущих.

На кривой видно два подъема кровяного давления, сопровождающихся учащением сердечного ритма. Подъем наступает после нескольких дыхательных движений. Иллюстрируемое на кривой периодическое возобновление деятельности центров дыхательного и сердечно-сосудистого (вначале возобновляется дыхание и только потом уже поднимается кровяное давление) представляет аналогию уже однажды описанному мной явлению, которое я наблюдал на взрослой кошке при длительном раздражении депрессорного нерва [И. А. Аршавский (4)]. Доминирующая, как бы ведущая роль дыхательного центра в отношении вазомоторного отмечена была исследованиями школы Н. Н. Анич-

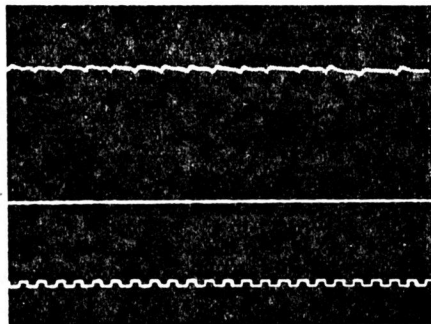


Рис. 2. Верхняя кривая иллюстрирует периодические колебания кровяного давления у этого эмбриона

кова [Петров (5), Веселкин (6), Петров и Гончаров (7)]. Крайне интересно, что доминирующая роль дыхательного центра представлена уже на ранних этапах онтогенеза и к тому же в пределах спинного мозга.

Таким образом, эта серия исследований позволяет прийти к заключению, что центральный механизм регуляции деятельности сосудистой системы в эмбриональном периоде имеет свою локализацию не в бульбосе, а в спинном мозгу. Поддержание кровяного давления на том уровне, который имеет место у эмбриона, обеспечивается некоторой

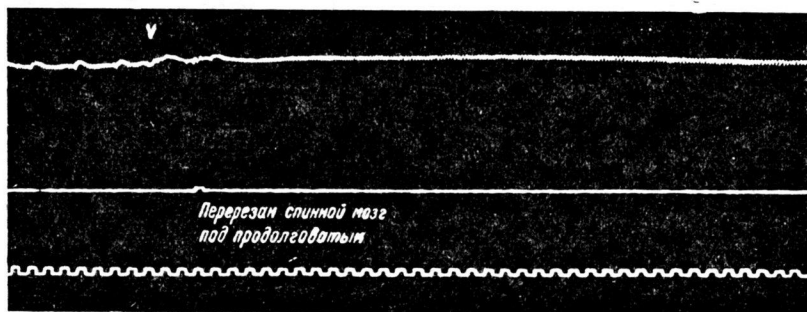


Рис. 3. Щенок-эмбрион

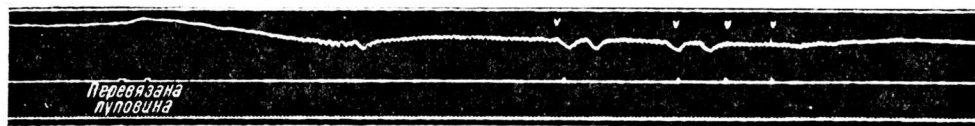


Рис. 4

степенью постоянного тонического возбуждения спинальных вазомоторных центров. Если у эмбриона после перерезки спинного мозга под продолговатым ввести проволоку в отверстие первого шейного позвонка и произвести разрушение спинного мозга, то давление тотчас же падает почти до нуля. Падение давления при этом сопровождается резким урежением сердечного ритма. Надо полагать, что тоническое возбуждение спинального вазомоторного центра поддерживается автоматически (стимулами внутренней среды), поскольку главные афферентные регуляторы аппарата кровообращения (аортальные и синусные нервы) и в этом периоде еще не функционируют.

У щенков в постэмбриональном периоде (начиная с первого дня жизни и до 1½—2-месячного возраста), выделенных нами во вторую возрастную группу, перерезка спинного мозга под продолговатым обуславливает падение кровяного давления. Однако то падение кровяного давления, которое мы имеем в пределах данной возрастной группы, чрезвычайно резко отличается от характера падения кровяного давления у взрослого животного. Вместо крутого, почти мгновенного падения кровяного давления до крайне низких цифр у взрослых животных, у животных в пределах второй возрастной группы давление падает крайне полого, достигая 75—50% первоначальной величины.

Рис. 6 иллюстрирует результат перерезки спинного мозга под продолговатым у двухдневного щенка.

На кривой можно видеть нерезкое постепенное падение давления, которое уже через несколько секунд устанавливается на высоте, соответствующей 60—70% первоначальной.

Рис. 7 иллюстрирует результат перерезки спинного мозга под продолговатым у 15-дневного щенка. В опыте одновременно регистрируется дыхание.

На кривой можно видеть, что хотя тип падения давления продолжает оставаться положим, оно, однако, достигает более низких величин сравнительно с падением давления у более молодых щенят.

Причина возобновления дыхательной ритмики после перерезки спинного мозга под продолговатым интерпретируется в другом месте (2).

Рис. 8 иллюстрирует характер падения кровяного давления при перерезке спинного мозга под продолговатым у щенка 45 дней.

Из представленной серии кривых можно видеть, что нерезкое падение давления, имеющее место при перерезке спинного мозга под продолговатым у щенят первых дней жизни, становится все более резким у щенят к 1½—2-месячному возрасту.

Начиная с 1½—2-месячного возраста падение кровяного давления, наступающее при перерезке спинного мозга под продолговатым, приобретает характер, типичный для взрослого животного.

Обсуждение

Данные настоящего исследования позволяют, таким образом, считать, что локализация вазомоторного центра в эмбриональном периоде ограничивается пределами спинного мозга. Свою типичную локализацию в продолговатом мозгу вазомоторный центр приобретает лишь в постэмбриональном периоде. Надо полагать, что свою локализацию в бульбусе вазомоторный центр приобретает с момента включения в работу главных афферентных регуляторов аппарата кровообращения — аортальных и синусных нервов. Мы еще точно не знаем механизма включения в работу названных афферентных образований и точное время начала их функционирования. Раздражение аортальных и синусных нервов уже в первый день жизни щенка позволяет видеть наличие вазомоторных рефлексов, которые в отличие от таковых у взрослых животных имеют прессорный характер [(И. А. Аршавский (4),

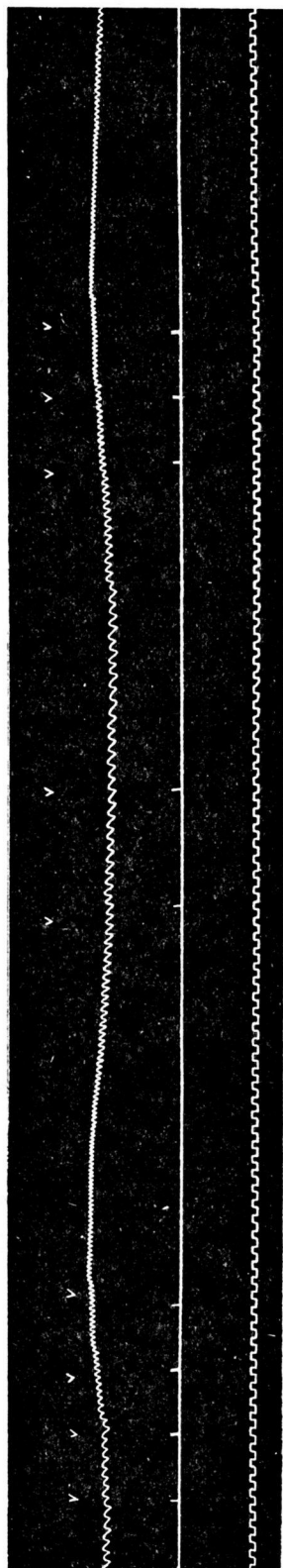


Рис. 5

Ц. Янковская (8), Clark (9)]. Во всяком случае начало функционирования аортальных и синусовых нервов в свою очередь включает в работу бульбарный механизм регуляции деятельности сосудистой

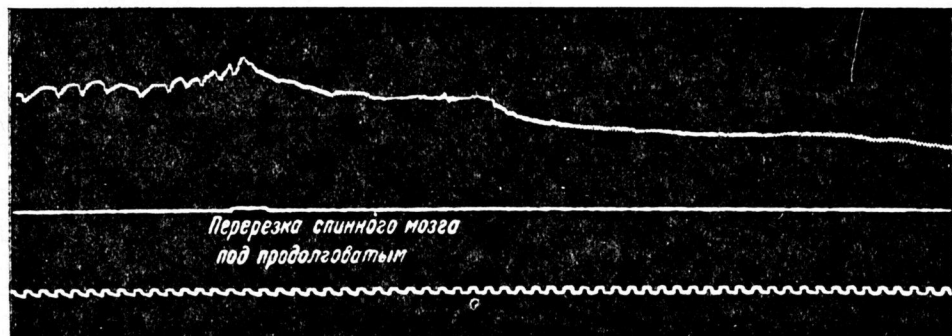


Рис. 6. Щенок 2 дней

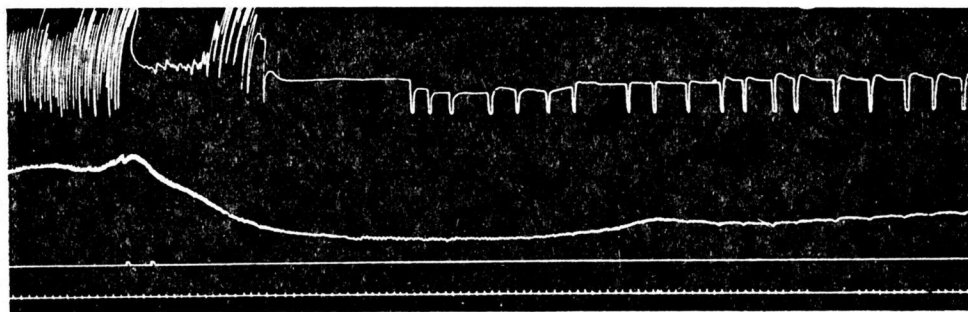


Рис. 7. Щенок 15 дней. Перерезка спинного мозга под продолговатым

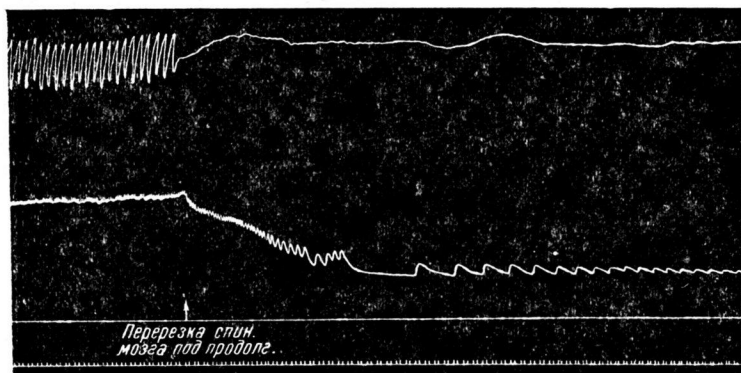


Рис. 8. Щенок 15 дней

системы, поскольку только что названные нервы (языкоглоточный и блуждающий) имеют свои естественные окончания в продолговатом мозгу. Свою локализацию в продолговатом мозгу вазомоторный центр закрепляет постепенно в течение первых $1\frac{1}{2}$ —2 месяцев жизни.

Бульбарная локализация делается стойкой с $1\frac{1}{2}$ —2-месячного возраста, что совпадает как раз с тем периодом времени, когда аорталь-

ные и синусные нервы приобретают способность давать вазомоторные рефлексы депрессорного характера, типичные для взрослых животных (4). Н. А. Рожанский предлагает свою классификацию рефлексов, деля последние на простые, осуществляющиеся при посредстве спинного мозга, и сложные, осуществляющиеся при посредстве промежуточного мозга (10). Наши исследования позволяют полагать, что сложные, по терминологии Н. А. Рожанского, рефлексы возникают лишь на определенном этапе онтогенеза по мере включения в работу новых афферентных регуляторов деятельности той или иной системы. Так как начинающие функционировать новые афферентные регуляторы имеют свои окончания в промежуточном мозгу, естественно понять причины постепенного подчинения и перемещения локализации центральных механизмов регуляции из пределов спинного мозга в пределы вышележащих образований промежуточного мозга.

В ы в о д ы

1. В ходе развития вазомоторного центра в онтогенезе у собаки можно наметить три этапа.

2. В пределах первого этапа онтогенеза, соответствующего эмбриональному периоду, перерезка спинного мозга под продолговатым совершенно не отражается на величине кровяного давления. Локализация вазомоторного центра на этом этапе ограничивается пределами спинного мозга.

3. В пределах второго этапа онтогенеза, соответствующего первым 45—60 дням постэмбрионального существования, перерезка спинного мозга под продолговатым обуславливает крайне пологое и нерезкое падение кровяного давления. Вазомоторный центр свою типичную локализацию в бульбусе впервые приобретает на втором этапе, постепенно закрепляя эту локализацию в течение первых 45—60 дней постэмбрионального существования.

4. В пределах третьего этапа онтогенеза, соответствующего взрослому состоянию животного, начиная с 1 $\frac{1}{2}$ —2-месячного, перерезка спинного мозга под продолговатым обуславливает почти мгновенное, крайне резкое падение кровяного давления до весьма низких величин. На этом этапе бульбарный механизм регуляции деятельности сосудистой системы приобретает значение главного.

5. Постепенное подчинение спинальных вазомоторных центров вышележащему бульбарному осуществляется на определенном этапе онтогенеза благодаря включению в работу главных афферентных регуляторов аппарата кровообращения синусных и аортальных нервов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Крючкова А. П., Физиол. журн. СССР, XXIV, 523, 1938.
2. Аршавский И. А., Физиол. журн. СССР, 29, 1, 1940.
3. Goltz, Arch. ges. Physiol., 8, 485, 1874.
4. Аршавский И. А., Нервная регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы в онтогенезе, Биомедгиз, 1936.
5. Петров И. Р., Арх. биол. наук, 31, 1930.
6. Веселкин Г., Арх. биол. наук, 30, 1930; 33, 1932.
7. Гончаров П. и Петров Н., Русск. физиол. журн., 17, 764, 1934.
8. Янковская Ц., Известия Научн. ин-та им. Лесгафта, XXI, в. 1—2, 1938.
9. Clark, Journ. Physiol., 83, 229, 1934.
10. Рожанский Н. А., доклад на Павловской конференции, 7, 10.V.1939, тезисы докладов, стр. 73.

ON THE EVOLUTION OF THE VASOMOTOR CENTRE IN ONTOGENESIS

I. A. Arshavsky

Laboratory of Experimental Age Physiology and
Pathology (Head—I. A. Arshavsky), Moscow
Regional Institute for the Protection of Early
Infancy

The author attempted to explore the peculiar features of the function and localization of the vasomotor centre at different stages of ontogenesis by means of methods of exclusion. The results may be summarized as follows:

1. In the dog the development of the vasomotor centre in the course of ontogenesis proceeds in three stages.

2. Within the first stage, corresponding to the embryonic period, inframedullar severance of the spinal cord does not affect the level of blood pressure. At this stage, the localization of the vasomotor centre is confined to the spinal cord.

3. In the course of the second stage of ontogenesis, embracing the first 45–60 days of post-embryonic life, inframedullar section of the spinal cord induced a very shallow and slight decrease of blood pressure. The vasomotor centre begins to acquire its typical bulbar localization during this stage, and this localization is gradually stabilized in the first 45–60 days of post-natal existence.

4. In the third stage, corresponding to the adult state of the animal and beginning with the age of $1\frac{1}{2}$ –2 months, inframedullar section of the cord results in immediate, very marked fall of blood pressure to very low values. At this stage, the bulbar mechanism of vascular control acquires predominant importance.

5. The gradual subordination of the spinal vasomotor centres to a higher situated bulbar centre takes place at a definite stage of ontogenesis owing to the onset of activity of the principal circulatory regulators—the sinus and aortal nerves.

СЛЕДОВЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ НЕРВА КАК ЭЛЕКТРИЧЕСКОЕ ПРОЯВЛЕНИЕ МЕСТНОГО ПРОЦЕССА РАЗДРАЖЕНИЯ

А. Б. Коган

Из кафедры физиологии (зав. — проф.
Н. А. Рожанский) Ростовского государ-
ственного медицинского института

Поступила в редакцию 31.V.1940 г.

Наличие медленных компонентов в электрической реакции нерва было отмечено еще Du Bois-Reymond (1) в виде длительной задержки отрицательного колебания. Hering (2) установил, что остаточный потенциал может иметь формы отрицательного и положительного последействия, и выдвинул известное представление об их связи с диссимиляторными и ассимиляторными процессами, которое получило дальнейшее развитие в работах Gaskell применительно к сердечной мышце.

Дальнейшие исследования Biedermann (3), Gotch и Burch (4), Garten (5), Воронцова (6), Forbes и Thatcher (7) обнаружили, что следовой потенциал отличается от быстрого потенциала действия своей чрезвычайной изменчивостью в зависимости от ряда условий (утомление, наркоз, задушение, температура и т. д.). Эти данные были оценены как указание на то, что следовые потенциалы связаны с обменными процессами, отличающимися от изменений распространяющегося возбуждения. Вместе с тем применение приборов высокой чувствительности и подвижности [Gasser и Erlanger (8), Воронцов (9), Amberson и Downing (10), Gasser (11)] позволило выявить наличие медленных компонентов, более или менее выраженных как постоянной составной части всякого потенциала действия. Последнее обстоятельство и тесная связь остаточной положительности и отрицательности с функциональным состоянием нерва определяют значение этих явлений. Наиболее распространено в настоящее время представление о связи остаточных электрических явлений с конечной частью распространяющейся волны возбуждения. В одной из недавних работ Воронцов (12) заключает, что за следовым потенциалом «скрываются наиболее существенные элементы нервного процесса, именно его восстановительные части».

Наш интерес к природе этих явлений возник из того факта, что в проводимых исследованиях потенциалов действия стволовой части мозга [Коган (13)] мы наблюдали преобладание именно медленных компонентов, изменчивость которых и составляла основную форму изменчивости электроэнцефалограммы. Если учесть, что такая выраженность медленных колебаний потенциала имеет место также в коре [Kornmüller (14), Adrian и Matthews (15)], спинном мозгу [Hughes и Gasser (16), Barron и Matthews (17)], ганглиозной цепочке насекомых [Adrian (18)], мозговом стволе рыб [Adrian и Buytendijk (19)], верхнем шейном [Eccles (20)] и в брыжеечном [Lloyd (21)] ганглиях млекопитающих, т. е. во всех местах скопления клеточных тел и межклеточных соединений, то становится понятной важность вскрытия сущности явлений, которые так слабо выражены в нервных стволах и приобретают ведущую роль в деятельности нервных центров.

Настоящая работа имела целью установить на простом объекте, нервном стволе, основные свойства того физиологического процесса, который проявляется в медленном изменении потенциала.

Методика

Седалищный нерв лягушки после 1—2-часового пребывания в растворе Ringer помещался в камеру Lucas или влажную камеру. Отведения от участка постоянного потенциала (раздавливание, обваривание) и района раздражения осуществлялось платиновыми или глиняными неполяризуемыми электродами. Регистрация производилась зеркальным гальванометром производства Лен. гос. ун-та (чувствительность $0,9 \cdot 10^{-9}$ А, внутреннее сопротивление 1000 Ω), гальванометр был шунтирован на величину критического сопротивления для сохранения аperiodичности (время установки 6,2 секунды). Раздражение производилось размыкательными индукционными токами от катушки (без сердечника), проградуированной по баллистическому гальванометру с переводом на абсолютные величины количества электричества [Коган (22)]. Для уменьшения ветвлений применялись кольцевые электроды, и на время

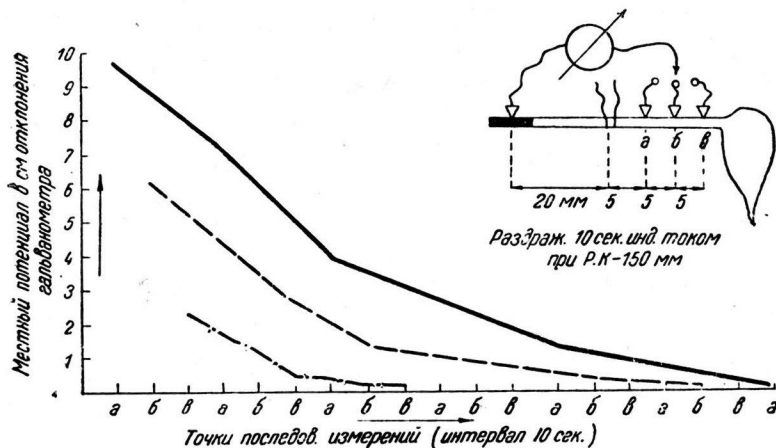


Рис. 1

раздражения измерительная цепь размыкалась. В случаях одновременного учета изменений возбудимости нерв оставался в связи с икроножной мышцей, сокращения которой являлись индикатором порога. Особо следует отметить, что опыты проводились в летнее время на перезимовавших лягушках, так как в другие сезоны такую выраженность следовых явлений не удавалось наблюдать.

1. Область распространения следового потенциала

Уже одиночное раздражение максимальной силы создает остаточную положительность, которая, постепенно угасая, может длиться до 1—2 минут. Однако обнаруживается она только при отведении от участков, близких к раздражающим электродам. При повторных раздражениях, вызывающих более интенсивную и длительную остаточную положительность, можно проследить ход постепенного ее исчезновения для различных удаленных от места раздражения участков. Для этого измерения производились через 10-секундные интервалы последовательно от 3 электродов, расположенных соответственно на расстоянии 5, 10 и 15 мм от раздражающих (рис. 1). Кривые затухания в каждом из 3 пунктов, интерполированные по найденным величинам, дают возможность судить о градиенте следового потенциала вдоль нервного ствола в разные периоды его существования. Следует отметить более быстрое угасание в дальних точках. Так как каждый из ряда активных электродов находился на соответственно разном расстоянии от индифферентного, то можно было бы думать, что различие регистрируемых потенциалов

обусловлено различием межэлектродного промежутка и разным сопротивлением измерительной цепи. Но и при таком расположении отводящих электродов, когда один находился в непосредственной близости к раздражающим, а два других были удалены в обе стороны на равные расстояния от места раздражения (рис. 2), потенциал близкого электрода всегда оставался значительно бóльшим потенциалов дальних, хотя

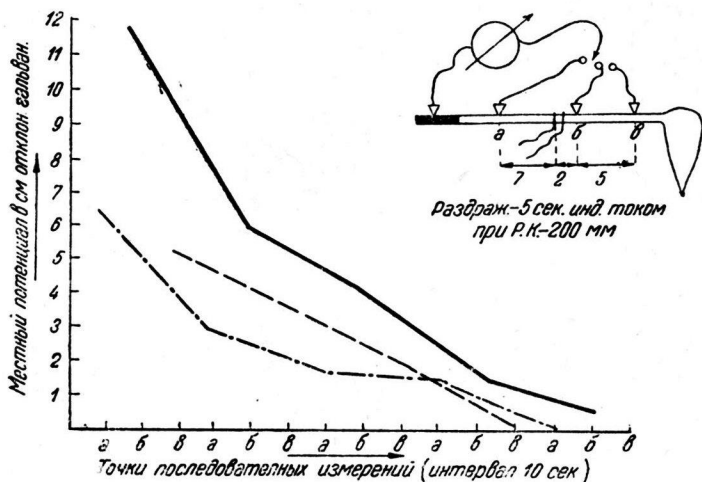


Рис. 2

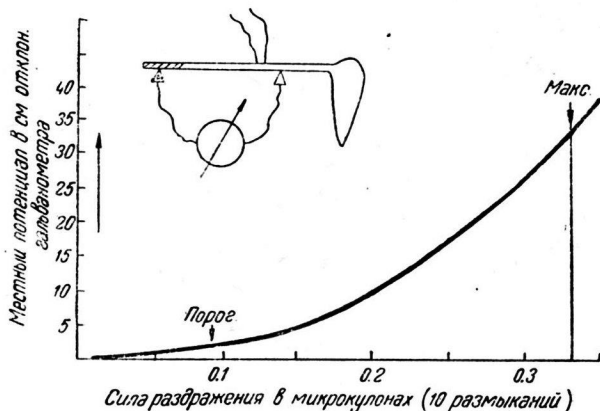


Рис. 3

один из них имел меньший, а другой больший межэлектродный промежуток относительно индифферентного. Следовательно, остаточная положительность обнаруживает в своем движении по нерву быстрое затухание, скорость которого определяет область распространения. Умеренность градиента объясняет трудность выявления следовых потенциалов при двухфазном отведении от неповрежденного нерва, на которую указывал еще Garten (23). Область распространения следового потенциала может не соответствовать месту вызвавшего его процесса, как это было показано Barron и Matthews (24) для электротонических явлений, возникающих в спинном мозгу и распространяющихся по его корешкам.

Таким образом, в отличие от известных свойств бездекрементного проведения фазных изменений волны возбуждения, следовой потенциал ограничен в распространении выраженным декрементом, т. е. обнаруживает свойства местного процесса.

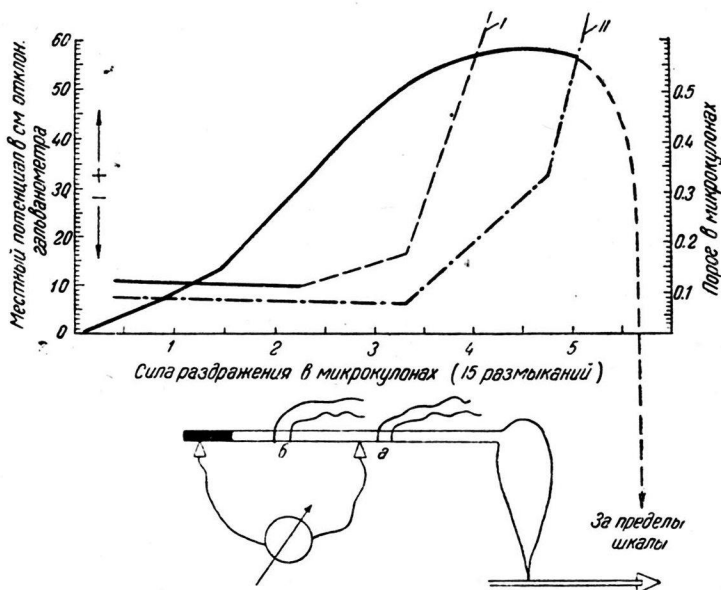


Рис. 4. I — порог в точке б (мера проводимости); II — порог в точке а (мера возбудимости)

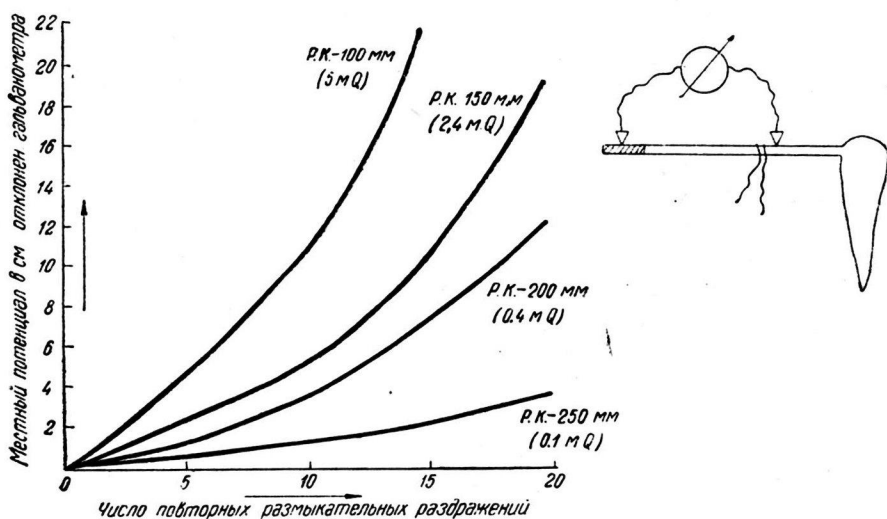


Рис. 5

2. Зависимость следового потенциала от силы раздражения

При увеличении силы раздражения остаточная положительность также усиливается. Если сопоставить значение следового потенциала с величиной раздражения в абсолютных единицах количества электриче-

ства (рис. 3), то при этом обнаруживается отсутствие прямой пропорциональности. Вначале потенциал нарастает медленно, но при достижении максимальной силы раздражения кривая зависимости становится более крутой. Нужно отметить, что при дальнейшем увеличении силы раздражения кривая опять становится пологой, а при достижении повреждающей силы (что обнаруживается в контроле проводимости и возбудимости участка раздражения) круто переходит в область отрицательности (рис. 4). Приведенные суммарные данные согласуются с точными исследованиями Gasser (11), который приходит к выводу, что развитие следового потенциала не подчиняется закону «все или ничего».

