

п-1 УКАЗАТЕЛЬ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ С С С Р

И М Е Н И И . М . С Е Ч Е Н О В А



4

ТОМ XXX, ВЫП. 4

НАРКОМЗДРАВ СССР • МЕДГИЗ
МОСКВА • 1941

СОДЕРЖАНИЕ

	<i>Стр.</i>
И. С. Розенталь, Сравнительная характеристика различных видов угасания условных рефлексов	427
Н. А. Костенецкая, Деятельность коркового пищевого центра и безусловная секреторная пищевая реакция	431
О. Л. Немцова, Роль рецепторного аппарата полости рта в системе образования безусловных рефлексов, изучаемых на секрети слюнных и желудочных желез	440
Б. Глассон и Н. Шумилина, Изучение динамики высшей нервной деятельности. Сообщение I	449
А. И. Макарычев, Зависимость условно-рефлекторной деятельности собаки от силы условного раздражителя и количества подкрепления	459
И. И. Филаретов, Влияние очень сильного условного раздражителя на общую возбудимость коры больших полушарий	465
А. В. Семернина, Торможение и процессы восстановления	469
Н. Р. Шастин, О влиянии алкоголя на условные рефлексы	472
Ц. П. Неманова, Условные рефлексы на вкусовые раздражения у детей первых месяцев жизни	478
В. В. Петрова и Н. Р. Шастин, К вопросу о качественном составе слюны у детей	484
В. Я. Кряжев, Слюнные условные рефлексы у обезьян	490
Д. Я. Криницын, О роли нервного и гуморального механизмов регуляции непрерывной секреции слюнных желез	496
А. И. Смирнов, О терминальной деятельности сердца	504
Н. А. Шошина, О состоянии возбуждения сердца по данным хроноаксиметрии в условиях опыта Станниуса	514

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

И. С. Страх, Влияние частичного удаления мозжечка на работоспособность нервно-мышечного аппарата	523
Д. А. Фомин, К вопросу о секреции слюнных желез у телят	524
И. А. Троицкий, О роли блуждающего нерва в секреторной и моторной деятельности желудка у лошадей	527
Г. Е. Сорокин и Н. М. Ольшанская, Изменение деятельности сердца под влиянием сероводорода по данным электрокардиографии	530
И. Т. Дорошенко, Влияние мажестинской воды различной концентрации на активность мерцательного эпителия	533
С. Г. Генес, О гомеостатической реакции печени в отношении сахара крови	534
С. Д. Каминский, А. И. Минцев и Г. А. Лебединская, Материалы к химической характеристике цереброспинальной жидкости в норме у обезьян (павианы и макаки)	535
Указатель к Физиологическому журналу СССР им. И. М. Сеченова, тт. XXVIII и XXIX (авторский и предметный) вкладкой 1—24 стр.	

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.

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

4

ТОМ XXX, ВЫП. 4



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
МОСКВА — 1941

Отв. редактор *Л. А. Орбели*

Год издания 24-й. Тираж 1675 экз. Подписано к печати 23/IV 1941 г.
Л13378. 8,5 п. л. 13,5 авт. л. Емк. п. л. 64 000 зн. Цена 5 руб. Зак. 384.

18-я типография треста «Полиграфкнига», Москва, Шубинский пер., 10

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ УГАСАНИЯ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

И. С. Розенталь

Из гисто-физиологической лаборатории физиологического отдела им. акад. И. П. Павлова
Ленинградского филиала ВИЭМ

Поступила в редакцию 5.IX.1940 г.

Угасание условного рефлекса можно получить тремя способами: 1) действуя условным раздражителем непрерывно до полного прекращения слюноотделения, не сопровождая условное раздражение подкреплением безусловным раздражителем (в нашем случае — мясо-сахарным порошком); 2) действуя условным раздражителем некоторое время (в нашей работе — 30 секунд), затем прекращая его и после некоторого интервала (в нашем случае — в 3½ минуты) снова действуя без подкрепления, — и так каждый раз до полного прекращения слюноотделения; 3) действуя так же, как во втором случае, но всякий раз сопровождая действие условного раздражителя подкреплением. В первых двух случаях корковая клетка (группа клеток), стимулируемая в работе условным раздражителем, вызывает видимый эффект в виде слюноотделения, будучи предоставленной самой себе, в третьем же случае клетка получает «зарядку» от подкоркового пищевого рефлекса. Можно, следовательно, ожидать различной работоспособности корковой клетки в зависимости от способа угасания условного рефлекса.

Для сравнения указанных видов угасания мы учитывали: 1) продолжительность действия условного раздражителя; 2) как скоро (на каком раздражении) наступило угасание условного рефлекса; 3) все количество выделившейся при условном раздражении слюны в делениях измерительной шкалы (одно деление соответствует 0,01 см³ слюны).

Опыты проведены на 2 собаках-самцах среднего возраста. У обеих собак тип нервной системы характеризуется небольшим преобладанием возбуждения над торможением. Результаты опытов показаны в табл. 1.

В таблицах мы пользуемся следующими обозначениями: М-140 — стук метронома — 140 ударов в 1 минуту, Л-120 — электрическая матовая лампочка в 120 V, горящая все время раздражения, Ia — тон духового язычкового камертона — 435 колебаний в 1 секунду, Тр. — треск электрического звонка средней силы. Шип. — шум от воздуха, проходящего через жестяную с широко развернутым концом трубу, Лош. — выскакивающая из ящика фигурка детской игрушки, лошадки.

Условные рефлексы на все эти раздражители были прочными, задолбленными (400 и больше сочетаний). Угасание условных рефлексов доводилось до получения при двух следующих друг за другом испытаниях нулевых эффектов.

Опыты с угашением условных рефлексов ставились с промежутками в одну неделю и больше. В эти промежутки величина условных рефлексов восстанавливалась до нормы. Для подкрепления каждый раз давалось 50 г мясо-сахарного порошка, смоченного во-

дой (1 часть воды на 2 части порошка). Вес сухого мясо-сахарного порошка в каждой порции равнялся 26—27 г.

На угасании условных рефлексов у Фингала отчетливо сказалось влияние тренировки в угасательном торможении. При М-140 и la особенно отчетливо выступает разница в величине слюноотделения при первом и третьем способах угашения. У Норда это явление не наблюдалось.

При прерывистом угашении всех условных рефлексов с подкреплением (третий способ) показатели работы клеток коры больших полушарий (число раздражений, необходимое до полного угасания условного рефлекса, и общее количество слюны) оказываются наиболее значительными. Еще резче выступает разница между прерывистым угашением условных рефлексов без подкрепления и с подкреплением в тех опытах, в которых после прерывистого угашения какого-либо условного рефлекса без подкрепления, через два подкрепления других условных раздражителей было произведено дальнейшее прерывистое угашение того же условного рефлекса, но с подкреплением. Например, при угашении без подкрепления условных рефлексов на лошадку и шипение выделилось слюны: на лошадку—79 делений, на шипение—88 делений, а при угашении с подкреплением на лошадку—675 делений и на шипение—760 делений. Отсюда мы, как и Соловейчик (1), приходим к выводу, что

Таблица 1

№ опыта	Условный раздражитель			На котором раздражении наступило угасание условного рефлекса	Количество слюны, выделившейся при действии условного раздражителя (в делениях шкалы)		
	название	продолжительность изолированного действия			сплошь без подкрепления	прерывисто без подкрепления	прерывисто с подкреплением
		мин.	сек.				
Собака Фингал							
1	М-140	4	30		255		
2	М-140	4	30	9-е		185	
3	М-140	18		36-е			995
4	Л-120	4	30		55		
5	Л-120	2	30	5-е		90	
6	Л-120	13	30	27-е			490
7	la	4			80		
8	la	4	30	9-е		180	
9	la	9	30	19-е			335
Собака Норд							
1	Тр. ¹	9			397		
2	Тр. ¹	1	40	10-е		219	
3	Тр. ¹	5	10	31-е			495
4	Шип.	4			181		
5	Шип.	4	30	9-е		251	
6	Шип.	18		36-е			1 229
7	Лош.	4	30		162		
8	Лош.	2		4-е		79	
9	Лош.	16	30	33-е			1 232

¹ Опыты с треском выполнены в то время, когда условные рефлексы были отставлены на 10 секунд.

на долю корковой области, стимулируемой условным раздражителем, выпадает несравненно большая работа в том случае, когда одновременно стимулируется безусловным раздражителем подкорковая область, функционально связанная с этой корковой областью в больших полушариях. При этом у нас нет данных для утверждения, в чем заключается такое благоприятное влияние подкорковой области: в торможении ли (в отдыхе) коры со стороны безусловного рефлекса или в том, что возбуждение подкорковой области каждый раз усиливает возбуждение и коры.