Так как объектом наблюдения являлся нервный ствол, то можно было бы предположить, что зависимость величины следового потен-

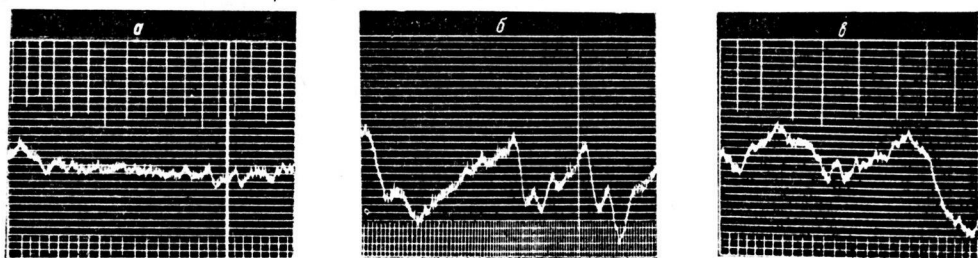


Рис. 6. Запись хронически вживленными электродами из передней части варолиева моста у кошки. Усилитель прямой междупламповой связи, передающий медленные колебания потенциалов без искажений. Замедленные снимки. Отметка времени — 1 секунда. Верхняя отметка — дыхание; а — исходное положение (кошка сидит, мурлыкает); б — через 20 секунд после еды (колбаса) (сидит, мурлыкает); в — спит, свернувшись в клубок

циала от силы раздражителя обусловлена разным количеством возбужденных волокон. Однако это предположение исключается тем, что такая зависимость обнаруживается как для подпороговых, так и для сверхмаксимальных сил.

Фазные потенциалы действия отражают распространяющиеся химические превращения волны возбуждения, которые имеют характер реакций конечного типа, проявляющийся в законе «все или ничего». Следовый потенциал обнаруживает прямо противоположные свойства градуированной реакции и поэтому должен рассматриваться как выражение процесса, отличного от химических превращений волны возбуждения.

3. Накапливание следовых потенциалов

Увеличение следового потенциала может быть достигнуто повторением раздражений. При этом скорость нарастания результирующей величины оказалась тем большей, чем сильнее раздражение (рис. 5). Была также обнаружена обычная зависимость между силой и интервалом эффективной суммации, характерная для суммирующихся процессов.

Накопление остаточной отрицательности при тетанизации объясняется Воронцовым (12) как суммация конечных фаз потенциалов действия. Однако еще Amberson и Downing (10) показали, что «after-potential» не накапливается пропорционально числу «spike». Verzar (25), подчеркивая самостоятельность следовых электрических явлений как деполяризационных изменений, указывает на их способность к суммации.

Невозможность суммирования потенциалов действия вытекает из основных свойств скрывающихся за ними процессов — распространяю-

щихся волн возбуждения с их рефлекторностью. В отличие от дискретности потенциалов действия, следовые потенциалы могут накапливаться, а в случае одновременного выявления положительного и отрицательного последствия интерферировать, обнаруживая, таким образом, свойства местного градуированного процесса.

Обсуждение

То обстоятельство, что следовый потенциал обнаруживает свойства декремента зависимости от силы раздражения и способности к суммации, дает основание считать, что скрывающийся за ним процесс имеет иную природу, чем волна возбуждения в любой ее фазе. Свойства этого процесса — свойства местного накапливающегося изменения, которое возникает уже при подпороговых влияниях и, достигая критической величины, порождает возбуждение, а при измененном функциональном состоянии нерва может приобретать длительно стойкий характер.

Представление о местном изменении, выдвинутое Lucas (26) в форме «excitatory disturbance» конкретизировалось в своем электрическом проявлении в виде учения о «local potential [Hill (27)]. В недавнее время Gasser (28) показал, как местный поляризационный потенциал, достигая порогового значения, приводит к появлению потенциала действия, и, таким образом, продемонстрировал раздельность этих явлений. А если учесть, что условия сохранения длительности местного изменения есть условия выявления следовых потенциалов, то становится понятным единство свойств этих явлений как отражение единства их природы.

Н. А. Рожанский (29), наблюдая внутриклеточные изменения при пигментации поврежденной яблочной кожуры, высказал предположение о самостоятельности процесса раздражения как местного повреждения структуры, которое дает начало распространяющимся процессам деятельности (возбуждения), специфичным для разных клеток, — предположение, в дальнейшем подкрепленное многочисленными фактами и оказавшееся чрезвычайно плодотворным для понимания сложных форм раздражения на синапсах центральной нервной системы. Следует попутно указать, что в новейшее время эта точка зрения получает структурное обоснование в анализе обратимых изменений коллоидов протоплазмы под действием повреждения [Александров и Насонов (30)].

Эволюция процесса раздражения идет от необходимых форм повреждения типа пигментной реакции по пути нарастания скорости восстановления структур и в нервном стволе, где скорости раздражения и возбуждения оказываются близкими, их раздельность выявляется только при таком изменении функциональных свойств нерва, которое задерживает структурное восстановление (парабиоз Введенского, множественный ответ Ritter и Pflüger). Естественно, что электрическое выражение местного изменения при раздражении нормального нервного ствола маскируется потенциалами возбуждения, но в условиях частичного нарушения восстановительных процессов обнаруживается в виде следового потенциала, достигая стойкости потенциала повреждения при необходимом разрушении.

В дальнейших исследованиях Н. А. Рожанский (31) развивает мысль о том, что в концевых частях нейронов (синапсах) восстановительная часть процесса раздражения эволюционно замедляется, в результате чего проведение снова отделяется во времени от раздражения и выработка стойких местных изменений на синапсах тормозных и возбуждающих становится ведущим механизмом в деятельности централь-

ной нервной системы. Действительно, медленные компоненты потенциалов действия приобретают в условиях центральной нервной системы самостоятельное ведущее значение, сохраняя свойства местного процесса [Adrian (18), Adrian и Buytendijk (19), Obrador и Odoriz (32), Barron и Matthews (24)]. Рефлекторная деятельность стволовой части мозга проявляется в изменчивости главным образом медленных частей электроэнцефалограммы [Коган (33)] (рис. 6). Таким образом, стойкость следовых явлений на синапсах получает отражение в стойкости и закономерной изменчивости медленных колебаний потенциала.

Анализ следовых потенциалов с точки зрения представленных ими местных изменений (раздражения) может дать многое для понимания тех основных форм деятельности центральной нервной системы, которые соответствуют «состоянию центрального возбуждения» и «состоянию центрального торможения» в смысле Шеррингтона (34).

В ы в о д ы

1. Свойства следового потенциала — декремент, зависимость от силы раздражения и суммация — прямо противоположны свойствам фазного потенциала действия, являющегося электрическим выражением волны возбуждения.

2. Следовый потенциал по своим свойствам является электрическим выражением местного структурного изменения — раздражения.

3. Скрытая форма следового потенциала в нормальном нервном стволе и самостоятельная изменчивость медленных потенциалов в центральной нервной системе, имеющая функциональное значение, соответствуют эволюции процесса раздражения от быстрой обратимости в волокне до стойких изменений на синапсах в центральной нервной системе.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Du Bois-Reymond, Untersuch. über tier. Elektrizit., 2, 1848—1860.
2. Hering, Sitz-ber. Wien. Akad., Abt. 89, 3, 1884 (цит. по Bethe's Hdb.).
3. Biedermann, Elektrophysiologie, Jena, 1895.
4. Gotch a. Burch, Proc. Roy. Soc., 63, 300, 1898.
5. Garten (цит. по Bethe's Hdb.).
6. Воронцов, Труды физиол. лабор. СПб ун-в., 6—8, 1, 1911—1913.
7. Forbes a. Thatcher, Amer. Journ. Physiol., 52, 409, 1920.
8. Gasser a. Erlanger, Amer. Journ. Physiol., 62, 496, 1922.
9. Woronzow, Pflüg. Arch., 206, 1, 1924.
10. Amberson a. Downing, Journ. Physiol., 68, 19, 1929.
11. Gasser, Amer. Journ. Physiol., 111, 35, 1935.
12. Воронцов и Шерешевский, Ученые записки Каз. ун-в., кн. 2—3, вып. 1—2, 1932.
13. Коган, О применении электроэнцефалографии в исследовании подкорковой области мозга, дисс., Азгиздат, 1936.
14. Kornmüller, Journ. Psych. u. Neur., 44, 447, 1932.
15. Adrian a. Matthews, Journ. Physiol., 81, 440, 1934.
16. Hughes a. Gasser, Amer. Journ. Physiol., 108, 295, 307, 1934.
17. Barron a. Matthews, Journ. Physiol., 83, 5, 1934.
18. Adrian, Journ. Physiol., 71, p. 28; 72, 132, 1931.
19. Adrian a. Buytendijk, Journ. Physiol., 71, 121, 1931.
20. Eccles, Journ. Physiol., 85, 179, 1935.
21. Lloyd, Journ. Physiol., 91, 296, 1937.
22. Коган, Труды Рост. мед. ин-та, сб. 1, 1934.
23. Garten, Pflüg. Arch., 136, 545, 1910.
24. Barron a. Matthews, Journ. Physiol., 87, 26, 1936.
25. Verzar, Pflüg. Arch., 219, 1, 19, 1928.
26. Lucas, Nerv. conduction, 1917.
27. Hill, Proc. Roy. Soc., 119, 305, 1936.
28. Erlanger a. Gasser, Electrical signs of nervous activity, Philadelphia, 1937.
29. Рожанский, Труды физиол. лаб. Дон. гос. ун-в., 1920.
30. Александров и Насонов, Арх. анат., гист. и эмбр., 22, 11, 1939.
31. Рожанский, Сборник труд. Рост. мед. ин-та, № 3, 1939.
32. Obrador a. Odoriz, Journ. Physiol., 86, 269, 1936.
33. Коган, Бюлл. эксп. биол. и мед., 2, 130, 1936.
34. Шеррингтон и сотруди-ки, Рефл. деят. спинн. мозга, Биомедгиз, 1935.

AFTER-POTENTIALS OF THE NERVE AS AN ELECTRIC MANIFESTATION OF A LOCAL PROCESS OF IRRITATION

A. B. Kogan

The after-potential has been shown to exhibit the properties of decrement, dependence on the strength of stimulation and summation capacity. These features differentiate the after-potential from the potentials of the excitation wave, propagated without decrement, according to the «all-or-nothing» law, and suggest that the after-potential is a manifestation of local alterations of the process of irritation.

In the normal nerve, where the rate of restitution of local irritational alterations is high, the electric after-effect is insignificant. In the central nervous system, where stable alterations of irritation at the synapses are predominant, the slow potentials become of primary importance.

The variability of the slow components of the electroencephalogram reflects the variability of the stable vestiges of irritation at the synapses, forming the structural basis of the processes of central excitation and inhibition.

О НЕРВНОМ МЕХАНИЗМЕ РЕГУЛЯЦИИ КРОВООБРАЩЕНИЯ

СООБЩЕНИЕ II. О СООТНОШЕНИИ МЕЖДУ ЦЕНТРАЛЬНЫМИ МЕХАНИЗМАМИ РЕГУЛЯЦИИ КРОВООБРАЩЕНИЯ И ДЫХАНИЯ

В. А. Склярский

Из лаборатории нормальной физиологии
(зав.— проф. Н. А. Рожанский) Ростов-
ского медицинского института

Поступила в редакцию 31.V.1940 г.

В работах, вышедших из лаборатории академика Н. Н. Аничкова [Веселкин (1931, 1933), Гончаров и Петров (1934), Петров (1931, 1935)], устанавливается, что сосудодвигательный и дыхательный центры способны возбуждаться не только рефлекторно, но и химическими и механическими (кровеное давление) раздражителями. Однако рефлекторная деятельность сосудодвигательного центра, по мнению сотрудников Аничкова, осуществляется лишь посредством дыхательного механизма. При выключенном дыхательном центре сосудодвигательный центр не отвечает на обычные рефлекторные раздражения (центрального конца седалищного нерва, синусного нерва и т. д.). Веселкин (1937) согласен допустить некоторую автономность сосудодвигательного центра и его рефлекторных реакций. Он развивает положение о постоянном тоническом влиянии дыхательного центра на сосудодвигательный [Веселкин (1938)]. Петров вслед за Boothby считает даже возможным рассматривать сосудодвигательный центр как часть дыхательного.

Леонов (1936, 1937) на основании опытов с отравлением животных сероводородом также приходит к выводу, что изменения кровяного давления, наступающие при этом отравлении, зависят от иррадиации импульсов с дыхательного центра на вазомоторный и что «в конечном счете рН крови является, повидимому, регулятором центрального тонуса сосудистой системы через дыхательный центр».

Занимаясь анализом характера нервной регуляции кровообращения, я также поставил перед собой задачу выяснения соотношений между центральным нервным механизмом кровообращения и соответствующим механизмом, регулирующим дыхание.

Методика описана в предыдущем сообщении [Склярский (1940)]. Опыты ставились на собаках (10) под морфинно-хлороформным наркозом.

Прежде всего мы постарались выяснить, развиваются ли изменения кровяного давления при раздражении дна IV желудочка параллельно с изменениями дыхания и существует ли какая-либо постоянная строгая закономерность между этими двумя рядами изменений.

Рис. 1 демонстрирует нам случай раздражения дна IV желудочка в точке 2. Хотя кровяное давление повышается довольно значительно, а средний ритм учащается, со стороны дыхания наблюдается лишь незначительное урежение при несколько уменьшенном выдохе.

Рис. 2 представляет другой случай, когда раздражение в той же точке 2 у другого животного вызывает опять-таки резкий подъем кровяного давления наряду с торможением дыхания в стадии углубленного выдоха.

Наконец, следующий рис. 3 показывает, что раздражение дна IV желудочка в точке 1 вызвало торможение дыхания при отсутствии существенных изменений кровяного давления.

Уже эти опыты ставят под сомнение утверждение Петрова и Бузби, что сосудодвигательный центр является частью дыхательного центра, что возбуждение или торможение сосудодвигательного центра яв-

ляется вторичным результатом возбуждения или торможения дыхательного центра. Наоборот, мы с полным основанием можем сделать заключение, что изменения кровяного давления и дыхания развиваются не параллельно, а по каким-то другим, более сложным соотношениям.

Чтобы более детально выяснить состояние возбудимости сосудодвигательного механизма при отсутствии деятельности нервного механизма регуляции дыхания, мы воспользовались двумя методами.

Во-первых, мы несколько видоизменили способ, уже использованный Веселкиным.

В составе вагосимпатического ствола на шее у собаки проходят рецепторные волокна, влияющие как на ритм дыхания (волокна Геринга-Брейера), так и на сосудистый тонус (депрессорные и прессорные волокна). Веселкин, раздражая центральный конец блуждающего нерва, вызывал торможение дыхания, а затем на этом фоне раздражал центральный конец седалищного нерва. При этом ему никогда не удавалось получить изолированный вазомоторный эффект. Эффект повышения кровяного давления получался лишь тогда, когда возбуждался заторможенный перед тем дыхательный центр. Если же он пользовался током слабой силы, то дыхание оставалось заторможенным, а кровяное давление не повышалось.

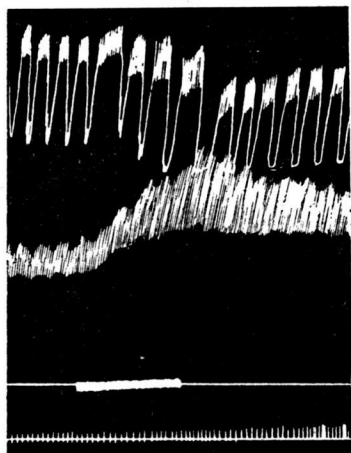


Рис. 1. Опыт 31.III.1937 г. Раздражение дна IV желудочка в точке 2 слева. Расстояние катушек (РК) — 100 мм. Обозначения сверху вниз: 1-я линия — дыхание, 2-я — кровяное давление, 3-я — нулевая линия и сигнал раздражения, 4-я — время в секундах

Предполагая, что сочетанный эффект Веселкина возникал за счет раздражения большого количества болевых волокон, обильно представленных в седалищном нерве, мы решили воспользоваться раздражением не седалищного нерва, а второго блуждающего.

Пользуясь разностью порога, мы подбирали такую силу тока, которая при раздражении центрального конца блуждающего нерва вызывала остановку дыхания при неизменном кровяном давлении. Раздражая на этом фоне центральный конец другого блуждающего нерва током соответствующей силы для получения прессорного эффекта (как правило, порог для прессорных волокон выше, чем для депрессорных и для волокон, тормозящих дыхание), мы смогли установить, что возбудимость сосудодвигательного центра сохраняется, несмотря на то, что дыхательный продолжает оставаться в заторможенном состоянии.

Рис. 4 демонстрирует результат раздражения центрального конца левого блуждающего нерва при расстоянии катушек 120 мм. Как видно из кривой, дыхание останавливается, высота кровяного давления не изменяется, исчезают лишь дыхательные волны. Раздражая другой нерв при расстоянии катушек 100 мм, получаем прессорный эффект, дыхание же и в этом случае прекращается.

Если мы теперь на фоне раздражения левого блуждающего нерва, вызвавшего остановку дыхания при неизменном кровяном давлении, начнем раздражать центральный конец второго блуждающего, то, несмотря на то, что остановка дыхания сохраняется, кровяное давление повышается (рис. 5).

Хотя возникающие при подобной постановке опыта отношения весьма сложны, факт сохранения возбудимости вазомоторного центра к рефлекторным раздражениям при отсутствии возбудимости дыхательного центра остается несомненным.

Особо чувствительным показателем возбудимости вазомоторного центра являются рефлексы, возникающие с рефлексогенной зоны каротидного синуса.

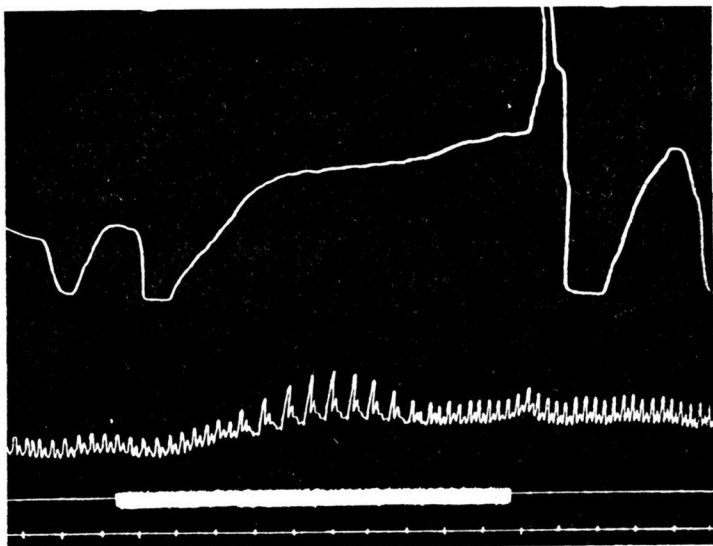


Рис. 2. Опыт 8.I.1937 г. Раздражение дна IV желудочка в точке 2 справа. РК — 100 мм. Обозначения см. на рис. 1

Общеизвестен факт повышения кровяного давления, вызываемого зажатием обеих общих сонных артерий. В особенности значительно это повышение давления, если предварительно устраняется путем перерезки блуждающих нервов влияние депрессоров.

Оказывается, что и на фоне выключенного раздражением блуждающего нерва дыхания зажатие каротид вызывает повышение давления, хотя и не столь значительное, как у той же собаки при нормальном функционировании дыхательного центра.

Мы видим, таким образом, что отсутствие возбудимости дыхательного центра не влечет за собой исчезновения чувствительности сосудодвигательного центра к периферическим импульсам.

Мы воспользовались и другим способом для проверки состояния возбудимости центральных механизмов, а именно, мы применили непосредственно раздражение соответствующих точек дна IV желудочка. Мы раздражали те точки, с которых обычно мы получали эффект повышения кровяного давления на фоне заторможенного дыхания, выключающегося или раздражением блуждающего нерва, или уколом в дно IV желудочка (подробные данные о методике укола и результатах будут представлены в одном из последующих сообщений).

И в этих условиях, как это видно из рис. 6, удастся получить свойственное данной точке при ее раздражении повышение

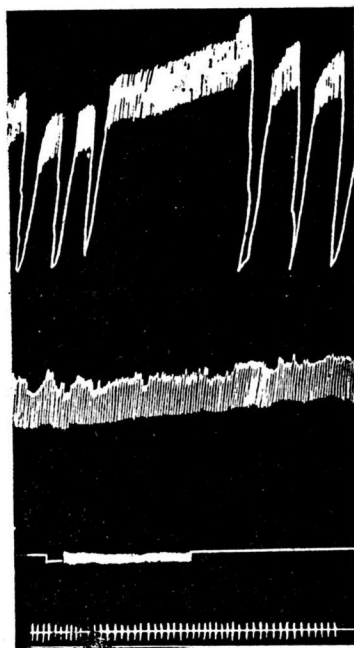


Рис. 3. Опыт 31.III.1937 г. Раздражение дна IV желудочка в точке 1 слева. РК — 100 мм. Обозначения см. на рис. 1

кровенного давления. Центральный механизм регуляции кровообращения оказывается возбудимым, несмотря на отсутствие возбудимости дыхательного центра.

Можно, наконец, продемонстрировать относительную независимость обоих центральных механизмов и еще одним путем.

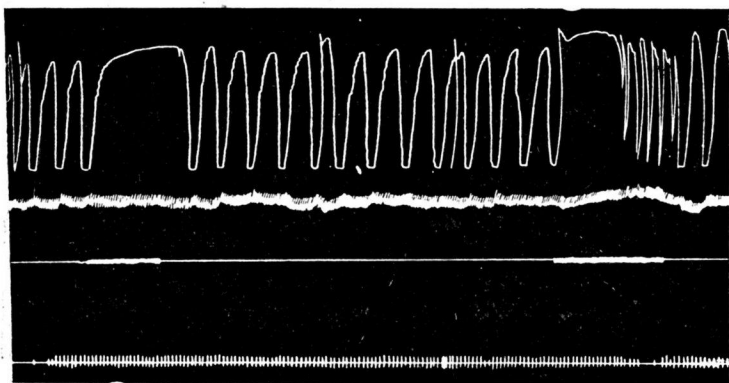


Рис. 4. Опыт 7.V.1937 г. Раздражение центрального конца блуждающего нерва: 1 — РК — 120 мм, 2 — РК — 110 мм. Обозначения см. на рис. 1

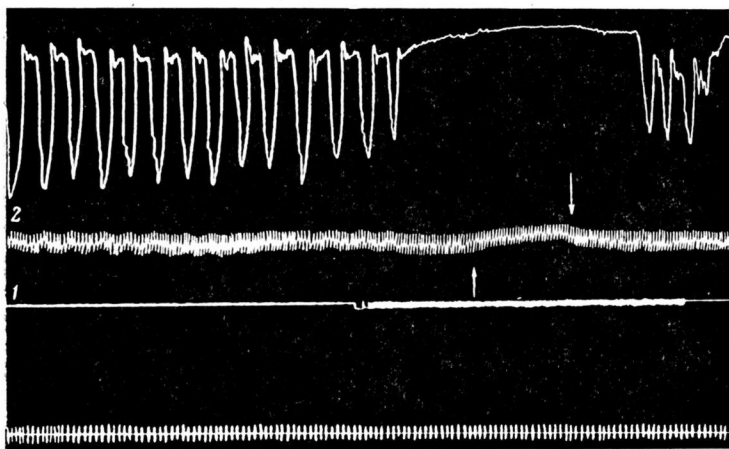


Рис. 5. Опыт 7.V.1937 г. Раздражение обоих блуждающих нервов: 1 — левого (РК — 120 мм) и 2 — правого (РК — 100 мм). Время начала и прекращения раздражения правого блуждающего нерва указано стрелками

На рис. 7 видно, как сильное раздражение в области писчего пера (точка 3) на фоне заторможенного дыхания вызывает диспноэ при отсутствии каких-либо изменений со стороны кровяного давления.

Полученные экспериментальные данные демонстрируют отсутствие какой бы то ни было предопределенности в соотношении центрального механизма регуляции дыхания и кровообращения.

Об отсутствии такой предопределенности в соотношении этих двух центральных механизмов говорят также и опыты Nickolson (1936), который изучал изменения дыхания при охлаждении определенных точек

дна IV желудочка. Этот автор отметил, что наблюдавшиеся при этом изменения кровяного давления не были связаны с изменениями дыхания.

В свою очередь Pinkston, Partington и Rosenblueth (1936), изучая рефлекс на кровяное давление у симпатэктомированных животных, отметили, что у собаки при раздражении афферентного нерва получалось в зависимости от силы тока повышение или понижение кровяного давления, но дыхание при этом не изменялось.

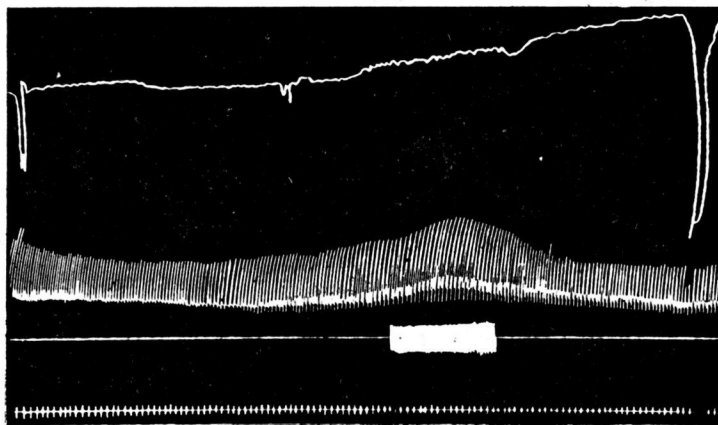


Рис. 6. Опыт 1.IV.1937 г. Раздражение дна IV желудочка в точке 2 слева при РК — 100 мм. Обозначения см. на рис. 1

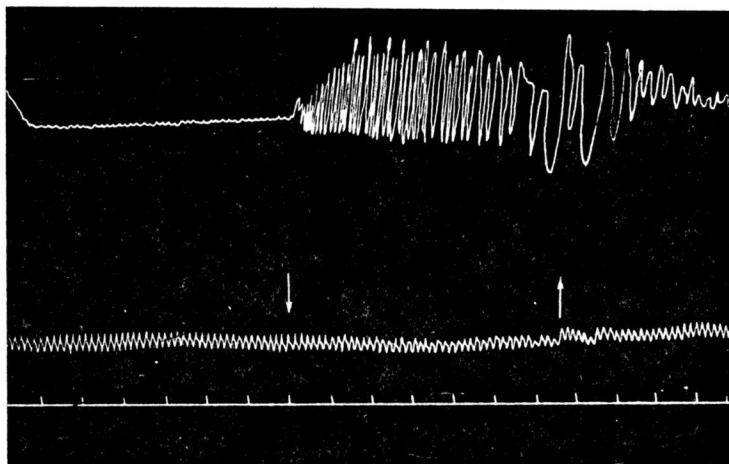


Рис. 7. Опыт 4.II.1937 г. Раздражение дна IV желудочка в точке 3 справа при РК — 80 мм. Обозначения сверху вниз: 1-я линия — дыхание, 2-я — кровяное давление, 3-я — время в 5 секунд и нулевая линия. Время начала и конца раздражения указано стрелками

Следовательно, на основании как наших данных, так и данных других авторов необходимо прежде всего отметить, что дыхание не определяет кровообращения, как и кровообращение не определяет дыхания.

Определяющим моментом для отдельных рефлексов, очевидно, является целостная реакция животного.

Выводы

1. Проведенное на собаках исследование имело целью выяснить соотношение между центральными механизмами регуляции кровообращения и дыхания.
2. Установлено, что сосудодвигательный центр, расположенный на дне IV желудочка, теснейшим образом связан с центральным механизмом регуляции дыхания, но связь эта не носит предопределенного характера и ни в коей мере не представляет соподчиненных отношений [сосудодвигательный центр — часть дыхательного (Boothby), Петров], а является гораздо более сложной.
3. Характер этой связи изменчив и зависит от условий возникновения тех или иных между собой связанных сосудистых и дыхательных реакций.

ЛИТЕРАТУРА

1. Веселкин, Zschr. exp. Med., 85, 615, 1931; Арх. биол. наук, 33, 189, 1933. — 2. Гончаров и Петров, Физиол. журн. СССР, XVII, 764, 1934. — 3. Петров, Zschr. exp. Med., 75, 1, 1931; Тр. Военно-мед. акад. им. Кирова, IV, 23, 1935. — 4. Веселкин, Физиол. журн. СССР, 22, 622, 1937; Тр. Военно-мед. акад., XVII, 81, 99, 1938. — 5. Boothby, Am. Journ. Physiol., 37, 383, 1915. — 6. Леонов, Арх. пат. анат. и физиол., 2, 134, 1936; 3, 3, 1937. — 7. Nickolson, Am. Journ. Physiol., 115, 402, 1936. — 8. Pinkston, Partington a. Rosenblueth, Am. Journ. Physiol., 115, 711, 1936. — 9. Склярский, Физиол. журн. СССР, XXVIII, 211, 1940.

ÜBER DEN NEURALEN MECHANISMUS DER KREISLAUFREGULATION

MITTEILUNG II. ÜBER DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN DEN ZENTRALEN MECHANISMEN DER KREISLAUF- UND ATEMREGULATION,

W. A. Skljarsky

Aus d. Laboratorium f. norm. Physiologie (Vorst.—
N. A. Rozhansky) des Medizinischen Instituts, Ros-
tow a/ Don

1. Die Aufgabe der an Hunden durchgeführten Untersuchungen bestand in der Klarstellung der Beziehungen zwischen den zentralen Mechanismen der Kreislauf- und Atemregulation.
2. Es wurde festgestellt, dass das vasomotorische Zentrum am Boden des 4. Ventrikels in innigstem Zusammenhang steht mit dem zentralen Mechanismus der Atmung. Dieser Zusammenhang ist aber kein präterminierter und entspricht keinesfalls einer Unterordnungs-Beziehung (vasomotorisches Zentrum als Teil des Atemzentrums, vgl. Boothby, Petrow); die Verhältnisse sind viel komplizierter.
3. Dieser Zusammenhang ist veränderlicher Art und hängt ab von den Entstehungsbedingungen dieser oder jener miteinander verbundener Gefäß- und Atemreaktionen.

НЕКОТОРЫЕ СТОРОНЫ КРОВООБРАЩЕНИЯ ПРИ ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Н. В. Данилов

Из кафедры нормальной физиологии Ташкентского медицинского института им. Молотова и отдела физиологии (зав.— проф. Н. В. Данилов) Узбекского института экспериментальной медицины

Поступила в редакцию 21.III.1940 г.

Продолжая изучение функциональных изменений животных и человека в условиях жаркого лета (11), мы занялись исследованием работы сердечно-сосудистой системы. Из всего климато-физиологического комплекса было выделено три ведущих темы: 1) общие физиологические изменения кровообращения, 2) вопросы перераспределения крови, 3) функциональные изменения сердечно-сосудистых реакций.

1. Общие физиологические изменения кровообращения при высокой температуре окружающей среды

Вопрос о значении объема циркулирующей крови для теплорегуляции разрабатывался многими исследователями на людях и собаках как в естественных (Баркрофт, Кодысева и Чиликин), так и в искусственных (тепловая камера) условиях [Девис, Borchard (6), Hick, Keeton, Glickman (3), Pinkston, Magnus, Gregersen (2)].

Все эти авторы отмечают увеличение объема циркулирующей крови при нагревании.

Нами были предприняты в этом направлении самостоятельные исследования. Работа проводилась Красовским В. Л. в период зимних месяцев в условиях тепловой камеры (19). Первая серия опытов была проведена на собаках без гипертермии, вторая — на тех же собаках в условиях гипертермии, когда ректальная температура собак достигала 40—41°. Опыты проводились в тепловой камере в течение часа. Температура воздуха достигала 55—60° по сухому термометру. Одышка появлялась в среднем спустя 20 минут от начала нагрева. Определение объема циркулирующей крови производилось без наркоза вне камеры. Для определения объема применялся 1% раствор краски конгорот, приготовленной на физиологическом растворе. Краска вводилась шприцем в наружную яремную вену через кожу. Кровь для колориметрии бралась спустя 5 минут из противоположной вены.

Результаты произведенных нами измерений приведены в табл. 1.

Как видно из табл. 1, часовое пребывание собаки в тепловой камере при температуре 55—60° по сухому термометру увеличивает количество циркулирующей крови в среднем на 300 см³.

В одном из 5 случаев (собака Джильда) имелось снижение объема. Аналогичное уменьшение объема циркулирующей крови было получено также и в других опытах (собака Куций), которые не вошли в табл. 1. В этих последних опытах животное подвергалось гипертермии до крайнего предела. Это дает нам право заключить, что крайняя степень и продолжительность гипертермии приводит к уменьшению объема циркулирующей крови. Уменьшение же объема крови у собаки Джильды при часовом воздействии тепла (табл. 1) мы склонны объяснить индивидуальными особенностями этой собаки. Уменьшение объема крови при крайних степенях гипертермии находит себе объяснение в работе Springorum (27), который при помощи часов Рейна показал увеличение

Таблица 1. Объем циркулирующей крови собаки при гипертермии (средние данные)

Кличка собаки	Количество опытов	Объем			Процент циркулирующей крови к весу тела	Условия опыта
		форменных элементов	плазмы в см ³	крови в см ³		
Джилда	3	259	711	970	9,6	Без нагревания
»	8	206	563	769	6,6	После тепловой камеры
Волк	8	351	855	1206	7,0	Без нагревания
»	5	369	1085	1454	8,4	После тепловой камеры
Куций	5	571	1026	1597	9,1	Без нагревания
»	3	650	1130	1780	11,0	После тепловой камеры
Пальма	2	294	882	1176	8,9	Без нагревания
»	3	421	1447	1868	11,6	После тепловой камеры
Жучка	3	468	957	1425	9,4	Без нагревания
»	1	520	990	1510	10,7	После тепловой камеры

кожного кровообращения у собаки при воздействии высокой температуры внешней среды. По его данным чрезмерное скопление крови в кожных сосудах может привести к коллапсу.

Увеличение объема циркулирующей крови явилось результатом перераспределения крови и изменения динамического равновесия между количеством межтканевой жидкости и жидкостью крови. Имеющиеся в литературе противоречивые данные в отношении изменений кровяного давления, вероятно, зависят от неодинаковых условий эксперимента. Ряд исследователей (2, 16) указывает, что солнечная ванна не дает постоянных изменений со стороны сердечно-сосудистой системы. Другие исследователи (23, 15) отмечают длительное падение кровяного давления при солнечном облучении.

По мнению Rothman, длительное солнечное воздействие вызывает падение тонуса симпатической системы и уменьшение при этом секреции адреналина (24).

Слоним М. И. и Умидов З. И. не наблюдали в условиях летней жары в Ташкенте такого значительного падения кровяного давления, как это описано Кевдиным и др. в условиях лета в Ашхабаде (18). Венозное давление, по данным Слонима, показывало тенденцию к понижению; Gottlieb на 16 здоровых субъектах обнаружил, что при изменении температуры комнаты от 23,6 до 33,2° систолическое давление остается без изменения, диастолическое увеличивается на 3 мм Hg (8).

Блинова, Завалишина и Коштоянц (5) отмечают у собак при длительном нагревании их в тепловой камере (50°) падение кровяного давления.

Влияние высокой температуры внешней среды изучалось нами на здоровых собаках без применения наркоза. Основные исследования проведены летом в условиях естественного солнечного нагрева. Кровяное давление записывалось при помощи ружинного манометра (12), связанного с бедренной артерией.

Во время записи кровяного давления собака находилась в станке в лямках. Опыты проводились на спокойных собаках, предварительно приученных к станку.

При кратковременном солнечном облучении (1 час) чаще всего мы наблюдали повышение среднего кровяного давления на 20—25 мм Hg. После длительного пребывания на солнечной площадке (3—4 часа) кровяное давление падало. Таким образом, фактор времени играет здесь такую же роль, как и в изменении объема циркулирующей крови.

Нагревание собаки на солнечной площадке до появления значительной одышки изменяет форму кровяных волн. В связи с одышкой исчезают волны второго порядка; высокие пульсовые волны перемежаются с низкими и, таким образом, общие контуры кимограммы теряют свои ровные очертания. Все эти изменения происходят на фоне значительного ускорения сердечного ритма.

Часто при одышке своеобразно изменяется пневмограмма. Как показывает кривая (рис. 1), на частые дыхательные движения происходит наслаивание более продолжительных волн, которые по аналогии с кровяными волнами можно назвать волнами второго порядка. Этот тип дыхания вызывает соответствующие изменения кровяного давления. Продолжительность каждой такой волны равна 2—6 секундам (рис. 1).

В свое время Блинова, Завалишина и Коштоянц отметили, что ваготомия и перерезка чревных нервов в основном не сказываются на изменениях, полученных при перегревании собаки в тепловой камере

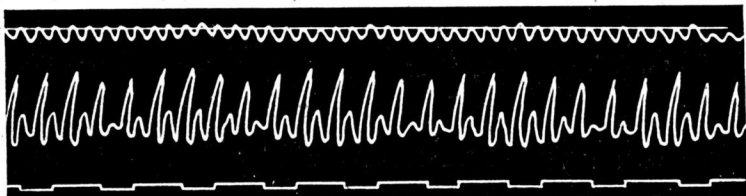


Рис. 1. Два рода дыхательных волн при одышке. Сверху вниз: пневмограмма, кровяное давление в бедренной артерии и запись времени (1 секунда)

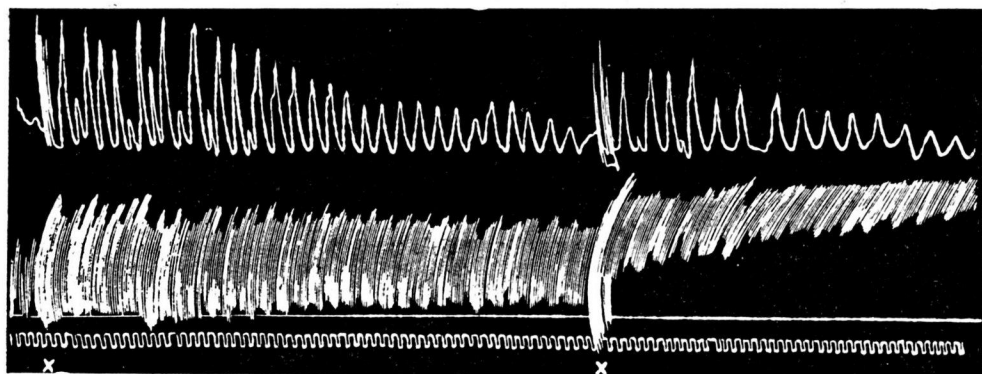


Рис. 2. Влияние перерезки блуждающих нервов и нервов Геринга на дыхание и кровяное давление у собаки при гипертермии. Сверху вниз: пневмограмма, кровяное давление в бедренной артерии и запись времени (1 секунда)

(5). Нами была проделана такая ваготомия у собак, находившихся на солнечной площадке. Оба блуждающих нерва перерезались на уровне III—IV шейного позвонка. Оказалось, что у заранее ваготомированных собак появляется одышка почти через такой же период времени (30 минут), как и у нормальных собак. Этот факт интересен не только в связи с геринг-брейеровской теорией дыхания, но и в связи с отмеченными дополнительными медленными волнами при одышке. Дальнейшие опыты показали, что произведенная в разгар одышки ваготомия, не прерывая одышки, вызывает появление дыхательных движений второго порядка, отражающихся на записи кровяного давления.

Итак, при одышке могут появляться (даже у ваготомированных собак) ритмические импульсы дыхательного центра, которые, вероятно, обуславливают появление соответствующих кровяных волн тем же сложным порядком, как и обычных кровяных волн второго порядка.

Что же касается частого ритма дыхания при гипертермии ваготомированных собак, то, как показывает приводимая кривая, частое дыхание не зависит от целостности основных волокон нервов Геринга (рис. 2).

На кривой рис. 2 записано дыхание и кровяное давление у собаки спустя полчаса после часового пребывания на солнечной площадке. Перерезка блуждающих нервов на шее (первая отметка — х) резко увеличила частоту сердечных сокращений. Значительного урежения дыхания не произошло. Перерезка геринговских нервов (вторая отметка) не дала значительного урежения дыхания; кровяное давление возросло.

Для вскрытия механизма солнечного воздействия на работу сердечно-сосудистой системы были предприняты опыты по изучению свойств крови собаки, подвергшейся двухчасовому облучению. Вазомоторные свойства крови изучались Даниловой Т. И. на препарате Тренделенбурга. Для исследования бралась 2% дефибринированная кровь в растворе Рингера для холоднокровных животных. Опыты показали, что в 10 случаях из 11 кровь, взятая у собаки после 2-часового облучения, вызывает большее сужение сосудов препарата, чем кровь, взятая у той же собаки до ее облучения. Число капель препарата уменьшалось в первом случае на 36—41%, а во втором (контрольном, без нагревания) на 12—18%. Для исследования кровь бралась из уха собаки. Опыты были проведены на четырех собаках.

Из сказанного вытекает, что наши опыты подтвердили до некоторой степени данные Кабанова (17), который обнаружил физиологические изменения крови облученного животного. В опытах Кабанова облучение производилось ртутно-кварцевой лампой.

Гуморальная природа общих изменений сердечно-сосудистой системы при солнечном облучении видна также из опытов с перекрестным кровообращением.

Опыты проделывались (без наркоза) следующим образом: к вживисекционному столу привязывались одновременно две собаки, из которых одна была контрольной, а другая опытной (двухчасовое облучение на солнечной площадке). Собаки подбирались одного пола и приблизительно равного веса. Переливание осуществлялось при помощи анастомоза между центральным концом перерезанной общей сонной артерии одной собаки и периферическим концом одноименной артерии другой собаки. Второй анастомоз производился между другой парой концов сонных артерий. Для предотвращения свертывания крови артерии соединялись при помощи изолированного отрезка наружной венозной вены. Венозный отрезок извлекался из свежего трупа собаки. Техника соединения концов сосудов была следующей. После перерезки сонной артерии между двумя зажимами Диффенбаха на конец артерии надевалось плоское серебряное кольцо с двумя желобками на наружной поверхности. Ширина кольца равнялась 3—4 мм. Затем конец артерии заворачивался таким образом, чтобы интима конца сосуда была обращена кнаружи. Завернутый край артерии фиксировался на кольце при помощи тонкой шелковой лигатуры и на конец артерии натягивалась вена. Конец вены также фиксировался лигатурой на кольце с завернутой артерией. В приготовленном таким образом анастомозе кровь всюду соприкасалась только с интимой, и, следовательно, отпадала необходимость в применении противосвертывающих веществ.

В 6 проделанных опытах двустороннее переливание продолжалось полторы минуты. Как правило, с момента переливания обнаруживалось учащение дыхания у контрольной собаки и замедление его у облученной. Кровяное давление становилось более ровным у облученной и неровным у контрольной. Неровности кровяного давления выражались в виде различной высоты пульсовых волн и непостоянства сердечного ритма. Среднее кровяное давление у контрольной собаки изменялось в различных направлениях, но чаще оно возрастало.

В наших опытах контрольной собаке переливалась кровь с высокой температурой. Однако высокая температура крови, как показали опыты Синельникова, влияет на состояние вегетативных центров (10). Так как наши соответствующие опыты подтвердили выводы Синельникова, то решено было переливать кровь дефибринированную и охлажденную до нормальной температуры тела. Количество переливаемой крови равнялось 300 см³. Опыты показали, что и в этих условиях у

реципиента учащалось дыхание, повышалось кровяное давление и пульсовые волны становились неровными. Кроме того, у контрольной собаки было отмечено слюноотделение. Эта часть опытов была предметом специальных исследований, проведенных мной совместно с Садыковым А. С. В этих опытах впрыскивалось контрольной собаке всего лишь 20 см³ крови, взятой из наружной яремной вены другой собаки после полуторачасового пребывания ее в тепловой камере при 50°. Кровь вводилась в общую сонную артерию. У контрольной собаки было обнаружено и зарегистрировано слюноотделение из подчелюстной железы. Регистрация производилась при помощи мареевской капсулы, соединенной с протоком подчелюстной железы. Ниже приводится соответствующая кривая (рис. 3).

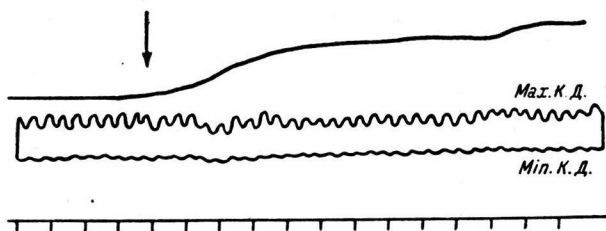


Рис. 3. Слюноотделение у контрольной собаки при вливании ей крови от перегретой собаки. Сверху вниз: саливограмма, кровяное давление в бедренной артерии, отметка времени (10 секунд)

Наибольшим слюногонным действием обладает венозная кровь, взятая из наружной яремной вены. Гуморальное действие крови имеет точку приложения непосредственно в органе, так как слюноотделение было обнаружено при полной денервации подчелюстной железы.

Все эти опыты еще раз подчеркивают существенное изменение физиологических свойств крови после тепловой камеры и при солнечном облучении собак в условиях жаркого лета.

2. Вопросы перераспределения крови при солнечном нагреве

Обращаясь к характеру местных изменений кровообращения при высокой внешней температуре, отметим, что ряд авторов [Hertzman и Dillon (30), Burton (7)] указывает на различие сосудистой реакции кожи в зависимости от участка ее (лба, пальцев и т. д.).

Эти результаты имеют весьма близкое отношение к нашим наблюдениям над реакцией потовых желез в различных областях кожи. При общем тепловом воздействии (в тепловой камере) кожа лба увлажняется в сравнении со своим исходным положением всего лишь в два раза, в то время как степень увеличения влажности кожи ладони равна 9, а тыла стопы и кисти равна 18 и 20. Ряд кожных областей имеет самостоятельные типы нарастания влажности. Наши кривые показали, что влажность кожи лба нарастает медленно при достаточно высокой исходной величине потоотделения. Кожа тыла кисти, имея низкую исходную влажность, круто поднимается вверх и, достигнув известного насыщения, несколько замедляет кривую своего роста. Таким образом, на основании литературных источников и наших данных устанавливается тесная связь между кровоснабжением и секрецией потовых желез в различных участках человеческой кожи.

Такая же связь устанавливается между секрецией и кровоснабжением желудка. Contejean описал влияние кровообращения на секрецию желудка; при перевязках артерий желудка желудочное сокоотделение изменяется качественно и количественно (3). Нас интересовала секреция и кровоснабжение желудка собаки в условиях солнечного нагрева в период летних жарких дней в Ташкенте. Изучение желудочной секреции у собак на солнечной площадке было проделано Т. И. Даниловой (14). Работа проводилась в течение двух летних сезонов на 5 собаках с малыми желудочками по Павлову. Суммарные результаты приведены в следующей таблице.

Таблица 2. Влияние солнечного облучения на желудочную секрецию (средние данные за опыт)

Кличка собаки	Сокоотделение на солнечной площадке в см ³	Сокоотделение в помещении в см ³	Кличка собаки	Сокоотделение на солнечной площадке в см ³	Сокоотделение в помещении в см ³
Каштанка . .	8,57	14,18	Рыжая	2,62	4,21
Бобик	5,53	7,74	Волчиха . . .	5,66	13,35
Джильбарс . .	4,03	9,94			

Как видно из табл. 2, пребывание собак на солнечной площадке (в течение 4 часов) существенно снижает секрецию желудка. К таким же результатам пришел А. С. Садыков (25). Снижение желудочной секреции в условиях солнечной площадки показывает, что в организме животного произошло подавление секреторной функции желудка в связи с усилением процессов терморегуляции, в которых одно из ведущих мест занимает гемодинамика. В аспекте работ Ухтомского справедливо будет сказать, что в этих условиях пищевая доминанта сменилась терморегуляторной.

Как же изменяется кровообращение в желудке при перегреве собаки? Данилова Т. И. показала, что после 3—4-часового пребывания собак на солнце температура в полости малого желудочка повышается на 3—4°. В начале облучения имеет место падение температуры. То же происходит и в прямой кишке. Холдэн описал подобные исследования, проделанные на самом себе. Автор, сидя в весьма холодной комнате, нашел повышение своей ректальной температуры; при переходе же в чрезмерно нагретую комнату он обнаружил падение температуры (32). Nielsen, Herrington и Winslow отметили такое же изменение температуры (20). В нашей лаборатории Амитин-Шапиро М. Л. подтвердил данные Даниловой Т. И. В его опытах (1) температура слизистой желудка и прямой кишки измерялась методом термопар. Опыты проводились в тепловой камере и на солнечной площадке.

Хотя эти данные и отражают процессы перераспределения крови при терморегуляции, но все же они не дают окончательного решения задачи. Мы знаем, что температура органа может быть повышена не только в результате увеличения количества протекающей крови в связи с повышенной функцией органа, но и в зависимости от температуры самой крови при нагреве. Все эти обстоятельства побудили нас заняться прямым определением кровотока в сосудах желудка при пищеварении в условиях солнечного нагрева летом. Для измерения кровотока в артериях желудка была применена методика Рейна.

С этой целью одна из средних артериальных ветвей тела желудка заключалась между диатермо-термоэлектродами. Электроды подшивались к стенке желудка. Кон-

Таблица 3

Время	Кровоток в желудочной артерии за 1 минуту в см ³	Условия опыта	Время	Кровоток в желудочной артерии за 1 минуту в см ³	Условия опыта
11 час. 45 мин.	10	Натошак, в помещении	13 час. 20 мин.	20	С 13 часов 28 минут до 14 часов 13 минут собака была на солнечной площадке. Затем переведена в помещение
11 » 27 »	16		13 » 25 »	20	
11 » 50 »	10		14 » 15 »	14	
11 » 55 »	10	В 12 ч. 10 м. собака накормлена (200 г хлеба, 300 см ³ молока) и оставлена в помещении	14 » 20 »	14	
13 » 10 »	12		14 » 25 »	14	
13 » 12 »	18		14 » 35 »	15	
13 » 15 »	20		14 » 40 »	15	
13 » 17 »	21				

цы проволок от электродов припаивались к четырехгнездной панельке для радиолампы, через которую осуществлялось присоединение приборов. Эта панелька вшивалась в кожную рану по средней линии живота подобно басовской фистуле. Спустя 3 дня приступали к опытам.

Для прогревания протекающей крови в артерии нами применялся аппарат для глазной диатермии. Мощность аппарата снижалась выключением одной из двух параллельно связанных ламп (Г. Д. 50). Термоток, возникающий благодаря температурной разнице крови до и после места нагрева, отводился к зеркальному гальванометру. Установка градуировалась до опытов на собаках. С этой целью через отрезок изолированной артерии соответствующего диаметра пропускалась с различной скоростью кровь из сосуда Мариотта при температуре 38°. Количество протекающей крови измерялось цилиндром с делением. Ниже приводится кривая градуировки (рис. 4).

При измерениях кровотока собака находилась в станке в ламках.

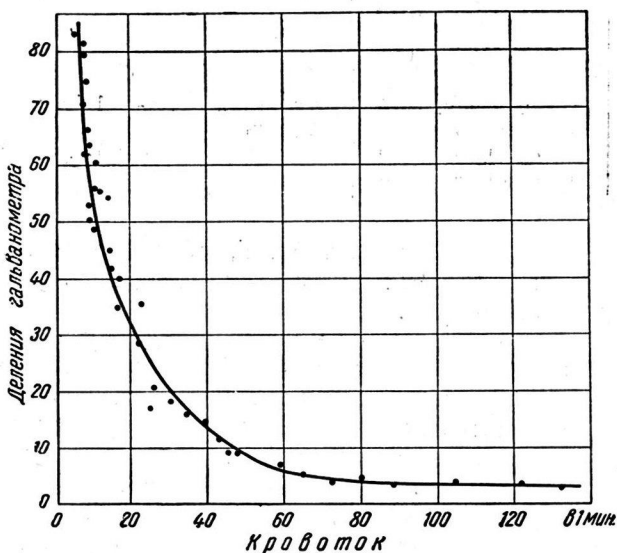


Рис. 4. Градуировка рейновской установки

Приводим данные одного опыта, совпадающие в основном с данными прочих опытов.

На основании этих данных можно прийти к заключению, что после кормежки увеличивается кровоток в ветвях желудочной артерии. Пребывание же собаки на солнечной площадке в разгар пищеварения снижает этот кровоток. В большинстве случаев кровотока, однако, не достигает исходной величины.

Уменьшение кровоснабжения желудка при гипертермии отмечено также при пустом желудке. Об этом говорит табл. 4.

Итак, эти измерения вполне убедительно показали уменьшение кровоснабжения желудка при нагревании собаки солнечными лучами. Это изменение находится в системе общего перераспределения крови. Как показывает следующая таблица, при солнечном нагревании происходит изменение кровообращения и на периферии. В приведенном опыте кровоток измерялся в общей сонной артерии.

Таблица 4

Время	Кровоток в желудочной артерии за 1 минуту в см ³	Условия опыта	Время	Кровоток в желудочной артерии за 1 минуту в см ³	Условия опыта
11 час. 45 мин.	32	Натощак, до сол- нечной площад- ки	15 час. 00 мин.	22	С 1 часа 15 минут до 2 часов 55 минут собака находилась на солнечной пло- щадке
11 » 50 »	32		15 » 15 »	16	
12 » 00 »	32		15 » 10 »	22	
13 » 00 »	34		15 » 15 »	14	
13 » 05 »	35		15 » 20 »	16	
13 » 15 »	34				

Таблица 5

Время	Кровоток в общей сонной артерии за 1 минуту в см ³	Условия опыта	Время	Кровоток в общей сонной артерии за 1 минуту в см ³	Условия опыта
16 час. 00 мин.	14	До солнечной пло- щадки	16 час. 50 мин.	40	После получасо- вого солнечного облучения
16 » 05 »	24		16 » 55 »	52	
16 » 10 »	20		17 » 00 »	50	
16 » 15 »	16				

Как показывает табл. 5, обильное теплорегуляторное слюноотделение и гиперемия языка сопровождались усилением кровотока в общей сонной артерии.

Теплорегуляторное перераспределение крови достаточно подвижно. Мы имели возможность наблюдать усиление кровотока в желудочных артериях при гипертермии, когда собака охлаждалась холодным душем. В таком же направлении действовало питье холодной воды (300 см³).

Итак, нагревание собаки на солнечной площадке вызывает теплорегуляторное изменение кровотока во внутренних органах (желудок) и на периферии (язык, слюнная железа). В желудке кровоток снижается, а в ветвях общей сонной артерии он увеличивается. Нет сомнения, что в этих условиях повышение температуры желудка происходит в основном не за счет повышения обмена веществ в желудке, а в результате того, что теплопотери организма становятся недостаточными.

3. Некоторые функциональные изменения сердечно-сосудистой системы при высокой температуре внешней среды

Разенковым и его сотрудниками неоднократно было показано значение функционального состояния центральной нервной системы и рабочих органов для протекания физиологических процессов. В связи с этим приобретает большой интерес изучение типичных сердечно-сосудистых рефлексов при гипертермии.