Что исчезновение условного рефлекса при всех способах угашения обязано торможению, развивающемуся именно в коре, как образовании, состоящем из реактивнейших элементов,— явствует из следующих данных (табл. 2), где мы приводим величины безусловных рефлексов (за первые 30 секунд) при первых и последних трех подкреплениях угашаемого условного рефлекса.

Таблица 2. Собака Фингал

Которое подкрепление	На какой раздражитель угашается условный рефлекс	Величина безусловного рефлекса (в делениях шкалы)	Которое подкрепление	На какой раздражитель угашается условный рефлекс	Величина безусловного рефлекса (в делениях шкалы)
1-е	Л-120	218	1-е	la	194
2-е	Л-120	208	2-е	la	212
3-е	Л-120	200	3-е	la	187
23-е	Л-120	213	39-е	la	239
24-е	Л-120	158	40-е	la	244
25-е	Л-120	176	41-е	la	248

Аналогичные результаты были получены и у собаки Норд.

Приведенные данные указывают на то, что, несмотря на переполнение желудка (за 40 подкреплений собака получила более 1 кг мясосоухарного порошка), в подкорковой области при угасании условного рефлекса торможения не обнаруживается, и в то время, когда условный рефлекс уже угас, безусловный рефлекс продолжает оставаться на своем первоначальном уровне — собака от еды не отказывается. Повидимому, наши представления об аппетите собак должны значительно расшириться, но этот вопрос заслуживает специальных экспериментов и специального обсуждения.

Причиной торможения условных рефлексов при угашении их с подкреплением надо признать истощение корковых элементов от длительного «долбления» условным раздражителем. И если истощение нельзя отождествлять с торможением, то поводом к торможению оно может быть.

В заключение остается отметить, что в приеме угашения условных рефлексов с подкреплением мы имеем способ функционального разделения (в некоторых пределах) коры от подкорковой области.

ЛИТЕРАТУРА

1. Соловейчик, Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, IX, 1940.

A COMPARATIVE STUDY OF DIFFERENT TYPES OF EXTINCTION OF CONDITIONED REFLEXES

I. S. Rosenthal

The Histophysiological Laboratory, I. P. Pavlov
Department of Physiology, Leningrad Branch of
VIEM

In two dogs of the excitable type the author made a comparative study of three forms of extinction of conditioned reflexes, with the aim of establishing the influence of the subcortex on the activity of the cortical centres, excited by conditioned stimuli.

The first type of extinction is based on continuous uninterrupted action of the conditioned stimulus, till salivary secretion is completely stopped, without reinforcement by the non-conditioned stimulus (feeding, in the present case). In the second method of extinction, the conditioned stimulus lasts for 30", as usual, also without reinforcement, then it is stopped and renewed for 30", after an interval of 3½', stopped again, and so on, until complete stillstand of salivary secretion.

The third form of extinction differs from the second only in that the animal is offered meat-and-biscuit powder after a lapse of 30" following each conditioned stimulation.

The three forms of extinction were compared with consideration of: 1) the total duration of action of the conditioned stimulus, 2) the number of conditioned stimulations required to obtain extinction of the conditioned reflex, and 3) the total amount of saliva secreted in response to the conditioned stimulation.

No significant difference could be detected between the first two methods of extinction. In contrast to these, the third mode of extinction with reinforcements exhibited a marked difference, all indexes being increased as compared with the two other methods.

Considering that the development of a conditioned reflex involves the formation of a functionally linked system from elements of the cerebral cortex and of subcortical levels, the author concludes from the mentioned findings, that the cortical centres are capable of accomplishing a considerably larger amount of work in the case of natural direct stimulation of the subcortical region, than in the case of lack of subcortical reinforcement. That is to say, that the physiological interrelation between the elements of the cortex and subcortex consists, in the present case, in a strong positive influence of the latter elements on the former.

ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРКОВОГО ПИЩЕВОГО ЦЕНТРА И БЕЗУСЛОВНАЯ СЕКРЕТОРНАЯ ПИЩЕВАЯ РЕАКЦИЯ

Н. А. Костенецкая

Из физиологической лаборатории I Ленинградского медицинского института и отдела физиологии им. акад. И. П. Павлова (зав.— проф. П. С. Купалов) ВИЭМ

Поступила в редакцию 14.VII.1939 г.

Достаточно самого общего наблюдения над собакой, лишенной коры больших полушарий, чтобы отметить, что высшие безусловные реакции протекают у нее более просто и однообразно, нежели у нормального животного. Уже одно это показывает, что кора полушарий принимает постоянное участие в осуществлении сложных безусловных рефлексов. Перед экспериментатором возникает задача изучить подробности, размеры и механизм этого участия. Вопрос этот, интересный сам по себе, тесно связан с представлением о функциональной структуре высших отделов головного мозга.

И. П. Павлов в последние годы пришел к заключению, что в случае пищевых условных рефлексов образование временного замыкания происходит между рецепторными клетками анализаторов и клетками, являющимися корковым представителем пищевого центра. Основным доказательством этого явились данные анализа суммации эффекта двух условных раздражителей, применяемых одновременно (Рикман). Луков собрал значительный материал, дающий функциональную характеристику предполагаемого коркового пищевого центра, который в настоящее время следует понимать не столько анатомически, сколько функционально. Однако в последнее время Fulton со своими сотрудниками систематизировал старые факты и собрал много новых экспериментальных доказательств наличия в коре больших полушарий центров вегетативных функций, помещаемых им в премоторной зоне.

Вполне естественно, что корковый пищевой центр будет принимать постоянное участие в пищевой реакции при акте еды, т. е. той реакции, которая получила название сложной безусловной реакции. Деятельность этого центра, очевидно, должна иметь черты, свойственные корковой деятельности, как она установлена и изучена на методом условных рефлексов.

Для изучения этого вопроса мы воспользовались методикой, предложенной Купаловым и Ярославцевой, применившими в качестве безусловного пищевого раздражителя непосредственное влияние в полость рта раствора сахара. При этом значительно упрощается безусловная пищевая реакция благодаря выключению сложной активной двигательной реакции, стоящей под несомненным контролем коры больших полушарий. Животному теперь нет необходимости адресоваться к чашке с едой и активно захватывать из нее пищу. Кроме того, устраняется звук подаваемой кормушки, являющейся очень сильным условным раздражителем, непосредственно предшествующим акту еды.

Опыты были нами проведены на собаке с кличкой Аскольд, имевшей фистулу правой околоушной железы. Прежде всего мы испытали дачу собаке сахарного раствора из чашки вне станка, причем оказалось, что собака очень охотно выпивала раствор, тщательно вылизывая чашку.

Для опытов собака помещалась в станок в обычной камере. Для вливания сахара наклеивался специальный приборчик — согнутая металлическая трубка с отверстиями. Один конец этой трубки вставлялся в полость рта, другой, наружный, конец соединялся резиновой трубкой с наполненной сахарным раствором и находящейся вне камеры бюреткой.

В течение опыта делалось шесть вливаний 40% сахарного раствора по 50 см³. Вливание длилось одну минуту. Каждому вливанию за 20 секунд предшествовал пуск метронома с частотой 120 ударов в минуту (метроном 120). Удары метронома сопровождали и самое вливание сахара в течение 40 секунд и прекращались за 20 секунд до прекращения вливания.

Первые опыты дали очень низкие цифры секреции на вливание сахарного раствора. Лишь на первое вливание выделялось 0,18—0,2 см³ слюны, на второе же и последующие вливания мы имели только 0,02—0,06 см³ или же полное отсутствие выделения слюны.

Положительная условная двигательная реакция при пуске метронома, выражавшаяся в настороженной позе и легком наклонении головы вправо для удобного слизывания сахарного раствора, появилась уже со второго опыта, на 8-м сочетании метронома с вливанием. Однако секреторная реакция совершенно отсутствовала до 80-го сочетания.

В 8-м опыте вместо вливания собаке было дано то же количество сахара непосредственно из чашки. Сахар был слизан собакой с большой жадностью. Первое кормление из чашки дало величину секреции, превышающую в 1½ раза размер секреции на вливание, причем секреция появилась скорее. Повторная дача сахара из чашки в течение этого же опыта дала еще большую величину секреции. Подобные факты наблюдали Купалов и Ярославцева, а детально изучала Пронская.

С 10-го опыта нами была введена дифференцировка — метроном с частотой 60 ударов в минуту (метроном 60), пускавшийся в течение 30 секунд. Введение дифференцировки не повлияло на условные рефлексy: цифры секреции попрежнему были низкие.

С 15-го опыта, ввиду того что животное в течение опыта было спокойным, скулило, дифференцировка была временно отменена. В этом опыте впервые появился намек на условное слюноотделение.

Со следующего опыта картина резко изменилась. Появилось вполне отчетливое условное слюноотделение (до 0,07 см³).

Безусловная секреция резко, скачкообразно возросла, достигнув совершенно небывалого для предыдущих опытов уровня (опыт 16).

Опыт 16. Аскольд. Начало опыта 7.1.1936 г.

Интервал между условными раздражителями в минутах	Порядковый номер применения раздражителя	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного приращения условного раздражителя в секундах	Период запаздывания условного слюнного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в делениях шкалы	Период запаздывания безусловной секреции в секундах	Величина безусловной секреции за 1 минуту в делениях шкалы
5	85	Метроном . .	20	?	7	4	67
	86	» . .	20	1	7	3	50
	87	» . .	20	2	7	8	44
	88	» . .	20	4	3	6	21
	89	» . .	20	?	1	8	24

Таким образом, резкое возрастание величины безусловной секреции подчеркнуто совпало с первым появлением условного слюноотделения.

Здесь следует отметить еще одно обстоятельство. Как уже упоминалось, Аскольд с первого опыта охотно слизывал вливаемый ему

сахар, однако в течение работы на протяжении нескольких недель мы могли наблюдать все нарастающую жадность животного к сахару, выражающуюся в том, что, будучи приведен в камеру на опыт, он стремительно бросался к столу, на котором стояла бутылка с сахарным раствором, пытаясь достать сахар, и жадно слизывал сахарный раствор, случайно пролитый на пол камеры.

Условный секреторный рефлекс в дальнейшем имел непостоянный характер и в некоторых случаях даже отсутствовал, однако безусловный секреторный эффект с этого момента продолжал держаться на более или менее высоком уровне. Таким образом, перед нами по существу прошел процесс выработки не только условного, но и безусловного пищевого рефлекса. Секретция на вливание сахарного раствора сначала почти отсутствовала. Она резко возросла одновременно с появлением условного секреторного рефлекса.

Это отчетливо говорит за то, что в безусловной секреторной реакции на вливание сахара существенное участие принимает корковый компонент. Как наш условный раздражитель — метроном, так и вся экспериментальная обстановка прочно связалась с процедурой вливания сахара, которая теперь стала более сильным возбудителем секретции. Очевидно, и экспериментальная обстановка, и в особенности условный раздражитель — метроном повышают пищевую возбудимость по отношению к сахару, и раздражение сахаром полости рта является при наличии этих условий гораздо более сильным секреторным возбудителем. Убедиться в этом можно было путем очень простых вариаций опытов, которые были испробованы уже Купаловым и Ярославцевой. Необходимо было прежде всего определить, какова будет величина секретции на вливание сахара без предшествующего применения метронома как условного раздражителя. Опыты показали, что вливание сахара без предварительного применения положительного условного раздражителя давало уменьшенную величину секретции по сравнению с теми случаями, когда он применялся. Приводимый протокол одного из таких опытов показывает, что одно вливание сахарного раствора дает лишь 19 делений шкалы, т. е. такую цифру, какую мы имели в самом начале работы, в то время как вливание сахара после предварительного применения метронома дает секретцию, равную 44—99 делениям шкалы. Значение коркового компонента выступает с полной очевидностью (протокол опыта от 14.III.1936 г.).

Аскольд. Начало опыта в 12 часов 14.III.1936 г.

Интервал между условными раздражителями в минутах	Порядковый номер применения раздражителя	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного применения условного раздражителя в секундах	Период запаздывания условного слюнного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в делениях шкалы	Период запаздывания безусловной секретции в секундах	Величина безусловной секретции за 1 минуту в делениях шкалы
5	277	Метроном	20	—	0	—	99
5	278	»	20	—	0	—	54
5	108	» (диф.)	30	—	1	—	—
		Вливание 50 см ³ сахара в течение 1 минуты	—	—	—	10	19
5	279	Метроном	20	—	0	—	46
5	108	» (диф.)	30	—	1	—	—
	280	»	20	—	0	—	44

Вливание увеличенного количества сахарного раствора и вливание уменьшенного количества мало меняло обычный результат.

При вливании сахара в течение 2 минут подряд мы получили за первую минуту обычную величину секреции, за вторую же минуту слюноотделение было небольшое.

Таким образом, величина секреторной реакции на вливание сахарного раствора определяется в первую очередь той степенью возбудимости коры полушарий, которая устанавливается благодаря действию условных раздражителей.

Еще более отчетливо выступило значение коркового компонента в секреции на вливание сахарного раствора при выработке условных рефлексов на другие раздражители.

С 72-го опыта мы приступили к выработке положительного условного рефлекса на новый раздражитель — тон. Можно было ожидать уменьшения секреции на вливание сахарного раствора при подкреплении тона, пока он не приобрел свойства условного пищевого агента. Это, действительно, и имело место, но весь процесс выработки положительного условного рефлекса на тон с параллельным возрастанием безусловной секреции протекал во времени гораздо быстрее, нежели при образовании условного рефлекса на метроном (опыт от 20.III.1936 г.).

Аскольд

Интервал между условными раздражителями в минутах	Порядковый номер применения раздражителя	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного приращения условного раздражителя в секундах	Период запаздывания условного слюнного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в делениях шкалы	Период запаздывания безусловной секреции в секундах	Величина безусловной секреции за 1 минуту в делениях шкалы
Начало опыта в 13 час. 15 мин. 20.III.1936 г.							
5	231	Метроном	20	14	9	—	61
	1	Тон	20	—	0	10	13
	115	Метроном (диф.)	30	—	0	—	—
	232	Метроном	20	10	6	—	50
	2	Тон	20	—	0	10	18
5	233	Метроном	20	13	4	—	54
Начало опыта в 12 час. 35 мин. 21.III.1936 г.							
6	234	Метроном	20	14	5	—	72
	3	Тон	20	?	1	—	31
	117	Метроном (диф.)	30	—	1	—	—
	235	Метроном	20	14	1	—	44
	4	Тон	20	?	1	10	20
3	118	Метроном (диф.)	30	?	3	—	—
	236	Метроном	20	—	0	—	? отклеился баллон

Еще быстрее закончился процесс выработки условного рефлекса на третий раздражитель — свет.

Из приведенных протоколов ясно видно, что до тех пор, пока новые агенты не становятся условными возбудителями пищевой реакции, вливание сахара дает низкие цифры. Так, на тон при первом его

применении мы имеем только 13 делений. Это как раз те цифры, которые давало вливание сахара в опыте в самом начале нашей работы.

Эффект условного раздражителя прежде всего сказывается на величине секреции при вливании сахарного раствора, и лишь затем новый раздражитель начинает давать и условную секрецию. Встает вопрос, как понимать влияние условных раздражителей на величину секреции при вливании сахара. В общих чертах мы это уже формулировали как указание на то, что условные раздражители вызывают повышение возбудимости к тем воздействиям, которые сахарный раствор оказывает из полости рта, действуя на пищевые и тактильные рецепторы. Но где имеет место это повышение возбудимости? В области ли подкорковых центров, или же мы имеем здесь дело с корковым явлением, с возбуждением того коркового пищевого центра, который нами предполагается и который, следовательно, оказывает влияние и на величину обычно называемой безусловной секреции.