В 1875 г. Вахт описал уменьшение тормозного влияния блуждающих нервов на перегретое сердце собаки. Наибольшее тормозное действие наблюдалось при охлаждении сердца до 29° (28). По Clark, у кошек и кроликов снижается влияние блуждающих нервов при повышении температуры их тела на 3—4°. Neumans и Jourdan описали исчезновение рефлекса с каротидного синуса, когда температура тела

перегретой собаки достигала $43,5^{\circ}$. При другой форме гипертермии, когда температура тела поднималась путем инъекций некоторых азотистых соединений, наоборот, не наблюдалось снижение синусного рефлекса (9). Tournade, Chevillot и Chardon нашли усиление сердечнотормозного рефлекса у охлажденной собаки. Тормозной рефлекс вызывался раздражением геринговского и цион-людвиговских нервов. Кроме того, указанные авторы наблюдали длительную остановку сердца при инъекции 1 мг ацетилхолина, когда температура тела собаки снижалась до 30° (29). Блинова, Завалишина и Коштоянц отметили у перегретой собаки (42°) уменьшение прессорного эффекта

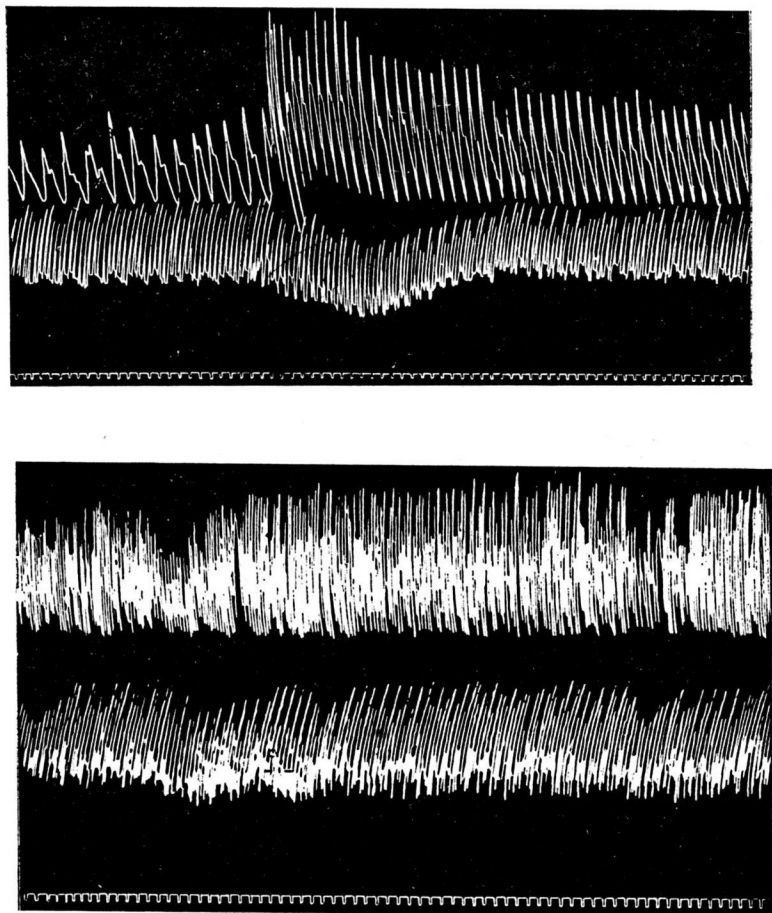


Рис. 5. Результаты раздражения геринговского нерва у собаки до (верхняя запись) и после (нижняя запись) пребывания ее на солнечной площадке. В каждой записи сверху вниз: пневмограмма, кровяное давление в бедренной артерии, отметка времени (1 секунда) и отметка раздражения

в ответ на раздражение бедренного нерва. Авторы объясняют это явление снижением тонуса сосудосуживающих нервов (5). У человека при гипертермии уменьшается величина ашнеровского рефлекса (22).

Для изучения функциональных изменений сердечно-сосудистой системы при гипертермии нами был выбран рефлекс с синокаротидной зоны. Опыты проводились на собаках под морфинным наркозом. Кровяное давление в бедренной артерии записывалось при помощи пружинного манометра. Рефлекс вызывался одновременным зажатием двух общих сонных артерий. Опыты показали, что после часового солнечного облучения летом и после нагревания в тепловой камере зимой (1 час при 55°) значительно увеличивается прессорный рефлекс на за-

жание сонных артерий. С этими опытами хорошо согласуются эксперименты с денервацией каротидных синусов. Нами денервировалась зона путем перерезки основных крупных стволов. При таких условиях мы добивались исчезновения сердечно-сосудистого рефлекса на зажатие сонных артерий. Однако после двухчасового пребывания собаки в тепловой камере (50°) вновь появлялся синусный рефлекс. К этому времени уже имелись все признаки гипертермии (одышка, слюнотечение, повышенная температура тела и пр.). Восстановление рефлекса, вероятно, происходило потому, что имелась неполная денервация каротидных синусов, и оставшиеся единичные волокна геринговского нерва стали проявлять себя после нагревания собаки. К моменту гипертермии изменилось функциональное состояние сосудодвигательного центра и центра регуляции сердечной деятельности. Вероятно, в этих условиях сохранившиеся волокна оказывались достаточными, чтобы вызвать прессорную реакцию. Если это предположение верно, то и эти опыты свидетельствуют об увеличении синусового рефлекса на зажатие сонной артерии в первоначальной стадии гипертермии.

В дальнейшем проводились опыты с искусственным раздражением геринговского нерва. В этих опытах, под легким морфинным наркозом собаки привязывались обычным порядком к вивисекционному столу. В момент отпрепарирования и взятия на лигатуру геринговского нерва морфинный наркоз дополнялся хлороформным. Затем наркоз прекращался. Центральный конец перерезанного нерва находился на электродах с изоляцией. В большинстве случаев мы имели снижение величины депрессорной реакции в ответ на раздражение прерывистым индукционным током (расстояние катушек равно 100) геринговского нерва. Нерв раздражался в первую стадию гипертермии, когда устанавливалась отчетливая одышка и ректальная температура равнялась $40-42^{\circ}$ (рис. 5).

Верхняя кривая рис. 5 записана до нагревания на солнечной площадке. Отметка соответствует раздражению геринговского нерва индукционным током. Произошел обычный депрессорный ответ с усилением дыхания. Нижняя кривая получена у той же собаки после полуторачасового пребывания ее на солнечной площадке. Первая и вторая отметки соответствуют раздражению того же нерва (расстояние катушек равно 100 и 110 мм). В этом случае депрессорный ответ выражен слабее. Кроме того, вместо усиления дыхания имелось уменьшение амплитуды частых дыхательных движений.

Итак, подводя общий итог влияния первой стадии гипертермии на величину рефлекса с синокаротидной зоны, можно отметить увеличение прессорной и уменьшение депрессорной реакции.

В ы в о д ы

1. Часовое пребывание собаки в тепловой камере при температуре $50-60^{\circ}$ увеличивает количество циркулирующей крови в среднем на 300 см^3 .

2. При кратковременном солнечном облучении собаки среднее кровяное давление слегка увеличивается. После длительного пребывания на солнечной площадке среднее кровяное давление падает.

3. Появление одышки не зависит от целостности блуждающих нервов и нервов Геринга.

4. При одышке могут появляться более медленные ритмические импульсы, которые, вероятно, и обуславливают появление соответствующих кровяных волн.

5. Гуморальная природа общих изменений сердечно-сосудистой системы при солнечном облучении устанавливается опытами по методу Тренделенбурга и опытами с переливанием крови другому животному. Кровь (20%) облученной собаки суживает сосуды препарата Тренделенбурга. Кровь длительно нагреваемой собаки обладает слюногонным действием.

6. При длительном пребывании собаки на солнечной площадке сперва происходит падение температуры слизистой желудка и прямой кишки, а затем повышение. Температура желудка повышается первой.

7. У собак, нагреваемых на солнечной площадке, снижается кровоток в артериях желудка.

8. Кратковременное нагревание собаки на солнечной площадке повышает величину прессорного рефлекса с каротидной зоны. Депрессорный ответ при этом снижен.

ЛИТЕРАТУРА

1. Амитин-Шапиро М. Л., Бюлл. Узб. ин-та эксп. медицины, 1939. — 2. Балковский А. А., Кур. дело, 8—9, 82, 1928. — 3. Bardier E., *Traité de physiol. Roger et Binet*, II, 174, 1931. — 4. Баркрофт Д., Основные черты архитек. физиол. функций, Биомедгиз, 1937. — 5. Блинова А. М., Завалишина О. Ф., Коштоянц Х. С., Сборник «Влияние высокой температуры» под ред. проф. И. П. Разенкова, 1, 64, 1934, ОГИЗ. — 6. Borchardt, Arch. Schiffs- u. Tropenhyg., 34, 327, 608, 1930. — 7. Burton A. C., Amer. Journ. Physiol., 127, 437, 1939. — 8. Gottlieb J. S., Amer. Journ. Physiol., 113, 181, 1935. — 9. Heyemans C. et Jourdan F., Physiol. abstr., XXI, 946, 1937. — 10. Гугель-Морозова Т. П., Душко Д. Н., Синельников С. И. и Файтельберг Р. О., Физиол. журн. СССР, XVII, 513, 1934. — 11. Данилов Н. В., Сборник докл. VI Всес. съезда физиологов, биох. и фарм., 402, 1937, Тбилиси. — 12. Данилов Н. В., Физиол. журн. СССР, XXVII, 623, 1939. — 13. Данилов Н. В., Юнусов А. Ю., Дорняк М. М., Остер В., Юнусов З., Ярыгин Н., Нагибина Н. и Рябухин И., Бюлл. эксп. биол. и мед., 1940. — 14. Данилова Т. И., Функциональные изменения желудочной секреции у собак, дисс. (рукопись), 1940. — 15. Дихтяр С. Р. и Данилова Т. И., Труды Узб. отд. Всесоюз. о-ва физиологов, биох. и фарм., 1, 12, 1935. — 16. Illenyi, Dtsch. Med. Wschr., 16, 642, 1937. — 17. Кабанов А. Н., Гигиена труда и техн. безоп., № 2, 1936. — 18. Кевдин Н. А., Баратов Р. и Салач Н. В., Клин. мед., XVI, 786, 1938. — 19. Красовский В. Д., Советск. здрав. Узб., 1940. — 20. Nielsen M., Herrington L. P. a. Winslow C.-E. A., Amer. Journ. Physiol., 127, 573, 1939. — 21. Pinkston J. O., Magnus, Gregersen J., Amer. Journ. Physiol., 113, 106, 1935. — 22. Radot V. P., Marris G. et Lemant J., C. r. Soc. biol., 123, 670, 1936. — 23. Rothman St., Klin. Wschr., 19, 1920. — 24. Rothman St., Zschr. f. exp. Med., 36, 398, 1923. — 25. Садыков А. С., Влияние кок-чая на организм животных и человека, дисс. (рукопись), 1939. — 26. Слоним М. И., Умилова З. И., Федорова П. И., Вопросы климатофизиологии, Госиздат, Ташкент, 1939. — 27. Springorum P. W., Ber. Physiol., 106, 101, 1938. — 28. Tigerstedt R., Physiol. Kreisl., II, 333, 1921. — 29. Tournade A., Chevillat M. et Chardon G., C. r. Soc. biol., 121, 505, 1936; 128, 166, 1938. — 30. Hertzman A. B. and Dillon J. B., Amer. Journ. Physiol., 127, 671, 1939. — 31. Hick F. K., Keeton R. W. a. Glickman N., Amer. Journ. Physiol., 126, 533, 1939. — 32. Холдэн Дж. С. и Пристли Дж. Г., Дыхание, Биомедгиз, 406, 1937.

ÜBER DIE VERÄNDERUNGEN DES BLUTKREISLAUFS BEI EINWIRKUNG HOHER TEMPERATUREN AUF DEN ORGANISMUS

N. W. Danilow

Vom Lehrstuhl f. norm. Physiologie des Medizinischen W. M. Molotow-Instituts, Taschkent, und Abteilung f. Physiologie (Vorst.: N. W. Danilow) des Uzbekischen Instituts f. experim. Medizin

Es wurden experimentelle Untersuchungen ausgeführt über die Veränderungen im Kreislaufsystem bei natürlicher Einwirkung hoher umgebender Temperatur. Die meisten Versuche wurden im Sommer auf einem Solarium in der Stadt Taschkent durchgeführt.

1. Einstündiger Aufenthalt eines Hundes in der Wärmekammer bei einer Temperatur von 55—60° (gemessen am trockenen Thermometer) führt zu einer Zunahme der Menge des zirkulierenden Bluts um durchschnittlich 300 ccm.

2. Bei kurzdauernder Sonnenbestrahlung steigt der mittlere Blutdruck beim Hund etwas an. Nach langdauerndem (3—4 Stunden) Aufenthalt im Solarium sinkt der mittlere Blutdruck.

3. Das Auftreten von Dyspnoe ist unabhängig von der Intaktheit der Vagi und der Hering'schen Nerven.

4. Bei Dyspnoe können langsamere rhythmische Wellen auftreten; durch diese ist wahrscheinlich das Auftreten entsprechender Blutwellen zu erklären.

5. Durch Versuche nach der Trendelenburg'schen Methode und durch Versuche mit Bluttransfusion an einen anderen Hund lässt sich die humorale Natur der allgemeinen Veränderungen im Kreislaufsystem bei Besonnung feststellen. Das verdünnte Blut (2%) von besonnenen Hunden verengt die Gefäße des Trendelenburg'schen Präparats. Das Blut eines lange besonnenen Hundes regt die Speichelsekretion an.

6. Bei langdauerndem Aufenthalt des Hundes im Solarium erfolgt erst eine Senkung der Temperatur der Magen- und Mastdarm-Schleimhaut, dann eine Steigerung derselben (zuerst im Magen).

7. Bei besonnenen Hunden nimmt die Durchblutung der Magenarterien ab.

8. Kurzdauernde Besonnung im Solarium steigert beim Hund den Wert des pressorischen Reflexes von der Carotiszone. Der depressorische Reflex ist dabei vermindert.

ЗНАЧЕНИЕ ЛОБНЫХ СИНУСОВ В МЕХАНИЗМЕ РЕГУЛЯЦИИ ДЫХАТЕЛЬНОГО РИТМА У СОБАКИ

СООБЩЕНИЕ I. МЕТОДИКА РЕГИСТРАЦИИ ДЫХАНИЯ У СОБАКИ ЧЕРЕЗ
ХРОНИЧЕСКУЮ ФИСТУЛУ ЛОБНОЙ ПАЗУХИ

П. Ф. Текстов

Из кафедры физиологии (зав.— доц.
Р. Б. Гарибьян) Ростовского-на-Дону пе-
дагогического института

Поступила в редакцию 31.V.1940 г.

Для регистрации дыхания у животных и человека предложено много методик, отмечающих различные стороны дыхательного акта, а именно: регистрируются изменения окружности грудной клетки, записываются движения диафрагмы, используются изменения трахеального и внутрилегочного давления и регистрируются через пищевод изменения внутригрудного давления.

Часть из указанных методов регистрации дыхания в настоящее время имеет лишь исторический интерес, другие же, разрешая некоторые частные вопросы, являются технически мало доступными.

В условиях острого опыта наиболее надежным оказался метод Лючиани-Розенталя, четко передающий изменения внутригрудного давления в процессе дыхания. Однако этот способ регистрации дыхания может быть использован только в острых опытах. Между тем регистрация дыхания на хронически подготовленных животных является абсолютно необходимой для разрешения многих вопросов. Из известных до сих пор методов записи дыхания в хронических опытах используется лишь манжетный метод Мареев. Известно, что метод Мареев обладает целым рядом недостатков. Наиболее важными из них являются следующие: 1) характер записи резко меняется в зависимости от места, на которое наложена манжетка; 2) общие движения животного как «спонтанные», так и вызванные искажают характер кривой.

Работая над вопросом о значении лобных синусов в механизме регуляции дыхательного ритма, мы поставили себе одной из частных задач заменить манжетный способ записи дыхания, страдающий указанными

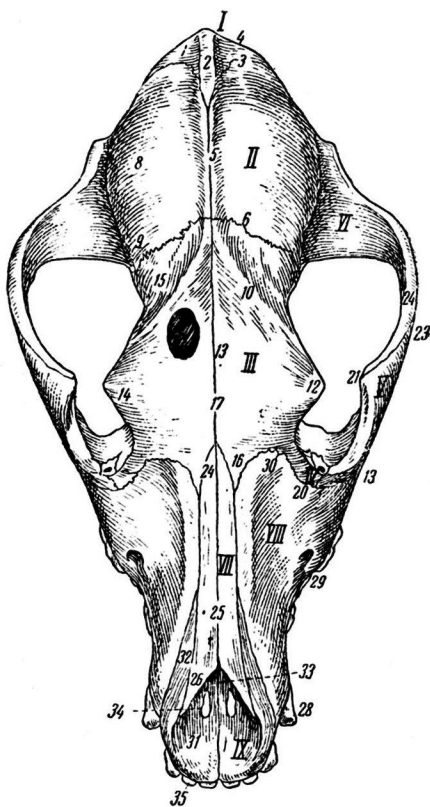


Рис. 1. Череп собаки. Черным эллипсисом отмечено место трепанации лобной кости впереди от полукружной линии для вживления фистульной трубки в лобный синус

дефектами, способом, не зависящим от общих движений животного, передающим дыхательные движения, вызванные применением различных раздражителей.

Для разрешения этой задачи мы использовали анатомические связи лобных синусов собаки с носовыми ходами. Изменения давления в синусах, сопровождающие фазы дыхания, мы решили использовать для записи последнего. Многочисленные опыты обнаружили преимущества нашего метода перед применявшимися до сих пор.

Для регистрации изменений давления в синусах в остром опыте трупаном просверливается отверстие в лобной кости, кпереди от полукруж-

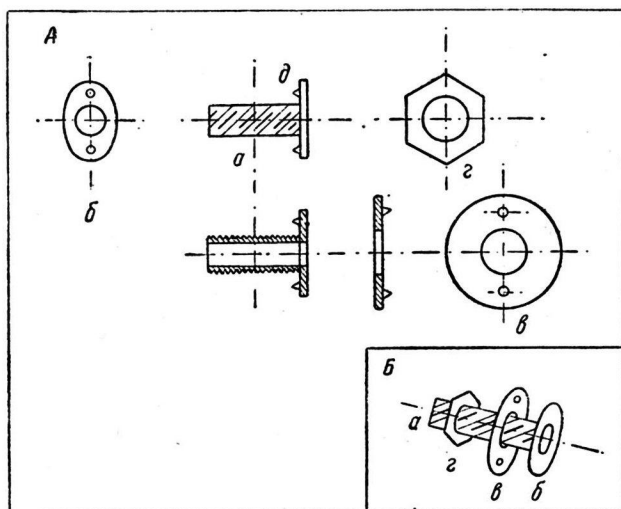


Рис. 2. А — разрезы фистульной трубки. а — фистульная трубка; б — эллиптическая пластинка; в — шайба; г — гайка; д — зубцы на эллиптической пластинке и шайбе. Б — фистульная трубка в целом

ной линии. В отверстие вставляется соответствующего диаметра резиновая трубка, соединенная с капсулой Марей. В хронических же опытах мы пользуемся вживлением фистульных трубок в лобные синусы. В асептических условиях просверливается отверстие в лобной кости (кпереди от полукружной линии) эллиптической формы (рис. 1); в него вводится серебряная фистульная трубка с эллиптической пластинкой на конце (рис. 2).

Трубка с пластинкой в синусе поворачивается на 90°. Два зубца, имеющиеся на пластинке и на покрывающей сверху кость шайбе, фиксируют трубку при закручивании гайки. Наружный конец фистульной трубки закрывается пробкой или ватным тампоном. Накладываются швы на подкожную фасцию и кожу. Операция протекает бескровно. Оперированные животные операцию переносят легко. На 3—4-й день собака готова к опыту. Вживленные фистульные трубки сохраняются долго. В наших случаях — год и дольше.

Приводим несколько кривых дыхания, записанных по нашему методу (рис. 3). В некоторых кривых запись производилась параллельно манжетным способом и методом Лючиани-Розенталя.

Сопоставление кривых обнаруживает полную аналогию в записях, полученных по методу Лючиани-Розенталя и нашему. Как и у Лючиани-Розенталя, наш метод регистрирует на кимографе вдох опусканием кривой, а выдох — ее поднятием.

Мы исследовали чувствительность и точность нашей методики при применении различных раздражителей (аммиак, раздражение централь-

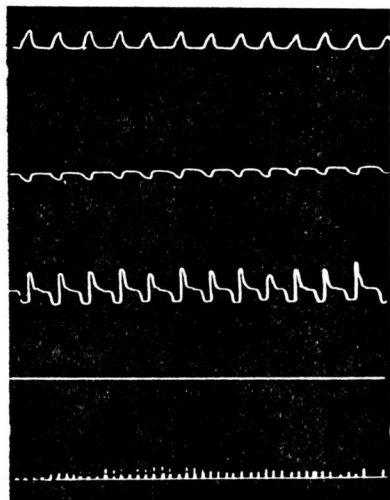


Рис. 3. Сравнение записей дыхания по Марею-Лючиани-Розенталю и нашему методу у собаки в остром опыте. Первая кривая сверху — запись по Марею; вторая — запись по Лючиани-Розенталю; третья — запись по нашему методу; четвертая — запись отметки раздражителя; пятая — запись времени.

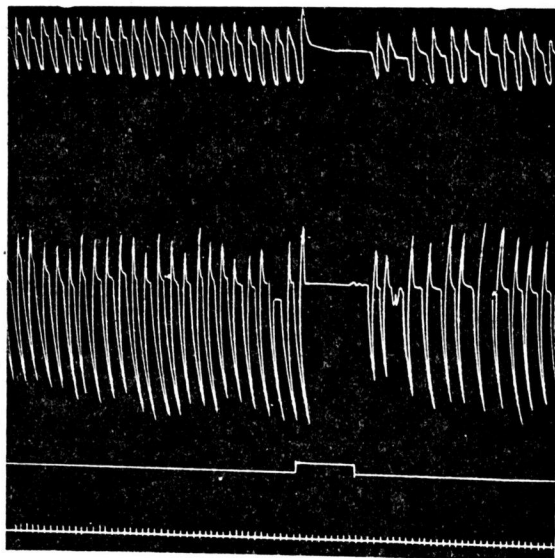


Рис. 4. Раздражение центрального конца блуждающего нерва у собаки (РК—70 мм). Первая кривая — запись дыхания по Лючиани-Розенталю; вторая — запись по нашему методу; третья — запись отметки раздражителя; четвертая — запись времени.

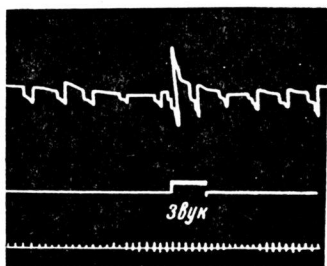


Рис. 5. Влияние гаснущего тормоза на дыхание у собаки Найды. Первая кривая — запись дыхания по нашему методу; вторая кривая — запись отметки раздражителя; третья кривая — запись времени.

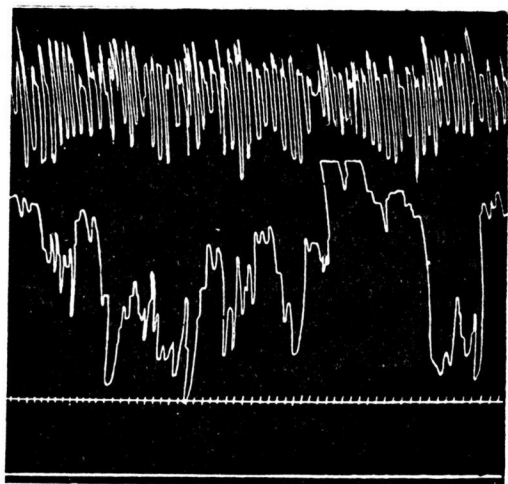


Рис. 6. Влияние общих движений собаки на дыхание. Первая кривая — запись отметки раздражителя; вторая кривая — запись времени; третья кривая — запись дыхания по Марею; четвертая кривая — запись дыхания по нашему методу.

ных концов верхне-гортанного нерва, седалищного и блуждающего нервов индукционным током разной силы). В настоящем сообщении мы вынуждены ограничиться приведением лишь двух кривых, четко под-

черкивающих чувствительность и точность нашего метода (рис. 4 и 5).

Влияние примененных нами раздражителей очевидно. Характерная рефлекторная остановка дыхания при раздражении центрального конца блуждающего нерва в остром опыте и изменение характера дыхания в хроническом опыте при действии гаснувшего тормоза с несомненностью подчеркивают пригодность метода. Сопоставление же кривых, полученных нашим методом и способом манжетным (рис. 6) при активных и пассивно полученных общих движениях животного, явно подчеркивают достоинства нашего метода.

Нам кажется, что наш метод, устраняющий недочеты манжетного способа и вместе с тем легко применимый для регистрации дыхания у всех позвоночных, имеющих лобные синусы, дает в руки физиологов надежный способ регистрации дыхания в хронических опытах на животных.

Однако этим не исчерпывается важность предлагаемой нами методики, с ее помощью возможно разрешение некоторых вопросов физиологии обоняния и дыхания. Здесь лишь интересно отметить то, что этот метод дал нам возможность разрешить вопрос о роли и значении самих лобных синусов. На очень большом экспериментальном материале, в опытах главным образом на хронически оперированных собаках, нами установлено участие лобных синусов в механизме регуляции дыхательного ритма у собаки.

BEDEUTUNG DER FRONTALSINUS IM REGULIERUNGSMECHANISMUS DES ATEMRYTHMUS BEIM HUND

MITTEILUNG I. METHODE DER REGISTRIERUNG DER ATMUNG BEIM HUND DURCH EINE CHRONISCHE FISTEL DES *SINUS FRONTALIS*

P. F. Tekutow

Vom Lehrstuhl f. Physiologie (Vorst.: Doz.
R. B. Garibjan) des Pädagogischen Instituts,
Rostow a/Don

К МЕХАНИЗМУ ВОЗНИКНОВЕНИЯ АЛЬТЕРНИРУЮЩИХ СОКРАЩЕНИЙ СЕРДЦА¹

М. Уколова

Из физиологической лаборатории (зав.—
проф. Н. А. Рожанский) Ростовского ме-
дицинского института

Поступила в редакцию 21.III.1940 г.

Одним из наиболее действительных способов борьбы с фибрилляцией желудочков изолированного сердца теплокровного является временное прекращение притока питательного раствора в коронарную сеть. На это влияние выключения притока было указано еще Langendorff. Такое же действие выключения питания мы обнаружили на сердцах, изолированных по методу двойной перфузии (14). Заинтересовавшись механизмом данного явления, мы поставили ряд опытов с остановкой притока питательного раствора на нормально сокращающемся сердце и получили отчетливую альтернацию сокращений, следующую за первоначальным увеличением их амплитуды.

Такое явление для изолированного сердца было описано впервые Кулябко (1901) под названием дикротизма; позднее Gross, затем Kisch нашли, что при всяком нарушении кровообращения в области коронарных сосудов возникает альтернанс. Lewis вызывал альтернирующие сокращения путем зажатия коронарных сосудов, а Kisch получал путем зажатия правой или левой коронарной артерии изолированного сердца альтернацию либо правого, либо левого желудочка.

С другой стороны, Langendorff, специализировавшийся изучением влияния на сердечную деятельность остановки притока, не упоминает о таком явлении альтернации. Наоборот, в противовес данным Cohnheim, Schultess-Rechberg, Michaelis и др., он приводит кривые с правильным падением амплитуды сокращений и с постепенным замедлением ритма.

По свидетельству Кулябко, Локк в частном письме к нему сообщил о том, что в его опытах на сердце, изолированном по Langendorff, дикротизм от остановки притока получался не всегда. Кулябко же считал этот феномен постоянным и лишь изредка отсутствовавшим у сердец, вырезанных из долго лежавших трупов. Что касается наших наблюдений, то явление альтернации при прекращении притока питательного раствора наблюдалось в каждом опыте без исключения и лишь отодвигалось во времени при частых повторных выключениях притока.

При сопоставлении условий, в которых ставились опыты, оказалось, что, в то время как Langendorff и Локк пользовались специальным термостатом для поддержания постоянства температуры не только питательного раствора, но и воздуха, окружающего сердце, другие авторы производили свои наблюдения на сердце открытом (Kisch, Кулябко, Осинковский и др.).

На основании учета этих методических особенностей нами было сделано предположение о том, что альтернация сокращений при остановке притока проявляется при условии, когда прекращение доступа теплого питательного раствора в коронарные сосуды ведет к охлаждению сердца. То, что охлаждение сердца повышает predisposition к альтернации, следует из работы Cushny. Kisch получал резко выраженный альтернанс после зажатия коронарных артерий на изолированном сердце, снабжаемом рингеровским раствором с температурой 21—23°. В других опытах Kisch уже имеющийся альтернанс исчезал при нагревании питательного раствора до более высокой температуры. Несмотря на то, что, с одной стороны, Kisch с очевидностью установил зависимость альтернации от прекращения снабжения коронарных артерий и

¹ Доложено на VIII Кавказском съезде физиологов в 1939 г. в г. Баку. Экспериментальная часть работы проведена в физиологической лаборатории Свердловского медицинского института (зав.— проф. В. В. Парин).

выделил этот случай перемежающихся сокращений как «коронарный альтернанс», а с другой — подтвердил зависимость альтернации от охлаждения сердца, вопрос о возможной связи этих двух явлений не поднимался совсем.

Результаты опытов

Для проверки предположения о зависимости коронарного альтернанса от охлаждения сердца было проведено 2 серии опытов.

В первой серии сердца 15 кроликов и 10 кошек изолировались обычным путем без термостата.

Остановка притока питательного раствора на таком сердце вела к появлению нарушений ритма тем быстрее, чем ниже оказывалась температура воздуха вокруг сердца. При температуре 24° альтернация возникала через 7 минут, при температуре 14° — через 1,5—2 минуты (рис. 1), а при температуре 9° — через 12 секунд.

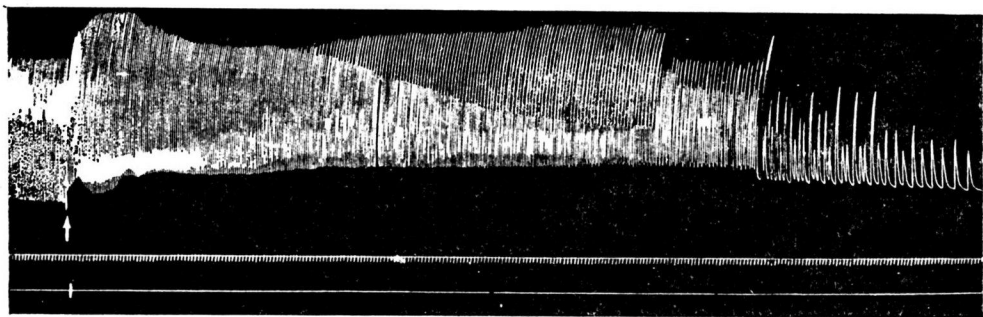


Рис. 1. Запись сокращений изолированного сердца кошки. Стрелка показывает момент прекращения притока рингеровского раствора в аорту. Время — 2 секунды

Из всех кривых в этих опытах видны 3 стадии изменений (рис. 1), сопровождающих остановку притока питательного раствора в правильной последовательности: 1) увеличение силы сокращений, наступавшее очень быстро, почти одновременно с пережатием трубки, подающей рингеровский раствор, 2) появление правильной смены малых и больших сокращений, причем малые сокращения постепенно уменьшаются, а большие — увеличиваются, 3) появление групп неравномерных сокращений, разделенных более или менее продолжительными паузами. После 3-й стадии изменений наступало полное прекращение сердечной деятельности.

Вторая серия опытов на 20 сердцах кроликов была проведена при $37,5^{\circ}$ в условиях термостата¹. Схема включения термостата показана на рис. 2. Устройство термостата обеспечивало поддержание температуры с точностью до $0,05^{\circ}$. Постоянство давления рингеровского раствора достигалось при помощи несколько видоизмененной (рис. 2, б) системы Langendorff. Во всех опытах, кроме одного, полностью отсутствовала альтернация сокращений. В 26,5% всех опытов остановка притока питательного раствора вела к постепенному снижению амплитуды сокращений и к постепенному же увеличению интервалов между ними. Ни малейших нарушений в смысле чередований больших и малых волн не было обнаружено на всем протяжении записи, вплоть до полной остановки сердца (рис. 3). В 31,3% опытов на фоне равномерного уменьшения сокращений обнаружались отдельные группы неравномерных сокращений, напоминающие третью стадию изменений.

¹ Термостат был сконструирован при помощи лаборанта кафедры физиологии В. М. Воробьева.

полученных при остановке притока к сердцу вне термостата (рис. 4). В 37% опытов кривые показали одну мало заметную, но существенную деталь. При беглом просмотре этих кривых можно было заключить, что альтернации, как и в предыдущих опытах, нет совсем, однако вместо этого обнаружались зубцы на диастолическом колене, вначале едва намечающиеся, затем достаточно хорошо выраженные (рис. 5). Исключив возможность появления их вследствие инерции записывающего рычажка, мы пришли к заключению, что эти зубцы могут быть выражением полностью непроявившейся альтернации.

Обсуждение результатов опытов

Известно, что наступление альтернаций может быть вызвано самыми разнообразными воздействиями. То, что в результате обеих серий опытов в термостате и без него получились некоторые сходные изме-

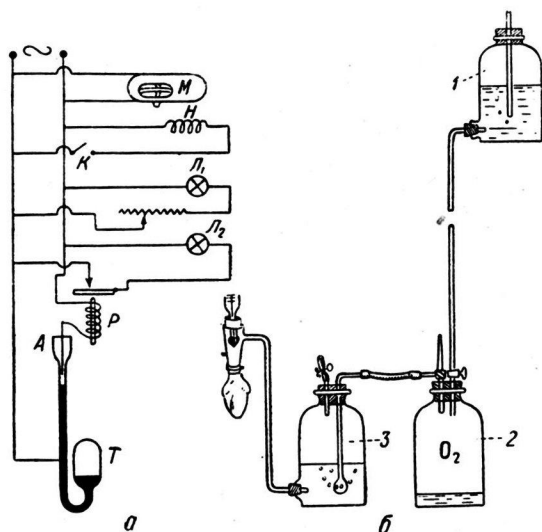


Рис. 2. *а* — схема электрической части термостата. В осветительную сеть параллельно включены: мотор (*М*), большой нагреватель (*Н*), включаемый через ключ (*К*) по достижении необходимой в опыте температуры, лампа (*Л₁*) в 100 W (через реостат), лампа (*Л₂*) в 25 W, периодически выключаемая через реле (*Р*). Обе лампы — дополнительные нагреватели. Подвижной контакт (*А*) ртутно-толуолового терморегулятора (*Т*) устанавливается при помощи кремальеры над поверхностью ртути после того, как только достигнута необходимая температура термостата и выключен основной нагреватель. При повышении температуры сверх заданной ртуть терморегулятора замыкает первичную цепь реле, размыкая цепь вторичную, в которую включена одна из электрических ламп (*Л₂*) (телефонное реле переделано из замыкающего в размыкающее). *б* — схема подачи раствора к сердцу в термостате: 1 — мариоттова склянка с водой расположена на высоте 1—1,5 м; 2 — сосуд с O_2 — вне термостата; 3 — сосуд с рингером — в термостате

нения, вызванные остановкой притока питательного раствора, не является неожиданностью, так как в обоих случаях заведомо производилось одинаковое нарушение питания сердечной мышцы.

Требуют объяснения не эти сходные в обеих сериях изменения, а бросающееся в глаза исчезновение выраженной альтернации при остановке притока питательного раствора к сердцу, помещенному в термостате.

Когда сердце изолируется обычным путем без обогривания снаружи, то вслед за остановкой притока наступает охлаждение сердечной мышцы.

То, что при этом сердце охлаждается неравномерно, т. е. что существует падение градиента температуры от внутренней к наружной поверхности, не требует особых доказательств. Насколько же легко возникает альтернанс при частичном охлаждении сердца, следует из прекрасных исследований Koch на сердце лягушки. Koch же подтверждает данные Kropesker об изменении рефрактерной фазы при охлаждении. Kisch

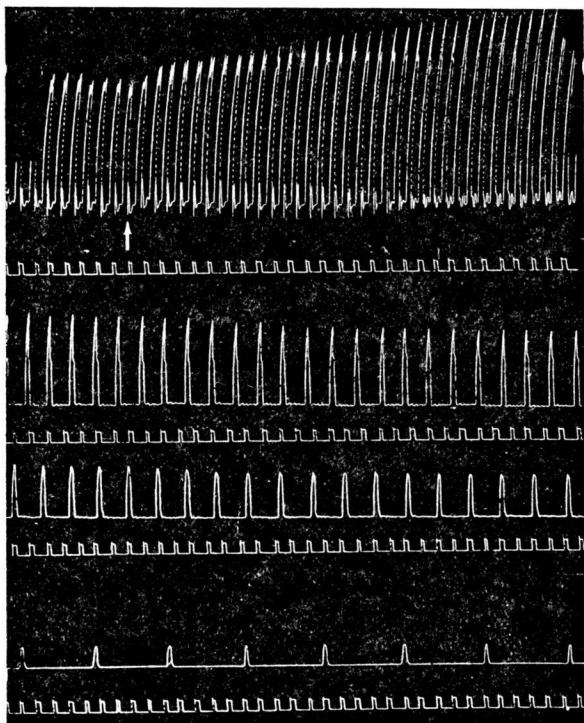


Рис. 3. Запись сокращений изолированного в термостате сердца кролика. ↑ — момент прекращения притока рингеровского раствора в аорту. Время 2 секунды

объясняет так называемый спонтанный альтернанс, возникающий в случае, когда вырезанное сердце теплокровного оставляют лежать некоторое время, действием охлаждения, под влиянием чего различные участки сердца становятся неодинаковыми в функциональном отношении.

Мы склоняемся к тому, что если основанием для возникновения коронарного альтернанса являются определенные биохимические сдвиги, вызванные нарушенным питанием сердечной мышцы (Kisch), то главным условием, облегчающим проявление альтернации, является неравномерное охлаждение сердца. Механизм такого действия охлаждения сводится к удлинению рефрактерной фазы, а следовательно, к укорочению периода отдыха некоторых частей сердца.

Сглаживание или полное исчезновение коронарного альтернанса при нагревании сердца зависит от того, что нагревание действует в противоположном смысле на рефрактерный период, укорачивая его, следовательно, удлиняя период восстановления (Marey).

Обнаруженная в наших опытах зависимость коронарного альтернанса от охлаждения сердца говорит в пользу того, что удлинение рефрактерного периода, происходящее, повидимому, в поверхностных слоях мы-

шечных волокон, может играть основную роль в развитии перемежающихся сокращений.

Мы далеки от того, чтобы считать охлаждение причиной возникновения альтернанса не только во всех случаях, но даже в частном случае коронарного альтернанса, но действие охлаждения подчеркивает

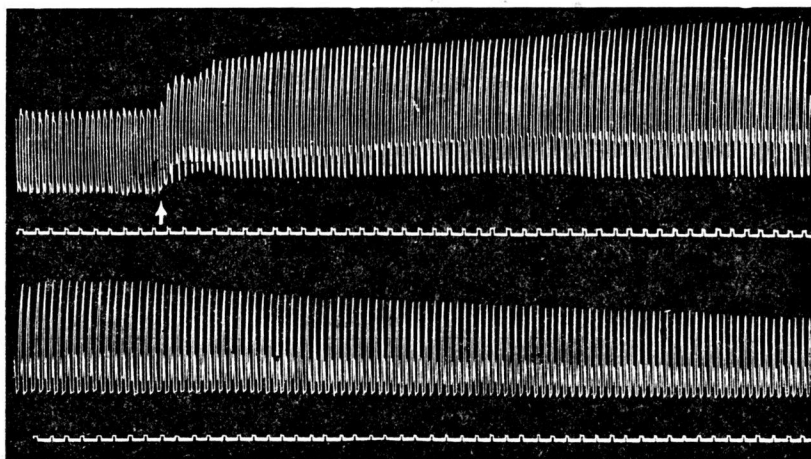


Рис 4. Запись сокращений изолированного сердца кролика (в термостате). ↑ — остановка притока рингеровского раствора. Время 2 секунды

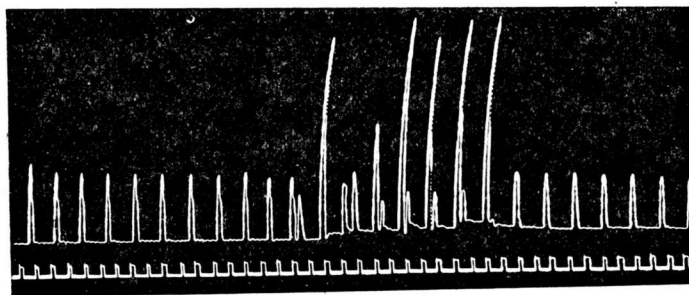


Рис. 5. Запись сокращений изолированного сердца кролика. После остановки притока питательного раствора на фоне равномерно уменьшающихся сокращений появились отдельные группы. Время 2 секунды

значение местного изменения рефрактерности для возникновения частичных сокращений. В обоих случаях опытов мы, несомненно, вызывали серьезные метаболические изменения в мышце, которые сами по себе могли влиять на скорость восстановительных процессов, но если в первой серии опытов это влияние сказывалось резко, то этим мы обязаны еще большему изменению рефрактерности под влиянием охлаждения; если же во второй серии опытов это влияние и сохранилось, то в ничтожной степени, так как отсутствовала синергически действующая причина.

ЛИТЕРАТУРА

1. Cohnheim u. v. Schultess-Rechberg, Virch. Arch., 85, 513, 1881. — 2. Cushny, Heart, 3, 257, 1911—1912. — 3. Данилов, Русск. физиол. ж., 12, 4, 1929. — 4. Gross E., Pflüg. Arch., 99, 264, 1903. — 5. Kisch B., Der Herzalternans, Monogr. aus dem Gebiete Kreislaufforschung, Dresden—Leipzig, 1932. — 6. Koch, Zschr. exp. Path. u. Therap., 21, 19, 1920. — 7. Кулябко, Записки Акад. наук, 16, 7, 1904. — 8. Langendorff, Pflüg. Arch., 61, 291, 1895. — 9. Mansfeld u. Szent-Györgyi, Pflüg. Arch., 184, 291, 1920. — 10. Michaelis, цит. по Tigerstedt, Physiologie des Kreislaufes, Berlin, 1921. — 11. Muskens, Journ. Physiol., 36, 104, 1907. — 12. Осинковский, Марголис, Златопольская, Советская педиатрия, № 9, 1936. — 13. Рожанский Н., Врач. дело, № 14—15, 1927. — 14. Уколова М., Бюлл. эксп. биол. и мед., 5, 1, 1938. — 15. Уколова М., Исследования на сердце, изолированном по методу двойной перфузии, дисс., 1937 (рукопись). — 16. Wiggers C., цит. по Данилову.

ÜBER DEN MECHANISMUS DER ENTSTEHUNG ALTERNIERENDER HERZKONTRAKTIONEN

M. Ukolowa

Aus dem Physiologischen Laboratorium
(Vorst.: Prof. N. A. Rozhansky) des Medizinischen Instituts, Rostow a/ Don

Vergleichende Betrachtung der von verschiedenen Autoren bei Versuchen mit Unterbrechung des Zuflusses der Perfusionsflüssigkeit zum isolierten Herzen angewendeten Methoden legt die Vermutung nahe, dass das Auftreten von Coronar-Alternans durch die Abkühlung des Herzens verursacht ist.

Diese Vermutung konnte durch Versuche bestätigt werden, in denen sich das Herz in einem Thermostaten befand: das ausgesprochene Alternieren des Herzschlags verschwand und hinterliess nur Spuren in der Form von Zacken am diastolischen Schenkel der Kurve.

Verfasser nimmt an, dass bei äusserlicher Abkühlung des Herzens ein Temperaturgradient vorliegen muss; auf Grund der Tatsache, dass der Refraktärzustand von der Temperatur abhängig ist, wird die Folgerung gezogen, dass beim Coronar-Alternans die Geschwindigkeit der Restitutionsvorgänge in einem Teil der Herzmuskelfasern verändert ist.

Es wird die Annahme aufgestellt, dass ungleichmässige Änderungen der Refraktärphase die Ursache des Auftretens von alternierendem Herzschlag unter dem Einfluss verschiedener äusserer Faktoren darstellen.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ОБ АЗОТИСТОМ ОБМЕНЕ НОРМАЛЬНЫХ И БЕСПОЛУШАРНЫХ ГОЛУБЕЙ

Р. А. Лемкуль

Из физиологической лаборатории (зав.—
проф. Н. А. Рожанский) Ростовского ме-
дицинского института

Поступила в редакцию 31.IV.1940 г.

Среди многочисленных направлений, по которым в физиологической лаборатории Ростовского медицинского института под руководством проф. Н. А. Рожанского идет изучение функций промежуточной части головного мозга, мне выпала на долю почетная задача быть непосредственным продолжателем разработки той области, с которой Николай Аполлинариевич 30 лет назад начал свою научную деятельность, а именно физиологии сна. По ходу работы оказалось необходимым изучить влияние длительной бессонницы на состояние нормальных и децеребрированных голубей, чтобы таким образом получить представление о биологическом значении сна. При этом был накоплен материал, позволяющий сравнить характер азотистого обмена у нормальных и лишенных обоих полушарий голубей. Разбор этих данных и будет служить предметом настоящего сообщения.

Постановка опытов

Методика исследования вскоре будет подробно изложена (1), поэтому укажем только, что азотистый обмен у голубей определялся 6-суточными периодами, по данным которых вычислялись средние суточные цифры, приводимые ниже в таблицах. Обычной пищей подопытных птиц являлся горох, периодически заменявшийся безазотистой пищей. Моча и кал собирались раздельно. Азот экскрементов и пищи определялся методом Кьельдаля. Удаление полушарий, при котором у птиц разрушается и полосатое тело, производилось за 2—3 месяца до исследования обмена. Как у нормальных, так и у децеребрированных голубей были проведены 2 серии опытов: одна в условиях естественного освещения, другая при длительном воздействии непрерывного сильного света (электrolампа в 400 W), резко повышающем подвижность голубей.

Данные, характеризующие азотистый обмен нормальных и децеребрированных голубей при питании горохом в условиях естественного освещения, приведены в табл. 1.

Из сравнения приведенных данных вытекает, что среднее количество вводимого азота как у нормальных голубей, поедавших горох самостоятельно, так и у децеребрированных голубей, получавших путем искусственного кормления определенную порцию, было почти одинаковым. Удаление полушарий не сказывается заметным образом на всасывании белковых продуктов в кишечнике, так как процент неусвоения азота у соответствующей группы птиц ничем не отличается от процента у нормальных голубей. Выведение азота на 1 кг веса тоже остается почти без изменения. Таким образом, мы не могли констатировать заметного влияния децеребрации на азотистый обмен у голубей.

Приведенные в табл. 2 цифры могут быть использованы для сравнения азотистого обмена у нормальных и децеребрированных голубей, находившихся в условиях того же естественного освещения, но получавших безазотистую пищу.

Из табл. 2 видно, что средние цифры выводимого азота у нормальных голубей немного выше, чем у децеребрированных. Однако мы

Таблица 1. Суточные цифры азотистого обмена голубей при питании горохом в условиях естественного освещения (в граммах)

№ голубя	Введенный азот		Неусвоенный азот			Усвоенный азот		Выведенный азот			Азотистый баланс	Вес голубя
	колич. пищи	содержание азота	колич. кала	содержание азота	%, неусвоенного азота	всего	на 1 кг веса	колич. мочи	содержание азота	выведенный азот на 1 кг веса		
Н о р м а л ь н ы е г о л у б и												
1	22,0	0,9310	18,14	0,0736	7,90	0,8574	3,235	26,78	0,8346	3,154	+0,0228	265
2	16,88	0,7145	16,73	0,0618	8,65	0,6527	2,213	37,95	0,6370	2,159	+0,0157	295
3	24,06	1,0170	23,01	0,0855	8,41	0,9315	3,220	45,93	0,8133	2,834	+0,1182	287
4	19,58	0,7341	14,22	0,0573	7,81	0,6768	3,056	14,22	0,6886	3,099	-0,0118	222
5	17,94	0,7593	11,85	0,0472	6,22	0,7121	2,058	19,01	0,6422	1,856	+0,0699	346
6	26,42	0,8878	20,85	0,0720	8,11	0,8158	2,421	16,63	0,6191	1,837	+0,1967	337
Среднее . . .	21,15	0,8406	17,47	0,0662	7,88	0,7744	2,652	26,75	0,7058	2,417	+0,0686	292
Д е ц е р е б р и р о в а н н ы е г о л у б и												
7	24,0	0,8642	16,91	0,0541	6,3	0,8101	2,675	17,08	0,8239	2,719	-0,0138	303
6	24,0	0,8121	20,40	0,0594	7,3	0,7527	2,215	28,97	0,6602	1,932	+0,0925	340
10	24,0	0,8121	20,48	0,0799	9,84	0,7322	2,578	24,55	0,6945	2,446	+0,0377	284
Среднее . . .	24,0	0,8295	19,26	0,0645	7,78	0,7650	2,468	23,53	0,7262	2,343	+0,0388	310

Таблица 2. Выведение азота при безазотистом питании в условиях естественного освещения (в граммах за сутки)

№ голубя	Введенный азот		Выведенный азот						Баланс азота	Вес голубя	
	колич. пищи	содержание азота	с калом		с мочой		всего на 1 кг веса				
			колич. кала	содержание азота	колич. мочи	содержание азота					
Н о р м а л ь н ы е г о л у б и											
3	16,0	0,0160	1,80	0,0188	39,00	0,0724	0,264	-0,0746	283		
4	15,3	0,0097	1,15	0,0145	6,05	0,0544	0,273	-0,0592	217		
6	18,0	0,0100	3,13	0,0102	6,91	0,0463	0,146	-0,0465	319		
5	20,0	0,0125	1,76	0,0141	25,19	0,0803	0,262	-0,0819	312		
В среднем . .	17,3	0,0121	1,96	0,0144	19,29	0,0633	0,236	-0,0656	283		
Д е ц е р е б р и р о в а н н ы е г о л у б и											
7	20,0	0,0112	2,15	0,0135	23,49	0,0595	0,201	-0,0618	338		
6	20,0	0,0126	4,23	0,0160	26,63	0,0615	0,186	-0,0649	350		
9	20,0	0,0126	4,12	0,0156	29,21	0,0569	0,167	-0,0599	358		
10	20,0	0,0140	2,48	0,0184	23,41	0,0501	0,185	-0,0545	279		
В среднем . .	20,0	0,0126	3,24	0,0159	25,69	0,0570	0,186	-0,0603	324		

Таблица 3. Суточные цифры азотистого обмена голубей при питании горохом при длительном круглосуточном освещении (в граммах)

№ голубя	Введенный азот		Неусвоенный азот			Усвоенный азот			Выведенный азот		Азотистый баланс	Вес голубя
	колич. пищи	содержание азота	колич. кала	содержание азота	% неусвоенного азота	всего	на 1 кг веса	колич. мочи	содержание азота	на 1 кг веса		
Нормальные голуби												
3	18,39	0,7786	14,17	0,0568	7,33	0,7217	2,318	60,88	0,6060	1,947	+0,1157	312
4	16,26	0,6482	11,57	0,0470	7,25	0,6012	2,588	12,20	0,5328	2,296	+0,0684	238
В среднем . .	17,33	0,7134	12,87	0,0519	7,29	0,0015	2,453	36,54	0,5694	2,122	+0,0921	275
Децеребрированные голуби												
6	24,0	0,8121	22,81	0,0710	8,75	0,7411	2,210	22,51	0,6738	2,009	+0,0673	327
7	23,0	0,8240	17,58	0,0580	7,15	0,7660	2,473	28,77	0,6969	2,250	+0,0691	309
В среднем . .	23,5	0,8181	20,20	0,0645	7,95	0,7536	2,342	25,64	0,6854	2,130	+0,0682	318

Таблица 4. Суточные данные о выведении азота у голубей при безазотном питании в условиях длительного непрерывного освещения (в граммах)

№ голубя	Введенный азот		Выведенный азот						Азотистый баланс	Вес голубя
	колич. пищи	содержание азота	с калом		с мочой		всего на 1 кг веса			
			колич. кала	содержание азота	колич. мочи	содержание азота				
Нормальные голуби										
3	16,0	0,020	1,68	0,0142	34,88	0,0757	0,234	-0,0815	306	
4	16,0	0,011	1,33	0,0171	6,90	0,0519	0,256	-0,0580	225	
5	20,0	0,014	1,74	0,0157	12,58	0,0784	0,245	-0,0801	313	
В среднем . .	17,3	0,015	1,58	0,0157	18,12	0,0687	0,245	-0,0732	281	
Децеребрированные голуби										
6	19,8	0,014	6,66	0,0232	14,04	0,0696	0,232	-0,0790	340	
7	18,0	0,010	1,96	0,0105	12,46	0,0546	0,182	-0,0550	305	
В среднем . .	18,9	0,012	4,31	0,0169	13,25	0,0621	0,207	-0,0670	323	

склонны объяснить это небольшое различие рядом моментов, не связанных непосредственно с отсутствием обоих полушарий. Во-первых, в единственном случае, в котором данные азотистого обмена удалось получить до и после удаления полушарий на одном и том же голубе (№ 6), выведение азота оказалось увеличенным после децеребрации. Во-вторых, подопытные птицы имели довольно различный вес, в результате чего при относительной их малочисленности оказалось, что средний вес нормальных голубей был более низким, чем у децереброванных, а это обстоятельство должно было привести к относительному повышению выведения азота у первых. В-третьих, в этом же направлении должна была действовать несколько меньшая калорийность суточного рациона (при почти одинаковом содержании азота) в опытах с нормальными голубями. Наконец, Лавров и Ярусова в очень сходных условиях (2) определяли выведение азота у нормальных голубей при безазотистом питании; при этом они для одного голубя получили в среднем 0,06 г выведенного азота за сутки, что составляет 0,188 г на 1 кг веса, а для другого — соответственно 0,048 г за сутки и 0,168 г на 1 кг веса, т. е. величины, точно совпадающие с некоторыми из наших, но полученными у децереброванных птиц. Таким образом, мы видим, что отсутствие полушарий, повидимому, не оказывает какого-либо определенного влияния на азотистый обмен и при безазотистом питании.

Данные об азотистом обмене голубей, подвергавшихся воздействию длительного непрерывного освещения, было решено использовать для выяснения вопроса о том, будет ли оставаться отсутствие полушарий без влияния на азотистый обмен и в том случае, если функция двигательного аппарата будет заведомо значительно повышена по сравнению с нормой, тем более, что у Н. А. Попова (3) встречаются указания, что независимо даже от повышения активности свет оказывает сильное влияние на обмен голубей (в опытах этого автора учитывались, правда, лишь изменения веса).

Из табл. 3, в которой приведены данные об азотистом обмене голубей при питании горохом в условиях длительного воздействия непрерывного сильного освещения, вытекает, что и в этом случае заметного различия в азотистом обмене у нормальных и децереброванных птиц обнаружить не удастся.

Следует отметить, что хотя в вышеприведенной табл. 3 сопоставляются в каждой ее части данные лишь двух голубей, но зато в основу помещенных средних цифр лег сравнительно большой числовой материал, полученный на протяжении от 3 до 5 шестидневных опытных периодов для каждого голубя.

Оказывается, что выведение азота в серии опытов, приведенных в табл. 4, у децереброванных голубей является немного меньшим, чем у нормальных. Однако это изменение столь незначительно, что, учитывая замечания, сделанные при разборе материала табл. 2, его вряд ли можно отнести за счет отсутствия обоих полушарий.

Таким образом, основным выводом из произведенных наблюдений является то, что отсутствие обоих полушарий по истечении периода послеоперационного угнетения как при обычных условиях освещения, так и при применении длительного непрерывного освещения, резко повышающем активность голубей, не оказывает заметного влияния на азотистый обмен голубей.

Этому выводу могут быть противопоставлены некоторые данные, приводимые Баяндуровым за последнее время. Однако необходимо отметить, что высказывания этого автора по вопросу о влиянии удаления полушарий на азотистый обмен взрослых голубей противоречивы. В сводном докладе (4), сделанном Баяндуровым на VI Всесоюзном съезде физиологов, говорится, что азотистый обмен у взрослых голубей

(в отличие от молодых) в результате децеребрации «не нарушается. Усвояемость в пределах нормы». В работе же, опубликованной почти одновременно с только что упомянутой совместно с Фалеевым (5), делается противоположный вывод об увеличении выведения азота у взрослых бесполушарных голубей по сравнению с нормальными за счет резкого понижения усвоения азота.