Ответ на это дают наши дальнейшие опыты. Введенная после значительного перерыва дифференцировка на метроном давалась стереотипно в опыт дважды, в паузах между 2-м и 3-м и между 4-м и 5-м вливаниями. Теперь на фоне большой безусловной секреции и проч-

Аскольд

Интервал между условными раздражителями в минутах	Порядковый номер применения раздражителя	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного приращения условного раздражителя в секундах	Период запаздывания условного слюнного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в делениях шкалы	Период запаздывания безусловной секреции в секундах	Величина безусловной секреции за 1 минуту в делениях шкалы
Опыт 2.VI.1936 г. Начало опыта в 12 часов							
6 6 6 1 1/2 6 6	232	Метроном	20	8	16	—	75
	70	Свет	20	15	6	—	55
	99	Тон	20	13	8	—	47
	173	Метроном (диф.)	30	—	0	—	—
	100	Тон	20	—	0	2	54
	71	Свет	20	17	2	—	51
	233	Метроном	20	—	0	1	47
Опыт 2.II.1936 г. Начало опыта в 11 час. 10 мин.							
5 5 5 5 5 5	182	Метроном	20	—	0	4	86
	183	»	20	12	7 1/2	—	78
	23	Метроном (диф.)	30	25	0	—	—
	184	Метроном	20	18	2 1/2	—	82
	185	»	20	—	0	3	54
	24	Метроном (диф.)	30	—	0	5	4
	186	Метроном	20	—	0	4	63
Опыт 22.II.1936 г. Начало опыта в 12 час. 30 мин.							
5 5 5 5 5 5	270	Метроном	20	6	10	—	97
	271	»	20	10	9	—	79
	77	Метроном (диф.)	30	—	0	—	—
	272	Метроном	20	12	8	—	86
	273	»	20	14	5	—	63
	78	Метроном (диф.)	30	—	0	—	—
	274	Метроном	20	13	7	—	64

но выработанного условного рефлекса на метроном применение дифференцировки оказалось не таким безрезультатным, как в начале работы. Уже в 3-м опыте (опыт 2.II.1936 г.) после введения дифференцировки величина секрции на вливание, следующее за тормозным раздражителем, увеличена в сравнении с предыдущим, в то время как до введения дифференцировки величина секрции от первого вливания до последнего в течение данного опыта всегда снижалась и на каждое последующее вливание была меньше, чем на предыдущее. Кроме того, мы испытали непосредственные переходы от дифференцировочного метронома к положительному условному раздражителю со следующим за последним вливанием сахарного раствора и при этом получили увеличение безусловной секрции (опыт 2.VI.1936 г.).

Вне всякого сомнения мы имеем здесь явление положительной индукции, благодаря которой происходит увеличение секрции после применения дифференцировки. Этот факт увеличения, благодаря индукции условного слюноотделения, хорошо известен при работе с обычным подкреплением условных раздражителей мясо-сахарным порошком.

Далее нами было произведено подкрепление тормозного метронома вливанием обычного количества сахарного раствора (опыт 10.II.1936 г.).

Аскольд. Опыт 10.II.1936 г. Начало опыта в 12 час. 15 мин.

Интервал между условными раздражителями в минутах	Порядковый номер применения раздражителя	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного приращения условного раздражителя в секундах	Период запаздывания условного слюнного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в делениях шкалы	Период запаздывания безусловной секрции в секундах	Величина безусловной секрции за 1 минуту в делениях шкалы
5	218	Метроном	20	5	13	—	93
5	219	»	20	18	2	—	70
5	58	Метроном (диф.)	30	—	0	—	—
5	220	Метроном	20	18	4	—	52
5	221	»	20	18	4	—	53
	59	Метроном (диф.)	30	—	0	20	14 (метроном (диф.) подкреплен вливанием
5	222	Метроном	20	—	0	3	46

Проба эта повторялась в различных комбинациях. Тормозный метроном давался как на обычном месте, так и на необычном с тем, чтобы исключить влияние затверженного стереотипа. В одном опыте после обычной дачи тормозного метронома следовало повторное его применение, подкрепленное вливанием сахарного раствора, однако результат был неизменно одинаков.

Вливание сахарного раствора после предварительного применения тормозного метронома давало незначительные цифры секрции по сравнению с величиной секрции на вливание сахара после положительного метронома.

Мы испытали также угашение положительного метронома, т. е. применение его без последующего подкрепления вливанием сахара. Метроном применялся в течение одной минуты. При первой такой пробе за первые 20 секунд мы получили обычную величину условной секрции на метроном — 16 делений. За последующую минуту сек-

реция была очень большой и равнялась приблизительно 60% той секреции, которая имела место при вливании сахара после предварительного применения метронома.

Однако такой результат был получен лишь в первый раз. При следующих пробах применения положительного метронома без вливания сахара секреция, начавшись обычным для безусловного рефлекса темпом, быстро прекращалась, если вслед за условным раздражителем не следовало вливание сахарного раствора (опыт 13.II.1936 г.).

Остановимся на этих опытах. Мы видим, что подкрепление тормозного метронома вливанием дает или небольшую секрецию, или полное отсутствие секреции, применение же положительного метронома без вливания при первом таком испытании дает очень большую секрецию. Ясно, что тормозный метроном вызывает полное торможение того компонента секреции на вливание, который вносится корой больших полушарий, а положительный метроном без всякого вливания дает полностью секрецию, обусловленную деятельностью коры полушарий. Но где разыгрывается это явление? Мы думаем, что есть полное основание считать, что наблюдаемые нами явления разыгрываются в коре полушарий. Мы видели в самом начале работы, что само по себе вливание сахара, несмотря на то что животное его охотно допускало, давало или небольшие цифры слюноотделения, или даже полные нули. Таким образом, сахарный раствор является очень слабым безусловным возбудителем слюноотделения. Поэтому нет оснований считать, что и те нули на вливание сахара, которые мы получали, подкрепляя тормозный метроном, зависели от тормозных подкорковых центров. С другой стороны, большая секреция при подкреплении положительного метронома указывает на то, что в секреции на вливание сахара доминирующая роль принадлежит деятельности тех нервных элементов, которые осуществляют условную реакцию, т. е. корковых элементов. Мы должны считать, что торможение при применении тормозного метронома разыгрывается в коре, а секреция при угашении положительного метронома вполне аналогична той условной корковой секреции, которая имеет место при применении коротких условных раздражителей (Орбели, Купалов, Купалов и Луков и др.).

Аскольд. Опыт 13.II.1936 г. Начало опыта в 13 час. 30 мин.

Интервал между условными раздражителями в минутах	Порядковый номер применения раздражителя	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного применения условного раздражителя в секундах	Период запаздывания условного слюнного рефлекса в секундах	Величина условного слюнного рефлекса в делениях шкалы	Период запаздывания безусловной секреции в секундах	Величина безусловной секреции за 1 минуту в делениях шкалы	Примечание
4	228	Метроном	20	10	16	—	58	Применение метронома не подкреплялось вливанием сахара
	229	Метроном	20	—	0	—	91	
6	230	»	20	18	2	—	54	
6	62	Метроном (диф.)	30	—	0	—	—	
3	231	Метроном	20	—	0	—	55	
6	232	»	20	—	0	3	38	
6	63	Метроном (диф.)	30	—	$\frac{1}{2}$	—	—	
3	233	Метроном	20	—	0	2	42	

Трудно было бы понимать все явления так, что торможение захватывает только рецепторные клетки звукового анализатора, реагирующие на применение метронома. Предположим, что дело ограничивается торможением метрономных пунктов. Тогда не было бы никакого основания для низких цифр секреции при вливании сахара вслед за применением тормозного метронома. При вливании сахара мы не адресуемся к метрономному пункту. Нет никаких оснований также считать, что торможение из метрономного пункта разливается по всей коре и захватывает клетки и химического вкусового анализатора. Мы не знаем примеров такой обширной иррадиации при нормальном протекании тормозного процесса в случае хорошо выработанных дифференцировок. Такое разлитое торможение постоянно давало бы о себе знать на последующих положительных рефлекссах. Мы же наблюдали после применения дифференцировки не последовательное торможение, но отчетливую индукцию. Это с несомненностью говорит о том, что тормозный процесс был концентрированным.

Таким образом, мы приходим к неизбежному выводу, что торможение разыгрывается в других отделах коры полушарий. В данный момент всего естественнее отнести его за счет коркового пищевого центра. Наши данные дают очень существенный материал в пользу признания наличия такого центра, причем повторяем еще раз, что мы не понимаем этот центр анатомически, как строго очерченную зону в коре полушарий, но функционально. Лишь будущие исследования смогут дать в этом отношении более конкретные данные. В настоящее же время мы можем лишь собирать материал, все полнее и полнее характеризующий нормальную деятельность коркового пищевого центра.

Данные наших опытов показывают, что в области коркового пищевого центра могут разыгрываться все те явления, которые установлены при изучении деятельности коры полушарий.

Например, мы наблюдали, что всякое нарушение обычного затвержденного стереотипного течения опыта каким-либо нашим нарочитым вмешательством или случайными техническими неполадками неизбежно отзывалось на всей условно-рефлекторной деятельности и в последующих опытах снижало общий уровень как условной секреции, так и секреции на вливание сахара.

Это имело место также при введении «тона» и «света» в качестве новых условных раздражителей, когда мы имели через несколько опытов падение секреции до очень низких цифр.

В ы в о д ы

1. Секреция на вливание в полость рта раствора сахара с предшествующим применением условного раздражителя по мере продолжения опытов постепенно возрастает. Это возрастание обусловлено присоединением коркового компонента секреции после образования условной связи между применяемым условным раздражителем и последующим вливанием сахара.