Наряду с этим большинство работ, проведенных Баяндуровым с сотрудниками в целях сравнения различных функций организма (в частности, и азотистого обмена) у нормальных и децеребрированных птиц и животных, страдает существенными методическими недочетами. Для примера остановимся только на уже упомянутом выше исследовании об «изменении белкового обмена у взрослых птиц при удалении обоих полушарий головного мозга». Основной ошибкой здесь является определение мочевого кислоты в одних порциях мочи, а общего азота и других форм выводимого азота — мочевины, аммиака, остаточного азота (кстати сказать, величина совершенно излишняя, так как представляет сумму двух предыдущих) — в других. При разборе же цифрового материала данные о содержании азота в разных веществах суммируются таким образом, как это допустимо лишь в отношении составных частей одной и той же порции экскрементов. Это обстоятельство, наряду с другими методическими погрешностями — суммарным определением азота, мочи и кала, собиранием помета с пола клетки, накоплением его в течение 4 суток, последующим высушиванием, явно заниженными цифрами для мочевого кислоты, — приводит к тому, что суммарное количество азота в определявшихся авторами соединениях далеко не покрывает общего азота экскрементов. Этот дефицит, достигающий у нормальных голубей 34% общего азота, а у децеребрированных возрастающий даже до 52%, Баяндуров и Фалеев склонны объяснить за счет азота неусвоенного белка пищи и отсюда делают вывод, что децеребрация ведет к заметному уменьшению усвоения. Такой вывод при отсутствии раздельных данных о содержании азота в моче и кале является, однако, неправомерным. Просматривая в этом направлении обширный собственный материал, полученный на фистульных голубях при различных условиях питания и, следовательно, точно позволявший определить величину усвоения, приходится констатировать, что азот кала почти никогда не превышает 10% азота мочи, а процент неусвоения одинаков как у нормальных, так и у бесполушарных голубей.

В заключение хотелось бы добавить, что с нашей точки зрения основной вывод этой работы об отсутствии изменений азотистого обмена у лишенных обоих полушарий голубей вовсе не опровергает несомненно присущей головному мозгу способности влиять на функцию и состояние внутренних органов. Больше того, задачей последующего исследования и должно являться выявление тех конкретных условий, благодаря которым в данном частном случае этого явления обнаружить не удалось.

ЛИТЕРАТУРА

1. Лемкуль, Физиол. журн. СССР (в печати). — 2. Лавров и Ярусов, Вопросы питания, 5, в. 4, 1936. — 3. Попов Н. А., Центральная нервная система и регуляция питания, сб., 1934. — 4. Баяндуров, Тр. VI Всесоюзного съезда физиологов, 1937. — 5. Баяндуров и Фалеев, Тр. Томск. мед. ин-та, в. 5, 1937. — 6. Кржишковский, Физиология сельхоз. птиц, 1933.

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN STICKSTOFFUMSATZ NORMALER UND ENTHIRNTER TAUBEN

R. A. Lehmkuhl

Aus dem physiologischen Laboratorium
(Vorst.: Prof. Rozhnasky) des Staatlichen Medizinischen Instituts, Rostow a/Don

Beim Vergleich des Stickstoffumsatzes normaler und enthirnter Tauben mit Darmfisteln konnte folgendes festgestellt werden:

1. Bei natürlicher Beleuchtung und stickstoffhaltiger Nahrung (Erbsen) blieb der Stickstoffumsatz enthirnter Tauben unverändert. Dasselbe galt auch für Versuche mit Anwendung anhaltender, tagelang ununterbrochener künstlicher Beleuchtung, die die Aktivität der Vögel bedeutend steigerte.
2. Bei gleicher Versuchsanordnung, aber mit Darreichung von stickstofffreier Nahrung war die Stickstoffausscheidung enthirnter Tauben etwas geringer als bei normalen. Doch konnte dies nicht als direkte Folge des Grosshirnmangels angesehen werden.

ХАРАКТЕР ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СВЯЗИ ЭЛЕМЕНТОВ МЕРЦАТЕЛЬНОГО ПОЛЯ

А. П. Шмагина и С. И. Щитов

Из кафедры физиологии животных (зав.—
доц. А. П. Шмагина) Ростовского госу-
дарственного университета им. Молотова

Поступила в редакцию 3.IV.1940 г.

Вопрос о способе, посредством которого достигается объединение деятельности отдельных элементов многоклеточного мерцательного поля обычно рассматривается в связи с принципом метакронической последовательности движений ресничек. Несмотря на то, что наличие метакронии вызывает сомнения даже относительно таких классических объектов, как веселые пластинки ктенотор или эпителий верхних отделов пищеварительной трубки лягушки [Fedele Marco (1), Шмагина (2)], данный вопрос нельзя снять с обсуждения уже по одному тому, что мерцательное поле в обычных условиях обнаруживает быструю и легкую изменчивость скорости продвижения масс, находящихся на его поверхности. В данном случае требуется выяснить, каким образом скорости движений элементарных единиц поля могут быть приведены в соответствие друг с другом. Вопрос о форме согласования деятельности мерцательных клеток можно временно оставить открытым, обратив внимание на другую существенную часть проблемы, а именно на выяснение механизма, с помощью которого возможно то или иное согласование.

Принято считать, что многоклеточное мерцательное поле является образованием саморегулирующимся в том смысле, что весь необходимый для регуляции механизм находится в пределах самого клеточного пласта. Опыты M. Verwoorn (3) с пластинками Веге овата привели автора к представлению о том, что согласование связано с последовательным уничтожением механического препятствия, задерживающего автоматическую работу мерцательных клеток. Было найдено, что 1) механическая задержка движений какой-либо одной пластинки вызывает остановку всех нижележащих пластинок данного ряда, 2) при поверхностном надрезе между пластинками, расположенными по обеим сторонам повреждения, возникает диссоциация ритма движений. Основная идея, возникающая в связи с этими наблюдениями, в том, что покоящаяся пластинка ряда создает механическое препятствие для движения последующей пластинки. Движение может начинаться только с первой (верхней) пластинки данного ряда. С помощью разреза любая пластинка ряда может быть освобождена от тормозного влияния предыдущей, принимая на себя руководство движениями всех нижележащих мерцательных элементов. Представление о последовательном растормаживании не получило дальнейшего развития, и в значительной части позднейших исследований согласованная деятельность мерцательного поля объясняется с точки зрения простой передачи возбуждения по продольным рядам мерцательных клеток [Kraft H. (4), Parker G. (5), Merton H. (6), Erhard H. (7) и др.]. Указывается, что проведение возбуждения осуществляется при помощи особо дифференцированной протоплазмы, имеет односторонне направленный характер, вследствие чего это проведение получило название «невронного» проведения (Parker). В последнее время Вупан (8) высказал предположение, что согласованная деятельность ресничек возникает благодаря раздражению последующей реснички токами действия предыдущей¹. Таким образом, это третье предположение основывается на последовательном перемещении по мерцательному полю электрического раздражения.

Принцип последовательности действия фактора, вызывающего согласованную деятельность ресничек, установился в связи со стремле-

¹ Взгляд Вупан не имеет никаких подтверждений и вряд ли вообще будет их иметь, но, к сожалению, принят в одном из учебных руководств по физиологии (см. Курс нормальной физиологии, под редакцией проф. Е. Б. Бабского, Медгиз, 1939, стр. 421).

нием выяснить происхождение метахронического ритма. Если отбросить последнее соображение и рассмотреть вопрос о последовательности только со стороны фактов, непосредственно к нему относящихся, то, как нам кажется, положение, существующее в этой области, должно быть значительно изменено. Внимательный осмотр свежевскрытого мерцательного поля пищевода лягушки или трахеи собаки может обнаружить наличие активных и инактивных участков эпителия. Рожанский (9), описавший в 1919 г. это явление, называет его мозаичностью мерцательного поля. Мы также неоднократно наблюдали эту мозаичность, которая вызывает представление о том, что покой некоторой части реснитчатого ряда не прекращает деятельности остальных нижележащих ресничек. В последующем мы провели небольшое исследование дан-

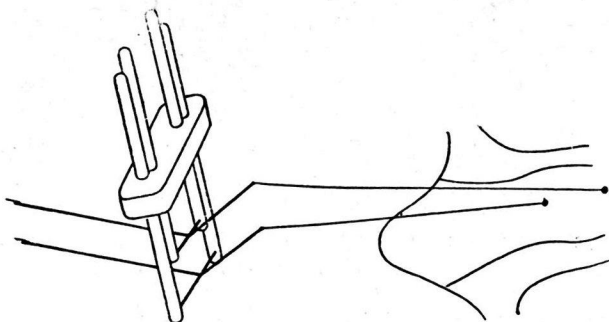


Рис. 1

ного вопроса в той форме, в какой оно производилось А. Just (10), а затем L. Hill (11), т. е. делая разрезы пласта мерцательных клеток для того, чтобы получить перерыв гипотетических связей между отдельными элементами поля. В частности, были повторены опыты Hill, описанные у него следующим образом: «Если на слизистой оболочке сделать небольшой надрез, то некоторая часть черной эмульсии останавливается при своем продвижении на данном месте, тогда как остаток скользит вокруг по обеим сторонам надреза. Если произвести два поперечных надреза, оставляя между ними неповрежденную среднюю часть, то черная эмульсия проходит через эту часть. Если сделать третий надрез, расположив его выше двух других и распространив его на всю ширину прохода, оставленного между двумя другими, то переход эмульсии останавливается». Аналогичные опыты были поставлены нами на пищеводе лягушки, и надо сказать, что данные Hill не получили при этом никакого подтверждения. Места разрезов действительно являются препятствием для прохождения порошка ликоподия, но характер этого препятствия, несомненно, чисто механический, возникающий благодаря неровностям краев разреза. К такому выводу приводят два наблюдения: 1) часть порошка, находившаяся непосредственно ниже разреза (или помещенная там после проведения разреза), совершает обычное движение; 2) надрез, произведенный тонко отточенным лезвием, не служит препятствием для прохождения порошка сверху. Эти данные, так же как и то, что отделенная от подлежащих тканей и разрезанная на отдельные фрагменты слизистая оболочка пищевода сохраняет мерцательное движение той же интенсивности, — повидимому, не могут быть согласованы с принципом последовательности проведения возбуждения.

В материале этой серии опытов важно отметить еще одно существенное обстоятельство, состоящее в том, что разрыв морфологиче-

ской связи между соседними клетками мерцательного поля, исключаящий возможность последовательного проведения возбуждения от клетки к клетке, вместе с тем не является моментом, в какой-либо мере препятствующим согласованию деятельности участков, разделенных надрезом. Эта особенность была выявлена следующим образом. Один из участков, находящихся в разных сторонах от надреза, раздражался слабым индукционным током (с помощью однополюсного электрода).

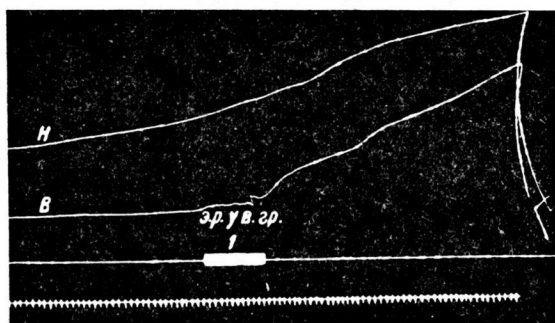


Рис. 2. *H* — скорость нижнего грузика; *B* — скорость верхнего грузика; *I* — раздражение у верхнего грузика

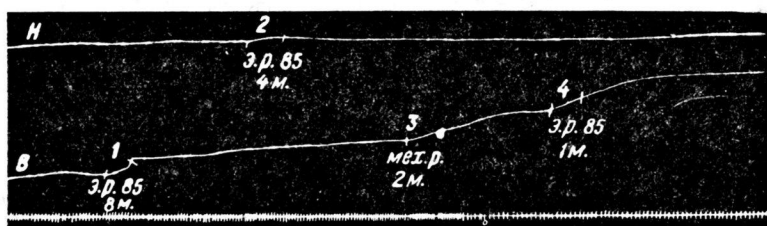


Рис. 3. Обозначения *H* и *B* — те же, что и на рис. 2. *I* — электрическое раздражение у верхнего грузика; 2 — то же у нижнего; 3 — механическое раздражение у верхнего грузика; 4 — электрическое раздражение у верхнего грузика

Производилась графическая регистрация скорости движения на раздражаемом участке и одновременно с этим на участке, лежащем по другую сторону надреза. При этом обычная установка для графической регистрации [Рожанский (12)] была несколько изменена таким образом, что рычажное устройство представлялось дублированным (рис. 1).

Ниже приводится запись одного из таких опытов, свидетельствующая о том, что раздражение участка пищевода, лежащего кверху от надреза, вызывало ускорение не только в непосредственной близости к месту приложения раздражителя, но также и на участке, лежащем ниже места разреза (кривые рис. 2). Расстояние между обоими грузиками регистрирующей установки доходило при этом до 15 мм. Очевидно, что в данном случае согласование было возможно без какого-либо участия местных морфологических связей клеток мерцательного поля. Естественно, что это обстоятельство явилось стимулом к дальнейшим попыткам более точно установить локализацию координационного механизма. Была взята изолированная слизистая оболочка пищевода, на которую наносилось местное раздражение, в то время как регистрация реснитчатого движения производилась как на раздражаемом, так и на отдаленном участках слизистой. Опыты были проведены

с различными раздражителями при расстоянии между грузиками от 1 до 15 мм и дали следующие результаты.

1. Местное механическое или электрическое раздражение изолированной слизистой вызывает ускорение только на непосредственном раздражаемом участке (рис. 3).

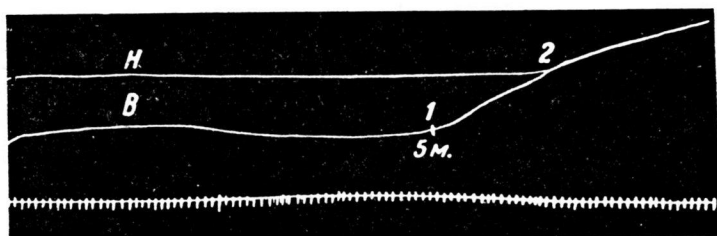


Рис. 4. Обозначение *H* и *B*—те же, что и на рис. 2. 1 — у верхнего грузика нанесена капля физиологического раствора; 2 — капля подошла к нижнему грузику

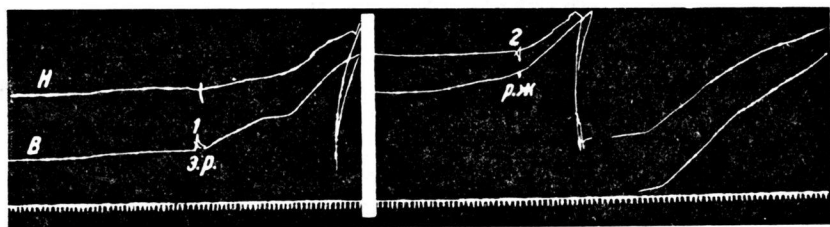


Рис. 5. Обозначения *H* и *B*—те же, что и на рис. 2. 1 — электрическое раздражение у верхнего грузика; 2 — то же у нижнего

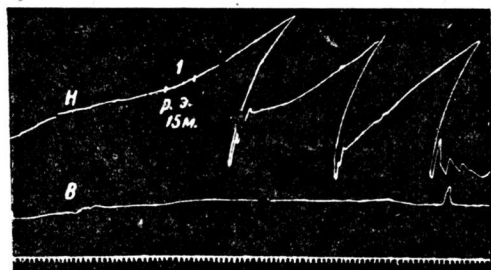


Рис. 6. Обозначения *H* и *B*—те же, что и на рис. 2. 1 — электрическое раздражение у нижнего грузика

2. Капля физиологического раствора, нанесенная в области верхнего грузика, давала на этом месте обычный ускоряющий эффект, тогда как участок, расположенный ниже, оставался в том же состоянии, какое существовало до нанесения физиологического раствора. Как только раствор доходил до нижнего грузика, здесь начиналось движение такой же интенсивности, как и на верхнем, причем в дальнейшем оба грузика продвигались с одинаковой скоростью (рис. 4).

Аналогичные опыты, поставленные на препарате слизистой пищевода с сохраненными нервными связями, дали иную картину. Раздражение верхнего участка мерцательного поля индукционным током вызывало ускорение не только в данном месте, но и на отдаленных, нижележащих участках, как это видно из кривых рис. 5. То же явление было получено на верхнем участке при раздражении нижнего (рис. 5).

Разрушение центральной нервной системы, производившееся после получения ускоряющего эффекта на отдаленных участках, показало, что реакция последних представляет рефлекторный ответ мерцательного поля на раздражение какой-либо одной его части. Это видно из того, что после разрушения продолговатого и спинного мозга отдаленные участки поля перестают отвечать на местное раздражение (рис. 6).

Таким образом, ответ отдаленных участков мерцательного поля на местное раздражение нельзя считать результатом саморегуляции, т. е. процессов, совершающихся в морфологических пределах пласта мерцательных клеток. Наблюдения, которые были рассмотрены выше, позволяют представить некоторые общие принципы, на основе которых функционирует многоклеточное мерцательное поле. Такое поле является совокупностью клеточных элементов, интенсивность автоматической деятельности которых может меняться в ту или иную сторону. Одним из естественных способов функциональной связи этих элементов является последовательное распространение раздражителя по мерцательной поверхности (т. е. явление того типа, который наблюдается при распространении капли физиологического раствора). Другим способом функциональной связи является рефлекторное изменение скорости движений на площади, значительно превышающей ту, которая подвергается непосредственному воздействию раздражителя. Последовательность действия перемещающегося раздражителя представляет явление внешнего, случайного порядка. Последовательность в истинном смысле, т. е. вытекающая из внутренних взаимоотношений, существующих в аппарате мерцательного движения, в многоклеточном поле не наблюдается. С этой точки зрения возможность осуществления метакронии становится весьма проблематичной, что находит подтверждение и в некоторых непосредственных наблюдениях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Fedele Marco, Rivis. di biolog., 43, 1, 105, 1926. — 2. Шмагина А. (в печати). — 3. Verwoorn M., Pflüg. Arch., 48, 149, 1891. — 4. Kraft H., Zur Physiol. d. Flimmerepit. bei Wirbelethier, дисс., 1891. — 5. Parker G., Monogr. on experim. biology, 1918. — 6. Merton H., Pflüg. Arch., 198, 1, 1923. — 7. Erhard H., Abderhald. Hdb., V, 2, 3, 1925. — 8. Рожанский Н. А., Труды физиол. лабор. Донского ун-та, 2, 27, 1920. — 9. Just A., Biol. Zbl., 6, 123, 1886—1887. — 10. Hill L., Lancet, 5486, 802, 1928. — 11. Рожанский Н. А., Труды физиол. лабор. Донского ун-та, 2, 23, 1920.

ÜBER DEN CHARAKTER DES FUNKTIONELLEN ZUSAMMENHANGS DER ELEMENTE DES FLIMMERFELDS

A. P. Schmagina und S. I. Stschitow

Vom Lehrstuhl f. Tierphysiologie (Vorst.:
Doz. A. P. Schmagina) der Staatl.
Molotow-Universität, Rostow a/Don

Die Verfasser untersuchten den Mechanismus der Koordination der Tätigkeit elementarer Einheiten des vielzelligen Flimmerfelds. Es wird auf Grund experimenteller Befunde nachgewiesen, dass im Flimmerfeld kein autoregulatorischer Mechanismus vorliegt. Die Koordination der automatischen Tätigkeit der Flimmerzellen erfolgt entweder durch Fortbewegung eines unmittelbar auf die Zellen einwirkenden Reizes über die Oberfläche des Feldes oder durch reflektorisches Ansprechen entfernter Bezirke auf die lokale Einwirkung des Reizes. Da keine Erregungsübertragung von Zelle zu Zelle nachgewiesen wurde, stellen Verfasser das Prinzip der Metachronie der Bewegungen des Flimmerfeldes in Frage.

РЕФЛЕКТОРНОЕ ВЛИЯНИЕ НА ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МЕРЦАТЕЛЬНОГО ЭПИТЕЛИЯ ПИЩЕВОДА ЛЯГУШКИ

М. М. Елизарова

Из кафедры физиологии (зав. — проф.
Н. А. Рожанский) Ростовского государ-
ственного медицинского института

Поступила в редакцию 31.V.1940 г.

В 1919 г. Н. А. Рожанским было установлено влияние периферических нервов на деятельность мерцательного эпителия пищевода лягушки. Им было выяснено, что блуждающий нерв ускоряет, а симпатический замедляет это движение.

В 1924 [Рожанский (1)] и в 1933 гг. [Шмагина (2)] было обнаружено также влияние нервной системы на деятельность мерцательного эпителия трахеи теплокровных животных (щенят, котят).

Открытие периферических нервных влияний поставило перед нами задачу, выяснить рефлекторный механизм, регулирующий деятельность мерцательного эпителия в естественных условиях.

Наши наблюдения проводились на мерцательном эпителии пищевода лягушки. Регистрация движения велась графическим методом Рожанского, который позволяет судить о скорости движения ресничек по скорости движения грузика вдоль по пищеводу. Для этого мы пользовались небольшим грузиком из канифоли с плоским основанием в 4—5 мм², соединенным при помощи коконной нити с коленчатым рычажком, который записывал скорость движения грузика на медленно вращающемся барабане. Скорость движения грузика определялась по скорости поднятия конца рычажка на запись.

Таблица 1

Дата	Условия опыта	Скорость движения грузика		
		запись в мм за 1 минуту		изменение скорости движения в %
		до раздражения	после раздражения	
8.II.1935 г.	Раздражение правого седалищного нерва	10,8	8,4	— 22
	То же	6	4,8	— 20
10.II	Перерезка правого седалищного нерва	5,4	24	+ 340
	Раздражение правого седалищного нерва	19,8	18	— 10
15.II	То же	10,8	34	+ 210
	Раздражение левого седалищного нерва	10	7,8	— 22
21.II	То же	7,8	11,4	+ 45
	Перерезка правого седалищного нерва	39,6	39,6	± 0
	Раздражение правого седалищного нерва	34	26	— 24

Таблица 2

Дата	Раздражаемый нерв	Скорость движения грузика		
		запись в мм за 1 минуту		изменение скорости движения в %
		до раздражения	после раздражения	
29.XII.1935 г.	Левый седалищный нерв	3	0	— 100
10.IX	» » »	24	15	— 38
	» » »	48	32,2	— 33
11.IX	» » »	48	28,4	— 41
	» » »	39,6	13,2	— 67
29.XI	Правый седалищный нерв	39,6	6	— 85
	» » »	13,2	3	— 78
31.XI	» » »	30	26	— 14
	» » »	18	10,8	— 40

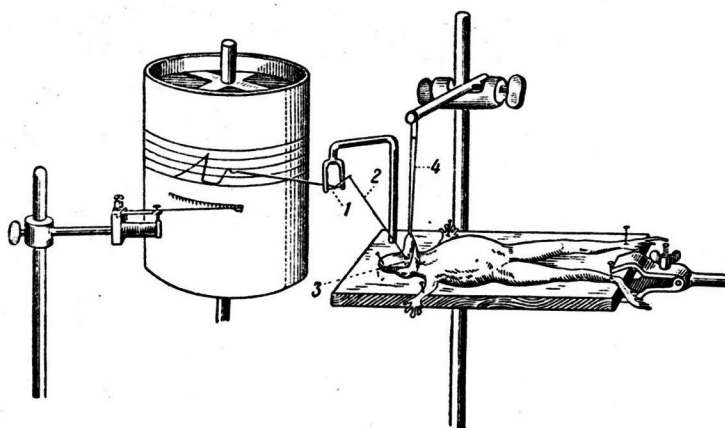


Рис. 1. Схема установки для записи мерцательного движения по Рожанскому. Пищевод не вскрыт. 1 — коленчатый рычажок; 2 — коконная нить; 3 — грузик; 4 — нить, подтягивающая нижнюю челюсть

Первая серия опытов была поставлена для выяснения влияния раздражения центрального конца седалищного нерва индукционным током на деятельность мерцательного эпителия. Опыты проводились на не-вскрытом и вскрытом пищеводе лягушки. Вскрытие пищевода производилось с брюшной стороны по средней линии через голосовую щель до малой кривизны желудка. Лягушка помещалась на пробковой дощечке, пищевод фиксировался булавками. Для обездвижения лягушки употреблялся легкий хлороформный наркоз. Запись велась на стороне раздражаемого нерва. Схема установки для регистрации мерцательного движения без вскрытия пищевода приведена на рис. 1.

Кривые на рис. 2, а также цифры табл. 1 показывают замедление или ускорение движения, наступающие после раздражения центрального конца седалищного нерва. Это говорит о возможности рефлекторной передачи как на симпатические, так и на парасимпатические волокна.

Для подтверждения высказанного нами были поставлены опыты с перерезкой блуждающих нервов в месте выхода из продолговатого мозга (рис. 3, табл. 2).

В данной постановке опыта передача возбуждения была возможна только через симпатическую систему; в результате мы во всех случаях имели замедление движения, иногда доходившее до полной остановки.

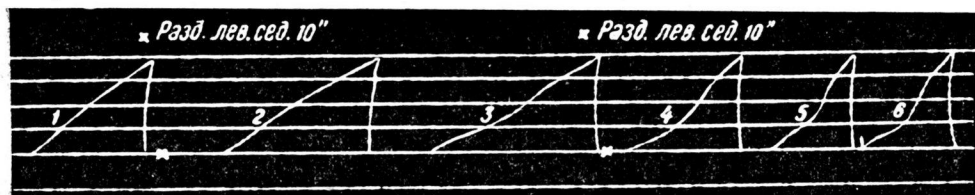


Рис. 2. Пищевод не вскрыт; запись слева направо. 1—кривая до раздражения; скорость движения грузика 10 мм в 1 секунду; X—раздражение; 2 и 3—кривые после раздражения; скорость 10—7 мм в 1 секунду; X—раздражение; 4, 5, 6—кривые после раздражения; скорость 9,6—16,2—14,4 мм в 1 секунду



Рис. 3. Пищевод не вскрыт; запись слева направо. 1—кривая до раздражения; скорость движения грузика 5,7 мм в 1 секунду; X—раздражение; 2—кривая после раздражения; скорость 4,5 мм в 1 секунду

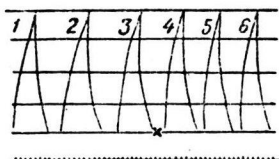


Рис. 4. Пищевод не вскрыт. Запись слева направо. Кривые 1, 2, 3—до раздражения; скорость движения грузика 60 мм в 1 секунду; X—раздражение; 4, 5, 6—кривые после раздражения; скорость движения грузика всюду 78 мм в 1 секунду

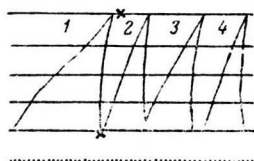


Рис. 6. Пищевод не вскрыт; запись слева направо. 1—кривая до раздражения; скорость движения грузика 18 мм в 1 секунду; X—раздражение; 2, 3, 4—кривые после раздражения; скорость движения грузика 48—39,6 и 48 мм в 1 секунду

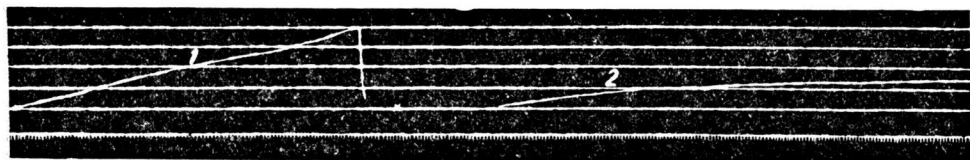


Рис. 5. Пищевод не вскрыт. 1—кривая до раздражения; скорость движения грузика 3 мм в 1 секунду; X—раздражение; 2—кривая после раздражения; скорость движения грузика 0

Следующие опыты были поставлены с целью выявить влияние раздражения центрального конца седалищного нерва после выключения симпатической системы. Десимпатизация производилась перерезкой всех

Таблица 3

Дата	Раздражаемый нерв	Скорость движения грузика		
		запись в мм за 1 минуту		изменение скорости движения в %
		до раздражения	после раздражения	
2.IX.1935 г.	Левый седалищный нерв	32,1	78	+ 100
	» » »	60	78	+ 30
	» » »	48	60	+ 25
	» » »	60	60	0
3.IX	Правый седалищный нерв	34,2	34,2	0
	» » »	26	34,2	+ 31
	» » »	34,2	39,6	+ 16
29.VIII	» » »	30	39,6	+ 32
	» » »	19,6	26	+ 33

преганглионарных веточек и симпатического ствола между первым симпатическим и так называемым блуждающим нервом (рис. 4, табл. 3).

Результаты опытов показывают, что уже одна десимпатизация ведет к ускорению движения (снятие тормозящего эффекта симпатического нерва), поэтому в большинстве случаев раздражение производилось на фоне повышенной мерцательной деятельности. Но, несмотря на это, в некоторых случаях мы все же имели ускорение как результат передачи возбуждения через блуждающий нерв.

Следующие опыты были поставлены с раздражением центрального конца чревного нерва. Опыты проводились в той же последовательности, как и при раздражении центрального конца седалищного нерва. В первой серии все центробежные нервы пищевода были сохранены (табл. 4).