2. Корковый компонент секреции на вливание сахарного раствора является результатом деятельности коркового пищевого центра, в котором могут разыгрываться свойственные коре больших полушарий явления корковой индукции.

3. Подкрепление тормозного условного раздражителя вливанием раствора сахара дает при вливании резко уменьшенные цифры секреции.

4. Торможение при применении тормозных дифференцировочных раздражителей захватывает не только рецепторные клетки дистантных анализаторов, но и область коркового пищевого центра.

5. Изменение стереотипа сказывается не только в нарушении условных рефлексов, но и в нарушении безусловного секреторного рефлекса на вливание сахарного раствора.

ЛИТЕРАТУРА

1. Купалов П. С., Арх. биол. наук, 33, 679, 1933.—2. Купалов П. С. и Луков Б. Н., Арх. биол. наук, 33, 665, 1933.—3. Купалов П. С. и Ярославцева О. П., Труды XV Международного физиол. конгресса, 1935.—4. Луков Б. Н., дисс., ВИЭМ, 1937.—5. Орбели Л. А., дисс., 1908.—6. Fulton I. F., J. Michigan state med. soc., 1934,

THE ACTIVITY OF THE CORTICAL ALIMENTARY CENTRE AND THE UNCONDITIONED ALIMENTARY SECRETORY RESPONSE

N. A. Kostenetskaya

Physiological Laboratory of the 1st Medical Institute, and I. P. Pavlov Department of Physiology (Head: Prof. P. S. Kupalov) of VIEM, Leningrad

1. The secretion to instillation of a sugar solution into the mouth with preceding application of a conditioned stimulus exhibits a gradual increase as the experiments are repeated. This increase is due to the superposition of a cortical component of secretion after development of the conditioned bond between the applied conditioned stimulus and the subsequent instillation of sugar.

2. The cortical component of secretion to the instillation of sugar solution is a result of activity of the cortical alimentary centre, capable of exhibiting the phenomena of cortical induction proper to the cerebral cortex.

3. Reinforcement of an inhibitory conditioned stimulus by instillation of sugar solution results in a markedly diminished secretory response to the instillation.

4. The inhibition resulting from application of inhibitory differentiation stimuli extends, not only to the receptor cells of distant analyzers, but to the region of the cortical alimentary centre as well.

5. Alterations of the stereotype are manifested, not only in a derangement of the conditioned reflexes, but likewise in a disturbance of the unconditioned secretory reflex to instillation of sugar solution.

РОЛЬ РЕЦЕПТОРНОГО АППАРАТА ПОЛОСТИ РТА В СИСТЕМЕ ОБРАЗОВАНИЯ БЕЗУСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ, ИЗУЧАЕМЫХ НА СЕКРЕЦИИ СЛЮННЫХ И ЖЕЛУДОЧНЫХ ЖЕЛЕЗ

О. Л. Немцова

Из лаборатории физиологии и патологии слуха (зав.— проф. Л. А. Андреев) ВИЭМ

Поступила в редакцию 3.VI.1940 г.

Целью настоящей работы явилось исследование соотношения реакций слюноотделения и желудочной секреции на различные раздражители полости рта, а также анализ участия в этой реакции условного и безусловного компонента.

Исследования производились на двух эзофаготомированных собаках — Дымке и Валете — с желудочной и слюнной фистулами. В качестве безусловного раздражителя служили пищевые и отвергаемые вещества в растворах, которые через специально прикрепленный к внутренней поверхности щеки ороситель вливались непосредственно в полость рта. Количество раствора было всегда равно 250 см³, длительность орошения — около 2 минут 30 секунд. В качестве пищевых веществ мы применяли молоко, мясной бульон, сахар, сахарин, в качестве отвергаемых — 0,25% соляную кислоту, 0,25% раствор едкого натра, 0,3% раствор хинина, 10—20% раствор поваренной соли, 2½% уксусную кислоту, эквивалентную 0,25% соляной кислоте. Орошение производилось всегда при покое желудочных желез, при щелочной реакции отделяемого слизистой. После орошения желудочный сок собирали каждые 10 минут, исследовалась реакция, кислотность и переваривающая сила (по Метту).

На диаграммах рис. 1 и 2 представлены типичные опыты обеих серий; в виде столбиков дано слюноотделение, в виде кривой изображена желудочная секреция.

Максимальная желудочная секреция наблюдалась после орошения полости рта молоком. Она колебалась между 10—18 см³ за 1 час.

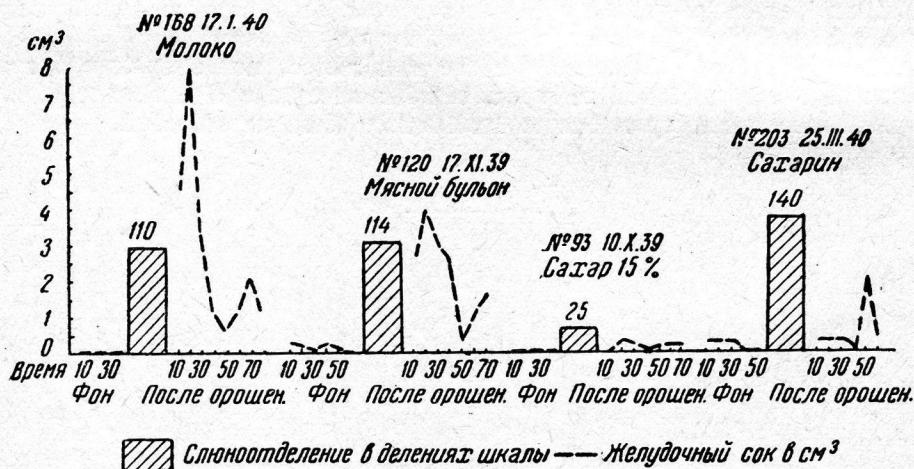


Рис. 1. Слюноотделение и желудочная секреция после орошения слизистой рта пищевыми веществами

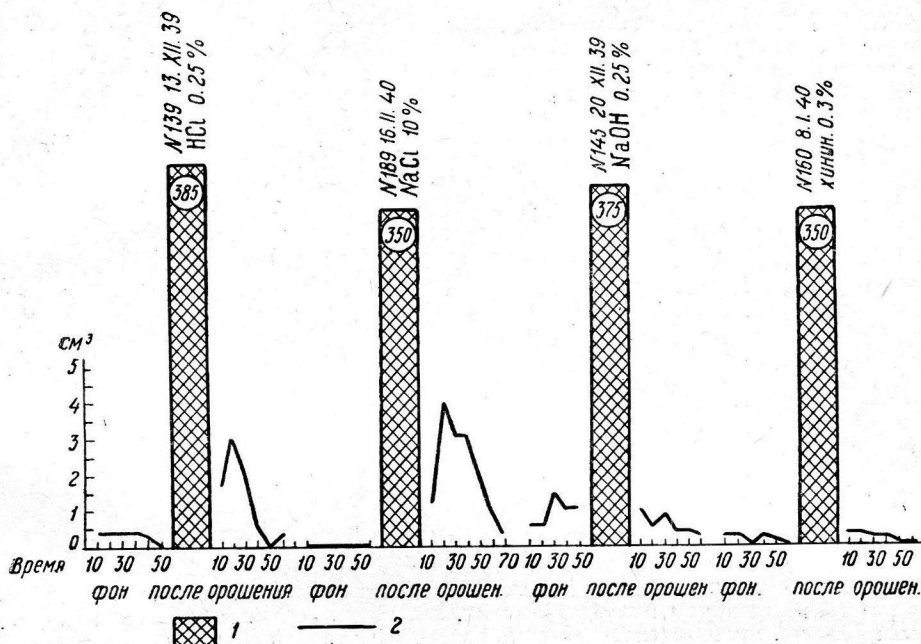


Рис. 2. Слюноотделение и желудочная секреция после орошения слизистой рта отвергаемыми веществами. 1 — слюноотделение, 2 — желудочный сок

В первых опытах она была ниже, затем несколько возросла. При орошении полости рта бульоном желудочная секреция была несколько ниже: от 8 до 13 см³. При вливании раствора сахара мы никакой желудочной секреции не наблюдали — реакция слизистой желудка большей частью оставалась щелочной. Кислотность желудочного сока равнялась 0,35—0,45%, переваривающая сила — 4—5 мм. Пищевая двигательная реакция во всех случаях при вливании растворов пищевых веществ была положительная; собака облизывалась, глотала раствор и ничего не проливала.

Что касается секреции слюны, то в большинстве опытов наиболее сильной она была при молоке, меньше — при бульоне и еще меньше — при сахаре, составляя соответственно 100—140 делений (4 деления равны 1 капле), 75—120 и 25—75 делений.

Из отвергаемых веществ растворы едкого натра и хинина, обуславливая обильное слюноотделение (300 и больше делений), не вызывали секреции желудочных желез.

Эти данные целиком совпадают с теми, которые были получены Кетчером и др. в лаборатории И. П. Павлова и дали возможность сформулировать вывод о том, что отвергаемые вещества, вызывая обильное слюноотделение, не вызывают секреции желудочного сока. Что же касается рефлекторной секреции желудочного сока, то она является результатом не вкусовых раздражений, а лишь психического фактора, или, как было показано позднее, в связи с развитием учения о пищевом центре зависит от состояния возбуждения пищевого центра.

Однако в дальнейшем наши опыты с соляной кислотой и поваренной солью дали несколько неожиданные результаты, а именно в обоих случаях при очень большом слюноотделении имела место и секреция желудочного сока (рис. 2).

Приводим протоколы типичных опытов (опыты № 156 и 189).

Опыт № 156. 2.I.1940 г. Собака Дымка. Желудочная секреция при орошении полости рта раствором 0,25% соляной кислоты. Щелочная реакция слизистой желудка. В 2 часа 35 мин. произведено орошение слизистой рта 250 см³ 0,25% кислоты в течение 2 мин. 30 сек. При этом наблюдалась резко отрицательная двигательная реакция, вплоть до попыток сорвать воронку и ороситель

Время	Желудочная секреция за 10 минут в см ³	Реакция секрета	Примечание
2 часа 45 мин.	0,5	Кислая	Слюноотделение — 390 делений Желудочная секреция за 1 час — 12,5 см ³
2 » 55 »	6,0	»	
3 » 05 »	2,0	»	
3 » 15 »	1,0	»	
3 » 25 »	1,5	»	
3 » 35 »	1,5	»	
3 » 45 »	0,2	»	
3 » 55 »	0,3	»	
4 » 05 »	0,2	»	
4 » 15 »	0,1	»	

Опыт № 189. 16.II.1940 г. Собака Дымка. Желудочная секреция при орошении полости рта 10% раствором поваренной соли. Щелочная реакция слизистой желудка. В 2 часа 30 мин. произведено орошение слизистой рта 250 см³ 10% поваренной соли в течение 2 мин. 30 сек. Наблюдается отрицательная двигательная реакция.

Время	Желудочная секреция за 10 минут в см ³	Реакция секрета	Примечание
2 часа 40 мин.	1,0	Кислая	Желудочная секреция за 1 час.—14 см ³ Слюноотделение — 350 делений Свободная HCl — 0,31% Общая HCl — 0,41% Переваривающая сила — 6 мм
2 » 50 »	4,0	»	
3 » 00 »	3,0	»	
3 » 10 »	3,0	»	
3 » 20 »	2,0	»	
3 » 30 »	1,0	»	
3 » 40 »	0,2	»	
3 » 50 »	0,0	»	

Результаты этих опытов противоречат установившемуся взгляду, что отвергаемые вещества ни при каких условиях не вызывают желудочного сокоотделения.

Кетчер и Санюцкий еще в 1890 и 1892 г. произвели весьма обстоятельное изучение влияния вкусовых веществ на рефлекторную фазу желудочной секреции. Кетчер в одном и том же опыте производил у гастрозофатомированной собаки смазывания языка раствором пищевого или отвергаемого вещества. Как правило, желудочная секреция при этом не имела места. Однако последующее мнимое кормление мясом вызывало обильное отделение желудочного сока. На основании этих опытов автор пришел к выводу, что раздражение вкусовых рецепторов не влияет на рефлекторную фазу желудочной секреции. Однако автор не обратил должного внимания на ряд моментов, имевших место в его опытах, а именно, что мнимое кормление мясом после предшествовавшего раздражения вкусовых рецепторов вызывало бо́льшую желудочную секрецию, чем без него.

Кетчер производил в течение одного опыта смазывание языка различными веществами, что вызывало искажение картины желудочной секреции, так как предшествующее раздражение могло влиять на последующее в сторону возбуждения или торможения. Наконец, само раздражение полости рта было очень незначительным. В отдельных случаях обильное слюноотделение при столь небольшом количестве раздражителя могло очень быстро его смыть и этим ослабить его действие.

В дальнейшем Саночкин производил опыты с протаскиванием через полость рта и глотку кусков мяса, смоченных горчицей, и тоже не наблюдал при этом желудочной секреции. Кроль-Лифшиц и Тимофеев, изучая влияние вкусовых раздражений на первую фазу желудочного сокоотделения, добавляли к мясу раствор соляной кислоты, а к молоку — раствор поваренной соли. Прибавление этих отвергаемых веществ в определенной концентрации увеличивало отделение желудочного сока вдвое и даже втрое.

Уже эти опыты заставили задуматься над тем, насколько правильна установленная точка зрения, что отвергаемые вещества не вызывают рефлекторного сокоотделения.

Рефлекторная желудочная секреция при этих веществах могла зависеть от ряда причин. Прежде всего она могла быть результатом того, что кислоты и поваренная соль являются более сильными раздражителями. Однако против этого предположения говорит тот факт, что хинин, который без сомнения является очень сильным раздражителем, несмотря на большую секрецию слюны, совершенно не действует на желудочные железы. Причина, повидимому, лежит не в силе того или иного вещества как раздражителя, а в различии их специфического действия на вкусовые рецепторы.

Для проверки этого мы произвели ряд специальных исследований с уксусной кислотой и сахаринном в концентрациях, равных концентрациям соляной кислоты и сахара. Реакция получилась аналогичная той, которая имела место при соляной кислоте (см. протокол № 202).

Опыт № 202. 23.III.1940 г. Дымка. Желудочная секреция при орошении полости рта 25% уксусной кислотой. Щелочная реакция слизистой желудка. Проведено орошение 200 см² 2,5% уксусной кислоты в течение 2 мин. 30 сек.

Время	Желудочная секреция за 10 минут в см ³	Реакция секрета	Примечание
2 часа 10 мин.	6,0	Кислая	Желудочная секреция за 1 час — 12,5 см ³
2 » 20 »	3,0	»	Слюноотделение — 500 делений
2 » 30 »	2,0	»	Свободная HCl — 0,13%
2 » 40 »	0,5	»	Общая HCl — 0,23%
2 » 50 »	1,0	»	
2 » 00 »	0,5	»	
3 » 10 »	0,2	»	
3 » 20 »	0,2	»	
3 » 30 »	0,2	»	

Протокол № 202 ясно показывает ход секреции желудочного сока при орошении полости рта уксусной кислотой. Несмотря на резко отрицательную двигательную реакцию и даже попытки сорвать ороситель, желудочная секреция имеет место. За первый час выделилось 12,5 см³ желудочного сока, причем максимум, который обычно наблюдается между 10—20 минутами, в данном случае наступил в течение первых 10 минут.

Произведенные выше опыты с раздражением рецепторного (вкусового) аппарата полости рта растворами пищевых и так называемых отвергаемых веществ показывают влияние вкусовых рецепторов на рефлекторную фазу желудочной секреции.

Значение их для образования условных связей показано Лаптевым. Он перерезал nn. lingualis и glossopharynglus с обеих сторон, после чего пытался образовать условный слюнный рефлекс на трещотку, подкрепляемую соляной кислотой. Несмотря на большое

число сочетаний, образовать условную реакцию не удалось. Это влияние осуществляется не только по линии деления на пищевые и отвергаемые вещества, но и внутри групп отвергаемых веществ существует более тонкая дифференциация.

Интересна в этих опытах различная реакция со стороны слюнных и желудочных желез на один и тот же раздражитель. При некоторых веществах реакция идет в одном направлении, например, при молоке наблюдается довольно значительная секреция со стороны и тех, и других желез; меньшая секреция при бульоне также идет параллельно со стороны слюнных и желудочных желез. Однако сахар вызывает секрецию, хотя и небольшую, со стороны слюнных желез и в то же время не оказывает действия на желудочные железы. Особенно резко это проявляется при отвергаемых веществах — при орошении полости рта растворами хинина и щелочи, когда слюноотделение достигает очень больших величин, а желудочные железы остаются в полном покое (табл. 1 и 2 и рис. 3).