Таблица 4. Раздражение чревного нерва

Дата опыта	Скорость движения грузика		
	до раздражения в мм за 1 минуту	после раздражения в мм за 1 минуту	изменение скорости движения в %
11.III 1935 г.	5,4	4,6	— 15
11.III	18	34,2	+ 90
11.III	12	9,6	— 20
11.III	7,2	7,2	0
11.III	7,2	15,6	+ 117
13.III	13,8	12	— 13
13.III	10,8	5,1	— 53
1.IV	18	18	0
1.IV	18	0	— 100
14.III	5,4	1,8	— 27
14.III	6	0	— 100

Интересно отметить (табл. 4), что из 11 случаев раздражения центрального конца чревного нерва только два случая дают ускорение, в 7 случаях наблюдается замедление и в 2 — отсутствие эффекта.

При раздражении же центрального конца седалищного нерва мы из 9 случаев в 4 отмечали ускорение, в 4 — замедление и в 1 случае — отсутствие эффекта (отсутствие эффекта, повидимому, надо рассматри-

вать как результат наступающего равновесия между возбуждением симпатических и парасимпатических волокон).

В чем заключается причина более легкого рефлекторного переключения возбуждения с центростремительных волокон чревного нерва на симпатические центробежные волокна, идущие к пищеводу, и почему при раздражении центрального конца одного и того же нерва рефлекторный ответ осуществляется то парасимпатическими, то симпатическими волокнами, — сказать трудно. Эти вопросы остаются открытыми и требуют специального исследования.

Ниже приводятся данные, полученные при раздражении центрального конца чревного нерва после перерезки блуждающих нервов (рис. 5, табл. 5) при выходе из продолговатого мозга и после десимпатизации пищевода (рис. 6, табл. 6).

Таблица 5. Раздражение чревного нерва после перерезки блуждающих нервов

Дата опыта	Скорость движения грузика		
	до раздражения в мм за 1 минуту	после раздражения в мм за 1 минуту	изменение скорости движения в %
10.IV.1935 г.	7,2	6	— 17
10.IV	6	3,8	— 37
13.IV	18	4,4	— 75
13.IV	39,6	12	— 70
13.IV	5,4	0	— 100
13.IV	18	7,2	— 60
15.V	13	6	— 54
17.V	34,2	18	— 47
17.V	18	12,2	— 32
17.V	16,2	12	— 26

Рис. 5 и табл. 5 показывают замедление движения, свидетельствующее о передаче возбуждения через симпатическую систему; на рис. 6 и из табл. 6 видно ускорение деятельности мерцательного эпителия. Здесь передача возбуждения происходила только через парасимпатические волокна.

Таблица 6. Раздражение чревного нерва после десимпатизации пищевода

Дата опыта	Скорость движения грузика		
	до раздражения в мм за 1 минуту	после раздражения в мм за 1 минуту	изменение скорости движения в %
13.V.1935 г.	78	120	+ 54
13.V	120	120	+ 0
9.V	48	60	+ 25
13.IV	39,6	48	+ 21
13.IV	26	48	+ 85
13.IV	24	39,6	+ 65
11.IV	30	48	+ 60
11.IV	39	78	+ 100
11.IV	39,6	60	+ 49
11.IV	39,6	48	+ 21

Полученные нами данные о рефлекторных влияниях на скорость мерцательного движения представляют интерес и для практической медицины. Известно, что мерцательный эпителий в воздухоносных путях человека способствует удалению попавших туда мелких частичек. Эта

функция приобретает особое значение в условиях пылевых профессий, и возможность рефлекторно влиять на нее может оказаться для врача чрезмерно существенной. То же можно сказать и по отношению к мерцательному эпителию фаллопиевых труб, хотя физиологическая роль и значение его для некоторых патологических процессов (например, внематочной беременности) до сих пор выяснены очень мало.

В ы в о д ы

1. В естественных условиях деятельность мерцательного эпителия пищевода лягушки регулируется рефлекторно.
2. Электрическое раздражение центрального конца седалищного нерва при сохранении вегетативной нервной системы сопровождается рефлекторной передачей в одних случаях на симпатическую, а в других на парасимпатическую системы.
3. Раздражение центрального конца чревного нерва при сохранении вегетативной нервной системы создает условия рефлекторной передачи в большинстве случаев через симпатическую нервную систему, но не исключена возможность передачи возбуждения и через парасимпатическую систему.

ЛИТЕРАТУРА

1. Рожанский Н. А., Труды физиол. лаб. Донского ун-та, в. 2, 23—32, 1920; Сб., посвященный 75-летию акад. И. П. Павлова, Л., 219—229, 1927. — 2. Шмагина А. П., Русск. физиол. журн., XVIII, 299, 1935.

REFLEKTORISCHE BEEINFLUSSUNG DER TÄTIGKEIT DES FLIMMEREPITHELIS IN DER SPEISERÖHRE DES FROSCHES

M. M. Elisarowa

Vom Lehrstuhl f. Physiologie (Vorst.:
Prof. N. A. Rozhansky) des Staatlichen
Medizinischen Instituts, Rostow a/Don

1. Unter natürlichen Bedingungen wird die Tätigkeit des Flimmer-epithels des Frosch-Oesophagus reflektorisch reguliert.
2. Elektrische Reizung des zentralen Ischiadicus-Endes bei intaktem vegetativem Nervensystem geht einher mit reflektorischer Übertragung auf das sympathische System in den einen Fällen und auf das parasympathische — in anderen Fällen.
3. Durch Reizung des zentralen Splanchnicus-Abschnitts werden Bedingungen geschaffen, bei denen die reflektorische Übertragung in den meisten Fällen über das sympathische Nervensystem erfolgt; jedoch ist auch die Möglichkeit einer Erregungsübertragung über das parasympathische System nicht ausgeschlossen.

К МЕХАНИЗМУ АЛЛЕРГИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ

Сообщение VI

П. Х. Юзбашинская и А. М. Черников

Из кафедры фармакологии (зав.— проф. А. М. Черников) Азербайджанского медицинского института, Баку

Поступила в редакцию 22.II.1940 г.

Работы А. М. Черникова показали, что одним из наиболее ранних изменений при сенсibilизации организма является изменение чувствительности вегетативной нервной системы. Эти изменения были изучены на течении некоторых ферментативных функций в изолированной печени и целом организма.

Полученные данные свидетельствовали о несомненном участии симпатической нервной системы в процессе сенсibilизации.

Задачей настоящей работы было исследовать участие парасимпатической нервной системы в указанном процессе.

Методика

Мы остановились на изучении реакции зрачка глаза кошки на парасимпатические яды до и в различные сроки после сенсibilизации.

Имея в виду, что кошки часто проявляют повышенную чувствительность к нормальной лошадиной сыворотке, которой мы пользовались в качестве антигена, мы производили отбор животных. Под опытом находились лишь те кошки, у которых реакция преципитации была отрицательная. Эта же реакция проверялась в течение всего подопытного периода. Специально поставленными контрольными опытами мы убедились в том, что нормальные кошки не дают каких-либо шоковых явлений в ответ на внутривенную инъекцию 0,5 см³ нормальной лошадиной сыворотки и не изменяют характера реакции на гоматропин и ареколине до и после такой инъекции.

После предварительных испытаний различных препаратов группы атропина и его антагонистов мы остановились на гоматропине и ареколине в концентрации 1:1000.

Опыт начинался с того, что циркулем измерялся продольный и поперечный размер зрачка и определялась реакция на свет. После нескольких замеров в глаз вводились 1—2 капли испытуемого раствора, и через каждые 3—5 минут снова производились измерения зрачка. В опытах с гоматропином отмечалось максимальное расширение, которое наступало через 1,5—2 часа. В опытах с ареколином обычно можно было дожидаться начала исчезновения реакции.

Аллергическое состояние животного достигалось путем парентеральной инъекции нормальной лошадиной сыворотки по 1 см³ три дня подряд. В различные сроки после этого снова производились измерения зрачка, и затем до или после введения испытуемого раствора в глаз делалась внутривенная инъекция 0,5 см³ нормальной лошадиной сыворотки и регистрировался ход реакции.

Для того чтобы исключить возможность повышения чувствительности радужной оболочки вследствие частых введений в глаз испытуемых растворов, мы производили на каждом животном не больше 3—4 испытаний с большими интервалами между отдельными испытаниями.

Изменения, полученные после сенсibilизации в опытах с ареколином и гоматропином на фоне инъекции антигена, контролировались последующими опытами без инъекции. У всех животных проверялась реакция преципитации, которая в течение всего опытного периода бывала отрицательной. В последующем при положительной реакции преципитации спустя 11—20 дней по окончании сенсibilизации производилась разрешающая инъекция. В большинстве случаев последняя сопровождалась развитием анафилактического шока.

Имея в виду данные прежних работ, мы строго следили за состоянием животных. Кошки, плохо переносившие содержание в виварии, терявшие в весе, исключались из опытов.

Нижеприводимый материал основан на опытах, поставленных на 28 кошках, не считая животных, использованных для предварительных и контрольных опытов.

Опыты с ареколином

Результаты опытов с ареколином сведены в табл. 1. В первых 7 опытах введение в глаз раствора производилось до внутривенной инъекции антигена, а в опытах № 8—12 после нее. Между моментом нанесения раздражения и инъекцией проходило не больше 3 минут. Нулем отмечались размеры зрачка меньше 0,5 мм.

Как видно из табл. 1, до сенсibilизации реакция зрачка держалась от 25 до 60 минут. После сенсibilизации на фоне инъекции антигена продолжительность реакции достигала 60—180 минут. Ареколин в растворе 1:1 000 у нормальных животных не вызывал полного сужения зрачка, за исключением опыта № 2, где поперечный размер был меньше 0,5 мм. На фоне инъекции антигена в 7 опытах из 12 (№ 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12) зрачок не поддавался измерению. В опытах № 1, 2, 3, 4, 9 можно было измерить продольный размер, а в последних 3 (№ 3, 4, 9) и поперечный размер.

Повторные измерения реакции зрачка на ареколин без инъекции антигена давали те же результаты, что и у нормальных животных. Необходимо вспомнить, что однократная внутривенная инъекция антигена у нормального животного тоже не отражается на ходе реакции.

Последние 5 опытов мы выделили в отдельную группу, потому что ареколин, введенный в глаз после внутривенной инъекции антигена, в первые 3—5 минут вызывал увеличение поперечного размера зрачка на 1 мм. Так, например, в опыте № 8 после сенсibilизации размер зрачка 6×4 , через 3 минуты после введения ареколина — 6×5 , через 12 минут — 6×2 , через 18 минут — 0.

Интересно, что испытания других концентраций (0,5—1%) при тех же условиях опыта давали аналогичные результаты.

Необходимо отметить, что во всех случаях независимо от величины реакции на ареколин реакция на свет отсутствовала.

В отношении времени наступления реакции никаких закономерностей отметить не удалось.

Таким образом, опыты с ареколином показывают, что после сенсibilизации на фоне инъекции антигена продолжительность и размеры реакции увеличиваются. Эти изменения интенсивности реакции могут произойти лишь при условии изменения в связи с сенсibilизацией чувствительности окончаний парасимпатических нервных волокон радужной оболочки. Подмеченные изменения выступают одинаково рельефно как в первые, так и в последующие дни по окончании сенсibilизации. Пожалуй, несколько рельефнее получаются результаты при введении ареколина после внутривенной инъекции антигена.

Опыты с гоматропином

Опыты с гоматропином сведены в табл. 2. Первые 9 опытов поставлены на нормальных животных, следующие — на кошках с удаленным верхним шейным симпатическим узлом.

При просмотре таблицы обращают на себя внимание признаки большой интенсивности реакции, которая наблюдается после сенсibilизации на фоне инъекции антигена. Это выражается в том, что в опытах № 2, 3, 4, 5, 6, 7 зрачок достигал больших размеров, а в опытах № 6

Таблица 1. Опыты с ареолином (1:1000)

Варианты опытов	До сенсibilизации на фоне введения ареолина		Промежуток (в днях) до инъекции антигена	После сенсibilизации на фоне инъекции антигена		Примечания
	размер зрачка в мч	продолжительность реакции в минутах		размер зрачка в мм	продолжительность реакции в минутах	
1	До введения Через 12 мин. после начала реакции Через 15 мин.	9 X 8 9 X 6 9 X 2	1	До инъекции Через 15 мин. после начала реакции Через 30 мин.	5 X 4 5 X 2 5 X 0	120
2	До введения Через 15 мин. после начала реакции Через 30 мин.	8 X 5 5 X 2 5 X 0	2	До инъекции Через 15 мин. после начала реакции Через 30 мин.	8 X 5 5 X 1 4 X 0	60
3	До введения Через 12 мин. после начала реакции Через 45 мин.	6 X 4 6 X 2 6 X 2	3	До инъекции Через 12 мин. после начала реакции Через 16 мин.	8 X 6 6 X 3 4 X 1	180
4	До введения Через 15 мин. после начала реакции Через 45 мин.	8 X 8 5 X 3 5 X 3	4	До инъекции Через 15 мин. после начала реакции Через 50 мин.	6 X 5 8 X 4 5 X 3	110
5	До введения Через 12 мин. после начала реакции Через 24 мин.	7 X 7 7 X 4 6 X 2	5	До инъекции Через 18 мин. после начала реакции Через 20 мин.	6 X 5 6 X 3 0	90
6	До введения Через 8 мин. после начала реакции Через 15 мин.	8 X 5 6 X 2 4 X 1	6	До инъекции Через 11 мин. после начала реакции Через 19 мин.	8 X 4 8 X 2 0	60
7	До введения Через 10 мин. после начала реакции	8 X 4 8 X 2	8	До инъекции Через 12 мин. после начала реакции Через 17 мин.	8 X 5 8 X 3 0	100
8	До введения Через 10 мин. после начала реакции Через 30 мин.	6 X 4 5 X 3 1 X 1,5	1	До инъекции Через 12 мин. после начала реакции Через 18 мин.	6 X 4 6 X 2 0	100
9	До введения Через 11 мин. после начала реакции Через 20 мин.	6 X 3 5 X 2 5 X 2	3	До инъекции Через 15 мин. после начала реакции	7 X 4 7 X 2	100
10	До введения Через 10 мин. после начала реакции Через 25 мин.	7 X 5 6 X 3 6 X 1	5	До инъекции Через 15 мин. после начала реакции Через 20 мин.	6 X 4 6 X 2 0	100
11	До введения Через 10 мин. после начала реакции Через 20 мин.	8 X 5 8 X 4 8 X 2	7	До инъекции Через 12 мин. после начала реакции Через 15 мин.	7 X 4 7 X 3 0	100
12	До введения Через 10 мин. после начала реакции Через 20 мин.	6 X 3 5 X 2 5 X 1	10	До инъекции Через 15 мин. после начала реакции Через 20 мин.	6 X 3 5 X 2 0	150

Введение ареолина
в глаз до инъекции ан-
тигенаВведение ареолина
в глаз после инъекции
антигена. Во всех слу-
чаях в первые 3-5 ми-
нут до начала сужения
у сенсibilизированных
кошек на фоне инъек-
ции антигена ареолина
вызывал увеличение
размера зрачка на 1 мм

Таблица 2. Опыты с гоматропином (1:1000)

№ опыта	До сенсibilизации на фоне введения гоматропина		Промежуток (в днях) до инъекции антигена	После сенсibilизации на фоне инъекции антигена		Примечание
	размер зрачка в мм	реакция на свет		размер зрачка в мм	реакция на свет	
1 {	До введения Через 15 мин. после начала реакции Через 50 мин.	{ 5 × 2 5 × 3 8 × 7	1	До инъекции Через 25 мин. после начала реакции Через 30 мин.	{ 5 × 4 5 × 4,5 7 × 6	—
2 {	До введения Через 30 мин. после начала реакции Через 60 мин.	{ 7 × 3 7 × 5 7 × 5	2	До инъекции Через 20 мин. после начала реакции Через 50 мин.	{ 6 × 3 6 × 4 7 × 7	—
3 {	До введения Через 40 мин. после начала реакции Через 55 мин.	{ 6 × 3 6 × 4 6 × 5	2	До инъекции Через 20 мин. после начала реакции Через 35 мин.	{ 6 × 3 6 × 5 8 × 8	—
4 {	До введения Через 45 мин. после начала реакции	{ 5 × 2 5 × 3	4	До инъекции Через 30 мин. после начала реакции Через 80 мин.	{ 5 × 1 5 × 2 5 × 5	—
5 {	До введения Через 25 мин. после начала реакции Через 75 мин.	{ 5 × 2 5 × 3 6 × 5	5	До инъекции Через 15 мин. после начала реакции Через 45 мин.	{ 5 × 2 5 × 3 8 × 8	—
6 {	До введения (реакции нет)	{ 5 × 3	5	До инъекции Через 15 мин. после начала реакции Через 25 мин.	{ 5 × 4 7 × 5 7 × 6	—
7 {	До введения Через 35 мин. после начала реакции Через 55 мин.	{ 5 × 2 5 × 3 6 × 6	6	До инъекции Через 45 мин. после начала реакции Через 60 мин.	{ 5 × 4 7 × 6 7 × 8	—
8 {	До введения Через 25 мин. после начала реакции Через 40 мин.	{ 6 × 4 6 × 6 8 × 8	7	До инъекции Через 25 мин. после начала реакции Через 30 мин.	{ 7 × 2 7 × 3 7 × 4	+

Таблица 2 (продолжение)

№ опыта	До сенсibilизации на фоне введения гоматропина		Промежуток (в днях) до введения антигена	После сенсibilизации на фоне инъекции антигена		Примечание
	размер зрачка в мм	реакция на свет		размер зрачка в мм	реакция на свет	
9 {	До введения 5 × 2 Через 25 мин. после начала реакции 5 × 2,5 Через 35 мин. 5 × 7	—	9	До инъекции 5 × 2 Через 25 мин. после начала реакции 5 × 3	—	Опыт на кошке с удаленным верхним шейным симпатическим узлом
10 {	До введения 5 × 1 (реакции нет)	+	3	До инъекции 6 × 2 Через 10 мин. после начала реакции 6 × 4 Через 30 мин. 6 × 4	—	
11 {	До введения 5 × 3 (реакции нет)	+	3	До инъекции 6 × 3 Через 7 мин. после начала реакции 6 × 5 Через 20 мин. 6 × 6	—	
12 {	До введения 5 × 1 Через 15 мин. после начала реакции 5 × 3 Через 50 мин. 7 × 5	+	4	До инъекции 5 × 1 Через 30 мин. после начала реакции 5 × 3 Через 40 мин. 5 × 5	—	
13 {	До введения 6 × 4 Через 45 мин. после начала реакции 6 × 5 Через 60 мин. 6 × 6	+	6	До инъекции 6 × 3 Через 15 мин. после начала реакции 6 × 5 Через 30 мин. 7 × 7	—	
14 {	До введения 5 × 3 Через 55 мин. после начала реакции 5 × 4 Через 65 мин. 5 × 5	+	8	До инъекции 5 × 2 Через 15 мин. после начала реакции 5 × 3 Через 25 мин. 5 × 5	—	
15 {	До введения 6 × 2 Через 45 мин. после начала реакции 6 × 3 Через 60 мин. 6 × 5	+	10	До инъекции 6 × 3 Через 45 мин. после начала реакции 6 × 4 Через 50 мин. 6 × 5	—	
16 {	До введения 5 × 2 Через 30 мин. после начала реакции 5 × 3 Через 45 мин. 5 × 4	+	11	До инъекции 5 × 3 Через 35 мин. после начала реакции 5 × 4 Через 50 мин. 5 × 5	—	

10, 11 раствор гоматропина 1:1 000 вовсе не вызывал реакции, которая появлялась лишь после сенсibilизации на фоне инъекции антигена. В четырех случаях (опыты № 2, 3, 4 и 6) сохранилась реакция на свет после действия испытуемого раствора. И, наконец, во всех 7 случаях максимум реакции и сама реакция наступали значительно раньше. В этих 7 опытах исследование производилось не позже 7 дней по окончании сенсibilизации. В более поздние сроки никакой разницы установить не удалось, как об этом свидетельствуют опыты № 8 и 9.

Во второй части таблицы приведены опыты, поставленные на кошках с удаленным верхним шейным симпатическим узлом. В этой группе опытов на фоне инъекции антигена у сенсibilизированных животных реакция также наступает и достигает своего максимума раньше и размеры ее больше. Помимо указанных признаков большей интенсивности реакции, обращает на себя внимание то, что во всех случаях до сенсibilизации независимо от размеров, которых достигал зрачок, реакция на свет сохранялась, в то время как после сенсibilизации на фоне инъекции антигена во всех случаях реакция на свет отсутствовала.

В этой серии опытов порядок введения гоматропина до или после инъекции антигена не имел значения. Испытания реакции после сенсibilизации без внутривенной инъекции антигена не обнаруживали никакой разницы сравнительно с результатами опытов, поставленных на нормальных животных.

Необходимо отметить, что у всех кошек в течение опытного периода реакция преципитации была отрицательной. Разрешающая инъекция в более поздние сроки часто сопровождалась развитием анафилактического шока.

Таким образом, и в опытах с гоматропином в первые дни по окончании сенсibilизации удается подметить изменения, свидетельствующие о повышении чувствительности парасимпатических нервных волокон радужной оболочки.

Полученные результаты являются хорошим дополнением к полученным ранее при изучении изменений в чувствительности симпатической нервной системы.

На основании накопленного материала можно считать, что в процесс сенсibilизации вовлекается вся вегетативная нервная система. В зависимости от условий опыта показателем изменений может быть то реакция симпатической, то реакция парасимпатической нервной системы.

В ы в о д ы

На кошках до и после сенсibilизации изучалась реакция зрачка в ответ на введение в конъюнктивальный мешок раствора 1:1 000 гоматропина или ареколина.

1. Введение ареколина сенсibilизированным животным на фоне внутривенной инъекции антигена вызывает более сильную и продолжительную реакцию зрачка, чем у нормальных животных.

2. Введение гоматропина в первые дни по окончании сенсibilизации (не позже 7-го дня) при тех же условиях также вызывает более интенсивную реакцию, чем у нормальных животных.

3. Изменения интенсивности реакции зависят от повышения после сенсibilизации чувствительности парасимпатических нервных волокон радужной оболочки.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Черников А. М., Физиол. журн. СССР, XXI, 66, 1936; XXII, 839, 1937; Фармакология, I, в. 1, 21, 1938; Фармакология и токсикология, II, в. 2, 37, 1939.
2. Сафаров А. И., Арх. биол. наук, XLIX, в. 3, 71, 1938.

ON THE MECHANISM OF ALLERGIC REACTIONS. IV

P. H. Yuzbashinskaya and A. M. Chernikov

Chair of Pharmacology (Head — Prof.
A. M. Chernikov) of the Medical
Institute of Azerbaidjan, Baku

The response of the pupil to instillation of 1:1,000 solutions of homatropine or arecoline into the conjunctival sac has been studied in cats before and after sensitization.

It has been shown that

1. The character of the reaction is similar before and after sensitization.

2. Alterations of the response in the sensitized animals are observed only upon intravenous injection of the antigen.

3. These alterations consist in an increased intensity of the response.

4. Experiments with arecoline gave evidence that the duration and intensity of the reaction is augmented in sensitized animals upon injection of the antigen.

5. In experiments with homatropine, effected under identical conditions, the reaction appeared more rapidly on the first days after completion of the sensitization (no later than on the 7th day), the pupil reached larger dimensions and the response to light disappeared in all cases.

6. The noted alterations of the intensity of pupillar reactions depend on increased sensitivity of the parasympathetic innervation of the iris.

7. The experimental data are complementary to the results obtained in studies on the sympathetic innervation of the iris.

8. The sum of experimental findings provides evidence that the innervation of the iris can be utilized as an indicator of the allergic reaction.

О СВОБОДНЫХ ФЕНОЛАХ КРОВИ

А. О. Войнар и М. П. БабкинИз кафедры биохимии (зав. — проф.
А. О. Войнар) Сталинского медицин-
ского института, Сталино-Донбасс

Поступила в редакцию 5.IV.1940 г.

Со времени исследований Hoppe-Seyler (1), Baumann (2) и др. установлено, что основная масса фенола находится в моче и крови в виде парных соединений. Рядом работ из лабораторий Volhard и Voit [Becher (3), Becher u. Herrmann (4), Becher, Litzner u. Täglic, Becher u. Koch (5), Haas u. Schlesinger (6), Haas u. Trautmann (7) и др.] доказано отсутствие в крови свободных фенолов, а также дифенолов и ароматических оксикислот. Лишь в случаях почечной недостаточности и некоторых других патологических состояний может происходить накопление свободных летучих фенолов, что вызывает явления отравления, напоминающие истинную уремию. По мнению Becher (3—5), особая важная роль в патогенезе уремического ацидоза принадлежит ароматическим оксикислотам, воздействующим на щелочные резервы крови подобно алифатическим оксикислотам при диабетическом ацидозе.

Как показали исследования Haas и Schlesinger, появление свободного фенола в крови после введения его экспериментальным животным даже в небольших концентрациях (1,4 мг%) ведет к явлениям тяжелого фенольного отравления, причем по мере превращения свободного фенола в связанный эти явления исчезают.

Тем более удивительным является то обстоятельство, что ряд американских авторов [Folin, Denis (8), Dubin (9), Underhill a. Simpson (10), Falsia (11), Banfi, Lida, Marenzi (12) и многие др.] указывает, что основная масса фенолов выделяется с мочой в свободном виде, а в крови преимущественно содержатся свободные фенолы в количестве 1—2 мг%; связанные фенолы находятся в значительно меньшем количестве, и они могут быть обнаружены не во всякой крови. Эти данные получили большое распространение и даже вошли в ряд учебников и справочников [Pieters a. V. Slyke (13), Hawk a. Bergeim (14), McClendon (15), Uoy (16) и др.].

Некоторые авторы [Barac (17), Haas u. Schlesinger и др.] объясняют это расхождение во взглядах тем, что определение фенолов представляет собой далеко не легкую задачу и, вследствие отсутствия достаточно специфической методики, под названием «фенолов» суммарно определяются самые разнообразные вещества.

Очевидно, лишь применение достаточно специфической методики определения фенолов в крови может решить, какая точка зрения является правильной.

Поиски такой специфической методики и выяснение с помощью ее вопроса о нахождении свободного фенола в крови являются задачей настоящего исследования.

Для количественного определения фенола предложен ряд самых разнообразных методов (весовые, иодометрические, алкалометрические, перманганатометрические, рефрактометрические, кондуктометрические и др.), применяемых преимущественно для целей промышленного технического анализа при больших концентрациях фенола; наи-

большее же значение для определения фенола в биологических объектах получали колориметрические методы, позволяющие открывать весьма малые его концентрации.

При этом практическое применение могут иметь лишь методы, имеющие предельную чувствительность от 5—7 мг/л и меньше.

Но одна лишь достаточная чувствительность еще не определяет пригодность метода, так как не менее важным критерием является и специфичность реакции.

Из наиболее распространенных методов, применяющихся для выявления фенола в биологических объектах, следует отметить: 1) ксантопротеиновую реакцию [Sal-kowski (18)], 2) реакцию Millon, предложенную для определения фенола Kiesel (19), 3) реакцию с диазотированной сульфаниловой кислотой [Fox u. Gauge (20)], 4) реакцию с фосфорновольфрамовомolibденовым «фенольным» реактивом [Folin и Denis (8)] и 5) реакцию с диазотированным паранитранилином [Moir (21), Hinden (22)].