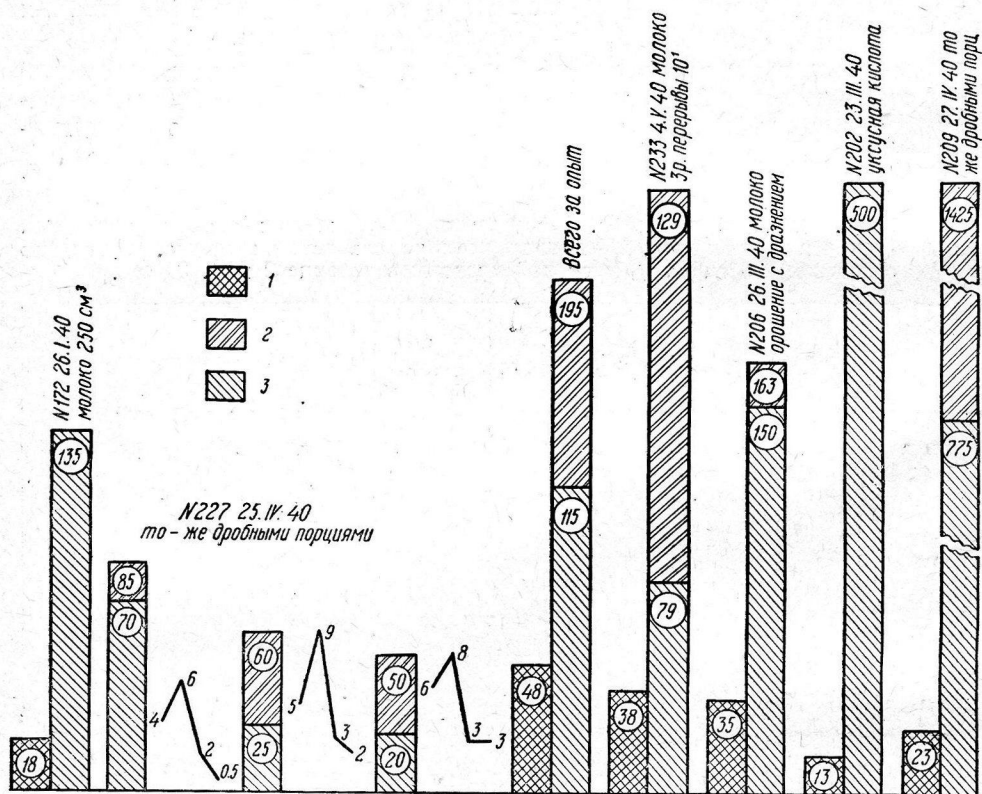


Рис. 3. Желудочный сок и слюноотделение при вливании 250 см³ вещества сразу или дробными порциями. 1 — желудочная секреция, 2 — слюноотделение после орошения, 3 — слюноотделение при орошении

Из приведенных сводных таблиц ясно обнаруживается функциональная диссоциация между секреторной деятельностью различных желез пищеварительного тракта — слюнных и желудочных.

Так как местом приложения раздражения является вкусовой рецептор полости рта, то следует предположить, что характер вкусового раздражителя определяет направление нервных импульсов: в одном случае пускается в ход один отдел пищеварительной системы, в другом случае — другой.

Т а б л и ц а 1. Дымка. Соотношение между секрецией слюнных и желудочных желез при орошении полости рта пищевыми веществами (средние данные)

Пищевое вещество	Желудочная секреция за 1 час в см ³	Секреция слюны в делениях шкалы
Молоко	12,6	116,0
Бульон слабый	9,4	64,0
Бульон крепкий	13,1	129,0
Сахар	0	35,5
Сахарин	0	150,0

Т а б л и ц а 2. Дымка. Соотношение между секрецией слюнных и желудочных желез при орошении полости рта отвергаемыми веществами (средние данные)

Отвергаемое вещество	Желудочная секреция за 1 час в см ³	Секреция слюны в делениях шкалы
Соляная кислота	10,6	390,0
Уксусная кислота	13,5	500,0
Едкий натр	0	288,0
Хинин	0	362,0
Поваренная соль	8,0	366,0

Величина секреторной реакции желез зависит не только от свойств самого раздражителя, но и от способа воздействия.

Если то же количество раствора, которым обычно орошалась полость рта, влить в рот не сразу, а несколькими порциями, например, с перерывами в 30—40 минут, причем общее время действия раздражителя сохранить без изменения, то величина секреции значительно возрастает. В опыте № 227 орошение производилось дробными вливаниями молока, в опыте № 229 — раствором уксусной кислоты. Во всех этих случаях вливалось одно и то же количество раствора — 250 см³ — тремя порциями по 80—90 см³, с перерывом в 30—40 мин.

Опыт № 227. 25.IV.1940 г. Дымка. Щелочная реакция слизистой желудка: Производится орошение слизистой рта 250 см³ молока тремя порциями — 75, 75 и 100 см³. Продолжительность вливания 1 мин, 50 сек. и 1 минута — всего 2 мин. 50 сек.

В р е м я	Желудочная секреция за 10 мин. в см ³	Слюноотделение
2 часа 20 мин.	I. Вливание 75 см ³ молока в течение 1 мин.	
2 » 30 »	4,0	За 1 минуту — 70 делений
2 » 40 »	6,0	» 3 » 85 »
2 » 50 »	2,0	
2 » 55 »	II. Вливание 75 см ³ молока в течение 50 сек.	
3 » 05 »	5,0	За 1 минуту — 25 делений
3 » 15 »	9,0	» 3 » 25 »
3 » 25 »	3,0	
3 » 30 »	III. Вливание 100 см ³ молока в течение 1 мин.	
3 » 40 »	6,0	За 1 минуту — 20 делений
3 » 50 »	8,0	» 3 » 50 »
4 » 00 »	3,0	

нут. Длительность каждого вливания — 45—60 секунд, так что в сумме она составляла 2 минуты 50 секунд в опыте № 227 и 3 минуты — в опыте № 229. При таком методе вливания общее количество желудочного сока составило за 1½ часа 48 см³ (опыт № 227) против 18,5 см³ при обычном способе вливания молока за тот же период времени и 23 см³ против 13,6 см³ при вливании уксусной кислоты. В отдельных случаях количество желудочного сока доходило до 70 см³.

Слюноотделение в этих условиях тоже увеличивалось. Это хорошо видно на диаграмме рис. 3.

Опыт № 229. 27.IV.1940 г. Дымка. Щелочная реакция слизистой желудка. Дробное вливание 250 см³ 2,5% уксусной кислоты

Время	Желудочная секреция за 10 минут в см³	Слюноотделение
1 час 30 мин.		I. Вливание 80 см³ уксусной кислоты в течение 1 минуты
1 » 40 »	1,5	За 1 минуту—340 делений
1 » 50 »	4,0	» 3 » 560 »
2 » 00 »	2,0	
2 » 01 »		II. Вливание 80 см³ уксусной кислоты в течение 1 минуты
2 » 11 »	3,0	За 1 минуту—225 делений
2 » 21 »	3,0	» 3 » 400 »
2 » 31 »	2,0	
2 » 32 »		III. Вливание 80 см³ уксусной кислоты в течение 1 минуты
2 » 42 »	2,5	За 1 минуту—210 делений
2 » 52 »	3,0	» 3 » 435 »
3 » 02 »	1,0	

Причиной увеличения слюноотделения может быть или повышение возбудимости центров, заведующих желудочной секрецией, или повышение возбудимости самого железистого аппарата, или и то, и другое вместе. Во всяком случае не подлежит никакому сомнению, что при дробном вливании повторное раздражение действует в тот момент, когда система уже находится в некотором рабочем состоянии. Тогда тот же раздражитель, который был применен в первый раз, оказывает более сильное действие. Это своего рода суммация.

Работы проф. Разенкова и его школы показали то большое значение, которое имеет функциональное состояние того или иного органа, в частности, пищеварительной системы, для реакции в ответ на какое-либо раздражение.

Под влиянием первой порции вещества рефлекторно меняется состояние железистого аппарата, его лабильность, что проявляется в укорочении латентного периода (с 8—15 минут до 3—4 минут) и увеличении секреции.

Интересно, что общее количество слюны тоже значительно возрастает. Если вливать уксусную кислоту сразу в течение 2 минут 30 секунд, то за это время выделяется 350 делений слюны, если же вливать дробно тремя равными порциями, как в опыте № 229, то выделяется за время орошения 775 делений слюны, а всего 1395 делений. При этом после каждого орошения слюноотделение продолжается около 3—3½ минут, точно так же как и в тех случаях, когда орошение производится сразу одной порцией.