Таблица 1

Испытуемое вещество (1 см ³ 10 мг/о раствора)	Реакция Houghton и Pelly	Реакция Hinden		Реакция Millon	Примечания
		1 см ³ 10 мг/о раствора испытуе- мого ве- щества	5 см ³ 10 мг/о раствора испытуе- мого ве- щества		
Фенол	+++	++	+++	+	Реакция Houghton и Pelly красно- фиолетовая
Пирогаллол	—	—	—	++++	
Пирокатехин	—	±	+	+++	
Гидрохинон	—	—	—	±	Реакция Houghton и Pelly крас- но-фиолето- вая. Реак- ция Hinden коричневая и темно- красная
Флороглюцин	—	++	+++	—	
Салициловая кислота	—	—	+++	—	
Резорцин	—	+	+++	+++	
Орцин	—	+	++	—	
Тирозин	—	++	+++	—	
Адреналин	—	—	±	+	
Триптофан	—	±	+	+	
Индол	—	—	—	+	
Гистидин	—	++	+++	—	
Мочевина	—	—	—	—	
Креатинин	—	—	—	—	
Мочевая кислота	—	—	—	—	
Гиппуровая кислота	—	—	—	—	
Гликокол	—	—	±	—	
Аланин	—	—	—	—	
Цистин	—	—	—	—	
Лейцин	—	—	—	—	
Аргинин	—	—	—	—	
Лизин	—	—	—	—	
Аспарагин	—	—	—	—	
Глютаминовая кислота	—	—	—	—	
Пептон	—	—	±	—	
Альбумин	—	—	—	—	
Холестерин	—	—	±	—	
Глюкоза	—	—	—	—	
Молочная кислота	—	—	—	—	

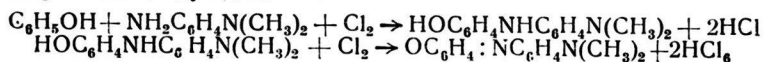
Примечание: +++, ++, + степень интенсивности положительной реакции; ± неопределенная; — отрицательная.

Однако, как показывает большое число литературных данных и некоторые собственные наблюдения, все эти реактивы дают характерное для фенолов окрашивание и с целым рядом других соединений, что делает их непригодными для установления точного количества свободных фенолов в крови.

В поисках наиболее удовлетворительной реакции на фенол, наряду с многими другими пробами, мы подвергли детальному изучению индофенольный метод Houghton и Pelly (23), еще не получивший широкого распространения и, насколько нам известно, совершенно не примененный для определения фенола в биологических объектах.

Принцип метода Houghton и Pelly (23) заключается в том, что «диаминовый реактив», являющийся восстановленным паранитрозодиметиланилином, взаимодействуя с фенолом, окисляется под влиянием активного хлора в индофенол. Оптимум реакции при pH = 7,0—8,5.

Химизм реакции следующий:



Будучи испытана нами на чистых водных растворах фенола, реакция Houghton и Pelly (23) обнаружила высокую чувствительность и позволила определять количество фенола от 30 мг/л и ниже с точностью до 98%. Большие навески определяются хуже.

Интенсивность получаемой синей окраски пропорциональна концентрации и в количествах от 10 мг/л и ниже подчиняется закону Бееа, что было установлено на основании показаний фотоколориметра с селеновым фотоэлементом.

Специфичность реакции Houghton и Pelly (23) устанавливалась путем сравнения окраски, получаемой при обработке фенола и ряда других веществ.

Таблица 2

Испытуемое вещество, взятое in substantia	Реакция Houghton-Pelly	Реакция Moir-Hinden	Реакция Millon	Примечание
Фенол	+++	+++	+++	Реакция Миллона дает темнокоричневый цвет с красным оттенком и с осадком
Пирогаллол	—	+++	+++	
Пирокатехин	—	+++	+++	Реакция Миллона дает темнокоричневый цвет с темным осадком
Флороглюцин	—	+++	±	Реакция Миллона дает оранжевый цвет с рыхлым осадком
Резорцин	—	+++	±	
Орцин	—	++	±	Реакция Миллона дает темнооранжевый цвет со значительным осадком
Салициловая кислота	—	+++	±	
Тирозин	—	+++	+++	
Адреналин	—	++	++	
Триптофан	—	+++	+++	
Индол	—	+++	+++	
Гистидин	—	+++	—	
Гликокол	—	++	+	
Пептон	—	+++	+++	
Альбумин	—	+++	+++	
Сыворотка нормальной крови	—	+++	+++	
Сыворотка дезальбуминированная	—	++	—	
Ультрафильтрат сыворотки, концентрированный в 4 раза	—	+	±	

Испытуемое вещество (in subst., либо в количестве 1—5 см³ 10 мг%/раствора) смешивалось с 2 см³ 5% NaHCO₃ и 1 см³ «диаминового» реактива и титровалось гипохлоритом натрия с 0,05% содержанием активного хлора до устойчивого синего цвета (в случае положительного результата; отрицательный результат — розовые, малиновые, желтые цвета либо полное отсутствие окраски).

Как показали наши исследования, получаемая с фенолом синяя окраска характеризуется относительно широкой зоной поглощения длинноволновой части спектра в 750—682 мμ. Наблюдения производились с помощью спектроскопа Цейсса.

Для сравнения с тем же испытуемым веществом проделывались ксантопротеиновая проба, а также реакции Millon, Moir и ряд других. Часть соответствующих результатов приведена в табл. 1.

Из табл. 1 видно значительное преимущество реакции Houghton и Pelly, не дающей положительного результата ни с одним из испытанных нами соединений, многие из которых дают положительную реакцию Moir-Hinden и Millon.

В нашем распоряжении не было достаточно чистого препарата p-крезола, но, по литературным данным, он не дает окраски с реактивом Houghton и Pelly [Meink, Horn (24)].

Еще более демонстративно сравнение ряда веществ, дающих in substantia резко выраженные реакции Moir-Hinden и Millon, но не дающих реакции Houghton и Pelly (табл. 2).

Таким образом, изучаемая нами реакция Houghton и Pelly является для фенола наиболее специфичной.

Предел чувствительности данной реакции, испытанный нами на чистых водных растворах фенола, дал следующие результаты:

Концентрации фенола		Характер реакции
в мг/см ³ испытуемого раствора	в мг/л	
0,02	20	Синяя окраска получается немедленно
0,01—0,001	10—1	Синяя окраска получается после 3-минутного стояния
0,001—0,0001	1—0,1	Синяя окраска получается после 3-минутного стояния и фильтрования
0,0001—0,00001	0,1—0,01	Окраска наступает после экстракции CCl ₄ (лиловая)
Ниже 0,00001	Ниже 0,01	Не определяется

Осаждение белков сыворотки трихлоруксусной кислотой, метафосфорной кислотой либо вольфраматом натрия с серной кислотой независимо от характера осадителя ухудшает результат определения; прибавленные количества фенола меньше чем 1 мг на 100 см³ сыворотки не могут быть определены. Это, очевидно, связано с адсорбцией фенола белковым коагулятом. Haas и Schlesinger, Becher, Litzner, Täglic и прочие авторы, применяя другие методы для определения фенола, также наблюдали, что свертывание белков крови позволяет определить от 0 до 50% прибавленной навески.

Применяя реакцию Houghton и Pelly к исследованию крови нормальных животных на содержание в ней свободного фенола, мы во всех случаях могли констатировать отрицательный результат. Поскольку подобный результат может объясняться тем, что малое количество, быть может, свойственного крови фенола увлекается белковым коагулятом и потому не обнаруживается, мы поставили серию опытов с опре-

делением фенола по способу Haas и Schlesinger, уменьшающему возможность захватывания фенола белковым осадком.

Испытание нормальной дефибринированной крови собак по способу Haas и Schlesinger показало, что даже при 6-часовом и более отгоне не удастся обнаружить в приемнике фенола с помощью наиболее специфичной для него реакции Houghton и Pelly, тогда как менее специфичные реакции (например, Moir-Hinden) дают с отгоном положительный результат.

В то же время прибавленный к крови фенол открывается в дестилляте при помощи реакции Houghton и Pelly с большой легкостью.

Как мы полагаем, комбинация отгона крови по Haas и Schlesinger с количественным анализом дестиллята по Houghton и Pelly может дать наиболее правильное суждение о наличии фенола в крови.

Если в норме свободный фенол в крови отсутствует, то в тех случаях, когда животным (собакам) вводился внутривенно фенол в количествах 20 мг на 1 кг веса, можно было установить, что, наряду с наступлением явлений типичного фенольного отравления (одышка, мышечные подергивания, переходящие в судороги, рвота и пр.), в крови появляется свободный фенол в количестве, в среднем равном 1,967 мг/‰.

Увеличение дозы вводимого фенола соответственно повышает его содержание в крови и усиливает явления отравления. С исчезновением свободного фенола проходят и явления отравления.

Выводы

1. Наиболее специфичным и чувствительным для количественного определения фенола является метод Houghton и Pelly, который может быть с успехом применен для определения фенола в крови и прочих биологических жидкостях.

2. Испытание с помощью этого метода безбелковых фильтратов сыворотки и дестиллята крови по Haas и Schlesinger обнаруживает отсутствие свободного фенола в крови у животных при нормальных условиях.

3. Приведенные американскими авторами данные о норме свободных фенолов крови (1—2 мг/‰) являются результатом неспецифичности применявшихся методов; при указанных концентрациях фенола в крови наступает ряд характерных симптомов фенольного отравления.

ЛИТЕРАТУРА

1. Hoppe-Seyler, Arch. ges. Physiol., 5, 470. — 2. Baumann E., Arch. ges. Physiol., 13, 285, 1876. — 3. Becher E., Dtsch. Arch. klin. Med., 145, 333, 1924; 148, 10, 46, 159, 1925. — 4. Becher E. u. Herrmann E., Dtsch. Arch. klin. Med., 151, 82, 1926. — 5. Becher E., Litzner S. u. Tägliche, Zschr. klin. Med., 104, 182, 1926. — 6. Becher E. u. Koch F., Dtsch. Arch. klin. Med., 148, 78, 1925. — 7. Haas G. u. Schlesinger E. F., Arch. exper. Path. Pharm., 104, 56, 1924. — 8. Haas G. u. Trautmann W., Zschr. physiol. Chem., 127, 52, 1923. — 9. Folin O. a. Denis W., Journ. biol. Chem., 22, 305, 309, 1915; 26, 507, 1916. — 10. Dubin, Journ. biol. Chem., 26, 69, 1916. — 11. Underhill a. Simpson, Journ. biol. Chem., 44, 70, 1920. — 12. Falsia A., C. r. Soc. biol., 111, 395, 1932. — 13. Banfi R., Lida E. et Marrenzi A. D., C. r. Soc. biol., 121, 358, 1936. — 14. Pieters I. P. a. Van Slyke D. D., Quant. clin. Chem. Interpr., Baltimore, 514, 1931. — 15. Hawk P. B. a. Bergeim O., Pract. physiol. Chem., Philad., 10th ed., 451, 1931. — 16. McClelland J. F., A manual of Bioch., N. Y., 150, 1934. — 17. Uoy D., Колориметрия, 1935. — 18. Barac G., Rev. Belg. Sc. Méd., 7, 669, 1935. — 19. Saikowski, Zschr. physiol. Chem., 12, 1888. — 20. Kiesel Mschr. prakt. Tierheilk., 15, 84, 1904. — 21. Fox a. Gauge, Journ. Soc. Chem. Ind., 39, 260, 1920; 41, 173, 1932. — 22. Moir, Journ. South African Inst., 5, 8, 1920. — 23. Hinden u. Splittgerber, Untersuch. u. Beurteilung v. Wasser u. Abwässer, 5 Aufl. — 24. Houghton a. Pelly, Analyst, 62, 117, 1937. — 25. Meink u. Horn, Angew. Chem., 36, 625, 1934.

ON THE FREE PHENOLS OF BLOOD

A. Voynar and M. Babkin

Chair of Biochemistry (Head — Prof.
A. Voynar) of the Medical Institute,
Stalino (Donetzky Basin)

1. The most specific and sensitive method for the quantitative determination of phenol is the method of Houghton and Pelly, which can be successfully applied for the estimation of phenol in blood and other biological fluids.

2. Determinations performed by means of this method on deproteinized serum filtrates and on blood distillates after Haas and Schlesinger provided evidence of the absence of free phenol in the blood of normal animals.

3. The claim of American authors that the content of free phenols in blood under normal conditions amounts to 1—2 mg% is a result of inadequate specificity of the methods applied. At the stated levels of phenol concentration in the blood, experimental animals exhibit characteristic symptoms of phenol intoxication.

О КОМПОНЕНТАХ ЦЕНТРАЛЬНОГО МЕХАНИЗМА ПИЩЕВОГО И ОБОРОНИТЕЛЬНОГО БЕЗУСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА СЛЮНООТДЕЛЕНИЯ

Н. Николаева и Н. Лагутина

Из кафедры физиологии (зав. — проф.
Н. А. Рожанский) Ростовского-
на-Дону медицинского института

Поступила в редакцию 1.V.1940 г.

Проф. Рожанским и Бирюковым впервые было обращено внимание на то обстоятельство, что отношение количества слюны из околоушной железы (Р) к количеству из подчелюстной (S) за один и тот же промежуток времени является величиной постоянной для определенного рода раздражителя. Эту величину они обозначили как коэффициент P/S и установили, что в случае пищевых раздражителей P/S, как правило, ниже единицы, в случае же отвергаемых раздражителей величина его достигает единицы или даже несколько превышает ее. К этому надо добавить, что коэффициент для отвергаемых веществ может меняться лишь в зависимости от интенсивности раздражителя, а не от качества; для пищевых же раздражителей большое значение имеет качество раздражителя, хотя коэффициент остается всегда ниже единицы.

Различия в качестве и количестве отделяющейся слюны и различия в соотношении деятельности желез, соответствующие роду раздражителя, свидетельствуют о различии путей распространения возбуждения в центральной нервной системе.

Наша попытка подойти к изучению нервного слюноотделительного механизма основывается на фактах, освещенных в работе Рожанского и Бирюкова, которыми было показано, что кастрация собак-самцов своеобразно изменяет слюноотделение на отвергаемые вещества, уменьшая отделение из подчелюстной железы, вследствие чего коэффициент P/S после кастрации возрастает в некоторых случаях до ∞ (бесконечности). Отделение же на пищевые вещества остается неизменным. Кроме того, Бирюковым было установлено, что аналогичные изменения в безусловных слюнных рефлексх имеют место и у старых собак.

Нами были обследованы безусловные рефлексy у трех молодых взрослых собак на следующие раздражители: сахарный порошок, молоко, 0,3% раствор HCl и 0,3% раствор хинина. Оказалось, что коэффициенты P/S были строго специфичны для всех видов раздражителей; по величине их можно было судить о принадлежности реакции к пищевому или оборонительному типу. Кроме того, у всех животных были выработаны условные рефлексy на основе каждого из вышеперечисленных раздражителей. Когда условные рефлексy оказались достаточно прочными и постоянными по величине, удалось отметить то интересное явление, что коэффициенты P/S при действии условных раздражителей почти в точности соответствовали коэффициентам тех безусловных рефлексов, на основе которых они были выработаны.

Таким образом, условный рефлекс представлял точную, хотя и уменьшенную копию безусловного. Сказанное иллюстрирует табл. 1.

Таблица 1

Название собаки	Условный раздражитель	Величина условного рефлекса в каплях		P/S	Безусловный раздражитель	Величина безусловного рефлекса в см ³		P/S
		P	S			P	S	
Блэк	Метроном 60	5	7	0,7	Сухарный порошок .	5,0	6,6	0,77
	Круг	2	4	0,5	Молоко	1,0	2,0	0,50
	Звонок . . .	11	8	1,3	0,3% раствор HCl . .	3,4	3,0	1,1
	Крест	4	3	1,3	0,3% раствор хинина .	1,8	1,4	1,2
Полкан	Круг	0,5	2	0,25	Молоко	0,8	3,0	0,26
	Метроном 60	6	16	0,37	Сухарный порошок .	3,4	7,8	0,43
	Звонок . . .	6	6	1	0,3% раствор HCl . .	3,0	3,0	1
	Крест	2	2	1	0,3% раствор хинина .	1,2	1,2	1

Условным раздражением при даче сухарного порошка был метроном 60, для молока условным раздражителем была появляющаяся на экране перед собакой фигура светящегося круга, для хинина — фигура светящегося креста, и, наконец, условным раздражителем при применении кислоты был звонок.

Кастрация молодых животных не оказала такого резкого действия на отделение слюны из подчелюстной железы на отвергаемые вещества, как это описано в работе Рожанского и Бирюкова. Так, применение кислоты обычной концентрации (0,3%) не приводило к видимым изменениям в безусловном рефлексе, но снижение концентрации до 0,1% давало возможность установить этот эффект. У одной из собак изменения после кастрации оказались отчетливо выраженными при безусловном отделении на хинин; в этом случае коэффициент P/S доходил до 10 и выше.

Но, несмотря на то, что безусловная часть реакции была затронута сравнительно мало, условные рефлексы изменились резко и носили явно кастрационный характер (коэффициент P/S здесь сплошь и рядом равнялся ∞).

Следует заметить также, что и старые собаки, бывшие под нашим наблюдением, не все обнаруживали отчетливое уменьшение подчелюстного отделения на отвергаемые раздражители. Из трех собак у одной эти изменения были выражены отчетливо и стойко, а у других либо периодически появлялись, либо вовсе не наблюдались. Но и в случае со старыми собаками оборонительные условные рефлексы носили ясные следы старческих изменений даже тогда, когда безусловные были свободны от них.

Таким образом, следует подчеркнуть, что старческие изменения слюноотделения и кастрационный эффект отличаются довольно большой изменчивостью и подвижностью: так, эти изменения выявляются при применении слабых раздражителей, исчезают у старых собак под влиянием дачи брома, а также под влиянием частых повторных раздражений (опыты, когда кислота вливалась повторно несколько раз с промежутками между вливаниями, равными 3 минутам).

Второе, что нам пришлось наблюдать, относится уже к группе пищевых реакций и касается рефлекса на молоко (молоко в наших опытах не вливалось через защечный крючок, а давалось животному из тарелки). У нормальных взрослых собак этот рефлекс отличается наиболее низкой величиной коэффициента P/S даже по сравнению с остальными представителями пищевой группы реакций. Малая величина P/S определяется чрезвычайно скудным отделением из околоушной железы

по сравнению с подчелюстной; у всех же старых собак отделение из околоушной железы при даче молока было равно нулю, в результате чего и $P/S = 0$.

У взрослых кастратов в случае безусловного молочного рефлекса наблюдалось некоторое снижение отделения из околоушной железы по сравнению с нормой; наряду с этим условные рефлексы стали давать сплошь и рядом нули на околоушной железе. Итак, изменения при кастрации и старении в слюноотделительных реакциях у собак идут по линии уменьшения подчелюстного отделения при действии отвергаемых раздражителей и уменьшения околоушного отделения при действии жидких пищевых раздражителей (молоко); отделение на сахарный порошок остается без изменений. Сказанное иллюстрирует табл. 2.

Таблица 2

Название собаки	Условный раздражитель	Величина условного рефлекса в каплях		P/S	Безусловный раздражитель	Величина безусловного рефлекса в см ³		P/S	Примечания
		P	S			P	S		
Блэк	Звонок	13	3	4,3	0,1% раствор HCl	3,2	1,0	3,2	Молодой кастрат
	»	14	4	3,5	0,3% раствор HCl	4,0	3,0	1,3	
	Крест	5	0	∞	0,3% раствор хинина	1,8	1,2	1,5	
Полкан	»	4	0	∞	То же	1,2	0,4	3	Молодой кастрат
	Звонок	4	0	∞	0,3% раствор HCl	2,0	0,6	3,3	
	»	4	0	∞	То же	2,7	3,5	0,8	
Тишка	»	—	—	—	»	2,4	0,1	24	Старая собака
	»	—	—	—	»	2,0	0	∞	
	»	—	—	—	»	2,0	0	∞	
Полкан	Круг	3	9	0,33	Молоко	0,6	3,0	0,2	До кастрации
Блэк	»	3	8	0,37	»	0,6	1,4	0,43	После кастрации
Полкан	»	0	6	0	»	0,4	3,4	0,11	
Блэк	»	0	2	0	»	0,3	0,8	0,37	
Волчок	»	0	5	0	»	0,25	3,7	0,07	

Важно подчеркнуть, что старческо-кастрационные изменения носят подвижный, функциональный характер и с особой отчетливостью выступают на условных рефлексах.

Нервные механизмы безусловного слюноотделения относятся к подкорковой области, реакции которой обладают сложностью, комплексностью; естественно предположить, что и пищевые, и оборонительные реакции включают ряд внутренне связанных между собой комплексов, и первым из них, как нам казалось, является механизм, определяющий качество слюны каждой из желез. Такой комплекс может быть назван «центром качества». В свою очередь этот комплекс можно представить целиком входящим в так называемый центр P/S, центр объединения разных желез. Этот комплекс может входить в еще более сложное объединение, физиологический смысл которого может заключаться в предметном объединении раздражителей, действующих на разные воспринимающие поверхности. Однако такое представление грешит большой общностью и расплывчатостью. Имеющийся у нас материал позволяет, как нам кажется, прийти к несколько иным выводам.

Если обратить внимание не только на количественные изменения секрети слюны при старении и кастрации, но также и на качество

слюны (еще в работе Рожанского и Бирюкова имеются указания на то, что слюна подчелюстной железы после кастрации не только уменьшается в количестве, но меняется и ее качество в смысле резкого повышения вязкости), то оказывается, что вместо обильной жидкой слюны, которая выделяется из подчелюстной железы в норме у собак на кислоту, после кастрации замечается отделение скудного вязкого секрета. Слюна, отделяющаяся у нормальных собак на молоко, характеризуется для подчелюстной железы значительной вязкостью и большим содержанием плотных веществ (1,22%, по Вульфсону), а для околоушной — наименьшим содержанием плотных веществ (0,7%, по Вульфсону) по сравнению со слюной, отделяющейся на любые другие пищевые раздражители. Оказывается, что при старении и кастрации страдает отделение именно из околоушной железы на молоко. Следовательно, и в случае действия отвергаемого раздражителя (кислота, хинин), и в случае действия пищевого (молоко) характер получающейся реакции у кастратов и старых собак обнаруживает, что одно из влияний на железы (околоушную и подчелюстную), общее для этих желез — влияние, обеспечивающее жидкую часть секрета, оказывается нарушенным. Это влияние, или «сосудистый фактор», следует представить в сложно-нервной связи с другим, обеспечивающим «густоту» секрета, «железистым», или обменно-трофическим фактором. Оба они так объединены в пределах центральной нервной системы, что влияния их распределяются в полном соответствии с характером действующего раздражителя.

В случае старения и кастрации наиболее страдающим является секреторный механизм, что и выражается для кислоты выпадением жидкой части секрета из подчелюстной железы, а для молока — выпадением жидкой части секрета околоушной железы.

Суммируя сказанное, можно дать следующую схему. Каждая из желез, снабженных двойной иннервацией (симпатической и парасимпатической), находится в строгой зависимости от двух центров — секреторно-сосудистого и обменно-трофического, или железистого; оба они объединены центром P/S, который в зависимости от пищевого или оборонительного характера, действующего на воспринимающие аппараты раздражителя, и управляет этими влияниями. Следовательно, центр «качества» должен быть разложен на центр железистый и сосудодвигательный, а центр «количества», определяющий величину P/S, необходимо перенести в состав пищевого и оборонительного центров.

В ы в о д ы

1. Изменения в безусловном слюноотделении при кастрации и старении выражаются в уменьшении подчелюстного отделения на отвергаемые раздражители (кислота, хинин) и околоушного на некоторые пищевые (молоко), в результате чего в первом случае коэффициент P/S возрастает до ∞ , а во втором падает до 0.

2. Анализ этих явлений со стороны качественной характеристики секрета позволяет считать, что в обоих случаях выпадает жидкая, водянистая часть слюны.

3. Кастрационные и старческие изменения в слюноотделении проявляются в выпадении жидкой части секрета, что позволяет говорить об угнетении сосудистого механизма, общего для обеих желез (P и S). Поэтому можно считать, что качество слюны определяется, с одной стороны, сосудистым механизмом, с другой — железистым, а количество слюны находится в прямой зависимости от комплекса P/S, входящего в состав пищевого и оборонительного центров.

ЛИТЕРАТУРА

1. Рожанский, Физиол. журн. СССР, XIX, 1, 1935. — 2. Бирюков, Русск. физиол. журн., XI, 1—2, 1928. — 3. Рожанский и Бирюков, Русск. физиол. журн., IX, 5—6, 1928.

ÜBER DIE KOMPONENTEN DES ZENTRALEN MECHANISMUS DES UNBEDINGTEN NAHRUNGS- UND ABWEHR-REFLEXES DER SPEICHELSEKRETION

N. Nikolajewa und N. Lagutina

Vom Lehrstuhl f. Physiologie (Vorst.: Prof.
N. A. Roshansky des Staatl. Medizinischen
Instituts, Rostow a/Don

1. Die unbedingte Speichelsekretion erfährt nach Kastration und beim Altern der Tiere Änderungen, die sich darin äussern, dass die Submaxillar-Sekretion auf abgewehrte Reize (Säure, Chinin) und die Parotis-Sekretion auf gewisse Nahrungsreize (Milch) abnimmt; infolgedessen steigt der Quotient P/S in ersterem Fall auf ∞ an, in letzterem Fall sinkt er bis auf 0.

2. Die qualitative Analyse des abgesonderten Sekrets weist darauf hin, dass es sich in beiden Fällen um Ausfall des dünnflüssigen, wässrigen Anteils des Speichels handelt.

3. Die Mindersekretion des wässrigen Sekretanteils bei den durch Kastration oder hohes Lebensalter bedingten Änderungen der Speichelsekretion berechtigen die Annahme, dass eine Hemmung des für beide Drüsen (P und S) gemeinsamen vaskulären Mechanismus vorliegt. Es kann daher angenommen werden, dass die Qualität des Speichels einerseits durch den Gefässmechanismus, andererseits durch Drüsenmechanismus bestimmt wird, während die Quantität des Speichels direkt abhängig ist von dem Komplex P/S, der einen Bestandteil des Abwehr-Zentrums darstellt.

ОТ РЕДАКЦИИ

В в. т. 4, XXIX «Физиологического журнала СССР» допущены следующие опечатки:

На стр. 320 в табл. 1 напечатано «Молекулярное соотношение каротина и тиреоглобулина». Следует читать «каротина и тироксина».

На стр. 322, 8-я и 9-я строки снизу, напечатано «При pH = 6,5 и 8,3 происходит образование витамина А». Следует читать «не происходит образования витамина А».

Ответственный редактор Л. А. Орбели

Год издания 24-й.
Л13315.

Тираж 1700 экз.
13,5 авт. лист.
Цена 5 руб.

Подписан к печати 24.I.1941 г.
64 000 зн. в 1 п. л.
Зак. 1757

СОДЕРЖАНИЕ

Р. Б. Гарибьян, Николай Аполлинариевич Рожанский	3
Эзрас Асратян, Принцип «переключения» в условнорефлекторной деятельности	13
В. М. Архангельский, О влиянии щитовидной железы на процессы возбуждения и торможения в коре больших полушарий	19
Н. А. Подкопаев, Дальнейшие материалы к вопросу о взаимоотношении величин условного и безусловного пищевых рефлексов	21
Д. А. Бирюков, Общие явления, возникающие при механическом повреждении головного мозга собак	26
Р. Б. Гарибьян, О некоторых особенностях образования условных рефлексов ротовых движений	34
А. Дородницына, Пищевая и оборонительная двигательные реакции у собаки в условиях анестезии слизистой рта кокаином	40
И. Беритов и А. Бакурадзе, Общее торможение при раздражении передних корешков	45
В. В. Артемьев, И. Л. Кан и К. С. Логунова, Центральное суммирование в нервной системе анодонты	55
И. А. Аршавский, К эволюции вазомоторного центра в онтогенезе	65
А. Б. Коган, Следовые потенциалы нерва как электрическое проявление местного процесса раздражения	73
В. А. Склярский, О нервном механизме регуляции кровообращения. Сообщение II	81
Н. В. Данилов, Некоторые стороны кровообращения при высокой температуре внешней среды	87
П. Ф. Текутов, Значение лобных синусов в механизме регуляции дыхательного ритма у собаки, Сообщение I	99
М. Уколова, К механизму возникновения альтернирующих сокращений сердца	103
Р. А. Лемкуль, Сравнительные данные об азотистом обмене нормальных и бесполушарных голубей	109
А. П. Шмагина и С. И. Щитов, Характер функциональной связи элементов мерцательного поля	116
М. М. Елизарова, Рефлекторное влияние на деятельность мерцательного эпителия пищевода лягушки	121
П. Х. Юзбашинская и А. М. Черников, К механизму аллергических реакций. Сообщение VI	127
А. О. Войнар и М. П. Бабкин, О свободных фенолах крови	134
Н. Николаева и Н. Лагутина, О компонентах центрального механизма пищевого и оборонительного безусловного рефлекса слюноотделения	140

АДРЕС РЕДАКЦИИ: Москва, Всехсвятское, Балтийский поселок, 13, ВИЭМ,
проф. С. Я. Капланскому

По всем вопросам подписки и доставки журнала обращаться в почтовые отделения
и в Союзпечать на местах

Цена 5 руб.

745 9