С целью установления влияния условного компонента на вели-

чину слюнной и желудочной секреции были поставлены специальные опыты на собаке Дымке. У этой собаки вырабатывался условный натуральный рефлекс на дразнение молоком. Для этого перед началом опыта мы в течение 2 минут переливали перед глазами собаки молоко из одного стакана в другой. В первых же опытах обнаружилось, что секреция желудочного сока на тот же безусловный раздражитель увеличилась. Довольно неустойчивая до этих опытов величина секреции желудочного сока, колебавшаяся от 9 до 18 см³ за 1 час, теперь увеличилась до 20—30 см³. Когда в дальнейшем дразнение было прекращено, все же величина желудочной секреции осталась увеличенной до 18—20 см³. Это увеличение желудочной секреции явилось результатом предшествовавшего дразнения молоком, т. е. условного компонента (рис. 3, опыт № 206).

Еще сильнее влияние условного компонента сказалось в опытах с самостоятельным питьем. В этих случаях собаке давали пить то же количество вещества из кормушки. Продолжительность питья была, как обычно, 2 минуты 30 секунд. При этом секреторная реакция была гораздо сильнее, чем при орошении рта, когда устранено раздражающее действие вида пищи, кормушки, ослаблено обонятельное раздражение и, наконец, отсутствует весь сложный двигательный акт, направленный к захвату пищи. Особенно резко сказалось различие у Валета, собаки исключительно жадной. У него при самостоятельном питье раствора сахара наблюдалась секреция желудочного сока, в то время как при орошении рта никогда даже не менялась реакция слизистой желудка, всегда оставаясь щелочной (рис. 4). Эти данные совпадают с полученными П. С. Купаловым и Ярославцевой при исследовании слюноотделения.

Настоящие опыты указывают, что на течение безусловных реакций оказывает влияние всегда сопровождающий их условный компонент.

Выводы

1. При раздражении слизистой рта гастроэзофаготомированной собаки пищевыми и отвергаемыми веществами обнаружено, что при некоторых отвергаемых веществах наблюдается рефлексорная желудочная секреция, в то время как при некоторых пищевых веществах (раствор сахара) она отсутствует. Очевидно, характер реакции со стороны желудочных и слюнных желез не определяется тем, являются ли эти вещества пищевыми или отвергаемыми, а зависит от специфического действия их на вкусовые рецепторы.

2. Обнаруженная диссоциация в деятельности слюнных и желудочных желез заставляет предполагать, что характер вкусового раздражения полости рта определяет направление нервных импульсов; в одном случае пускается в ход один отдел пищеварительной системы, в другом — другой.

3. Характер и величина реакции слюнных и желудочных желез при раздражении вкусовых рецепторов полости рта может изменяться в зависимости от способа воздействия на них. Так, при

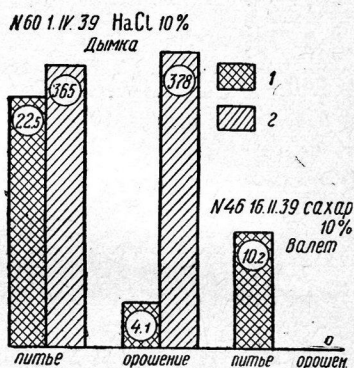


Рис. 4. Слюнная и желудочная секреция при питье и орошении слизистой рта. 1—желудочный сок, 2—слюноотделение

дробном вливании вещества или при самостоятельном питье реакция значительно сильнее.

4. Усиление слюнной и желудочной секреции при вливании вещества с предшествовавшим дразнением и при самостоятельном питье, т. е. при наличии большего или меньшего количества условных компонентов, указывается на то большое значение, которое имеют условные компоненты в характере и величине безусловной реакции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кетчер Н. Я., Рефлекс с полости рта на желудочное отделение, дисс. 1890.— 2. Саночкин А. С., Возбудители отделения желудочного сока, дисс. 1892.— 3. Кроль-Лившиц Д. Е. и Тимофеев Н., Физиол. журн. СССР. XVIII, в. 4, 664, 1935.— 4. Лаптев И., Сб. пробл. центра и периферии, 353, 1935.— 5. Купалов П. С. и Ярославцева О. П., Тезисы XV Междунар. физиол. конгресса, 229, 1935.— 6. Купалов П. С., Бюллетень ВИЭМ, 3—4, 22—34, 1935.

THE RÔLE OF THE RECEPTOR APPARATUS OF THE BUCCAL CAVITY IN THE SYSTEM OF FORMATION OF THE UNCONDITIONED REFLEXES OF SALIVARY AND GASTRIC SECRETION

O. L. Nemzova

Laboratory of Physiology and Pathology of Audition (Head: Prof. L. A. Andreyev), VIEM, Moscow

1. In experiments on stimulation of the buccal cavity of a gastrophagotomized dog with alimentary and repulsive substances, the observation was made that some repulsive substances cause a reflex gastric secretion, while no such secretion takes place with certain alimentary substances (sugar solution). It appears that the kind of response of the salivary and gastric glands does not depend on the alimentary or repulsive nature of these substances, but rather on their specific effect upon the gustatory receptors.

2. The observed dissociation of the activity of the salivary and gastric glands suggests that the quality of gustatory stimulation of the buccal cavity determines the direction of the nervous impulses, different divisions of the digestive system being induced to activity in the different cases.

3. Variations occur in the type and magnitude of response of the salivary and gastric glands to stimulation of the gustatory receptors of the buccal cavity, according to the mode of stimulation.

4. The important influence of conditioned components upon the character and magnitude of the unconditioned response is evidenced by the increase of salivary and gastric secretion to oral instillation of the stimulant, in the case of preliminary «teasing» or in voluntary drinking.

ИЗУЧЕНИЕ ДИНАМИКИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

СООБЩЕНИЕ I. ПЕРЕДЕЛКА ДВИГАТЕЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ
ПРИ НЕИЗМЕНЯЕМОМ БЕЗУСЛОВНОМ ПОДКРЕПЛЕНИИБ. Глассон и Н. ШумилинаИз отдела нейрофизиологии (зав.—
проф. П. Анохин) ВИЭМ

Поступила в редакцию 17.II.1940 г.

Факты, относящиеся к области патологии высшей нервной деятельности, детально разработанные рядом учеников И. П. Павлова (Петрова, Долин, Майоров, Шенгер-Крестовникова, Ерофеева, Разенков и др.), послужили основой для создания учения об экспериментальных неврозах.

По определению И. П. Павлова в основе невроза собак лежит один из следующих моментов: 1) перенапряжение возбуждательного процесса, 2) перенапряжение тормозного процесса, 3) столкновение этих двух процессов и 4) кастрация. Все эти явления, по мнению авторов, ведут к истощению корковых клеток. Установлена также прямая зависимость невроза от типа нервной системы собаки. У крайних типов — возбудимого и тормозного — его можно вызывать очень легко, в то время как уравновешенные типы дают срывы нервной деятельности значительно труднее.

Все эти факты, позволившие построить теорию невроза, были получены при работе по классическому секреторному методу условных рефлексов. Обладая специфическими свойствами, секреторная реакция представляет собой индикатор общей пищевой возбудимости и в известной мере отражает изменение пищевой возбудимости центральной нервной системы. Несомненно, однако, что условная пищевая реакция не отражается полностью в возбуждении тех центральных комплексов, которые имеют эффекторный выход в виде выделения слюны. Об этом свидетельствуют многочисленные наблюдения школы И. П. Павлова, указывающие на значение двигательных реакций. Однако обстановка обычного эксперимента с условными рефлексами затрудняла использование двигательных возможностей животного, и поэтому для многих вопросов она осталась неизученной.

Естественно было задать себе вопрос: как будет протекать экспериментальный невроз одновременно по секреторному и двигательному показателям, употребляемым в нашей лаборатории, если основная трудность нервных процессов из системы секреторных процессов будет перенесена в двигательный анализатор? Ответ на этот вопрос и является задачей данного исследования. Положительная условная реакция, расцениваемая по секреторно-двигательному показателю, характеризуется своеобразием центральных процессов возбуждения. Оно состоит в том, что на фоне неменяющегося и постоянного пищевого возбуждения протекают с большой подвижностью и изменчивостью два различных по знаку процесса в двигательном анализаторе (см. прежние работы лаборатории: Анохин, Анохин и Черневский, Анохин и Артемьев).

На каждый данный условный раздражитель в центральной нервной системе возникает возбуждение двигательного комплекса, адекватного по отношению к стороне, связанной с данным сигналом, и торможение для противоположной стороны (Алексеева). На фоне немняющегося пищевого возбуждения, как показали исследования ряда сотрудников нашей лаборатории (Черневский, Артемьев), в автоматизированной условной двигательной реакции эти процессы являются стойкими. Таким образом, перемена их знака может повести к различным невротическим изменениям в высшей нервной деятельности.

Из сказанного видно, что невротические сдвиги в обстановке нашего опыта несколько иные по структуре, чем те, которые были описаны раньше. В нашем случае трудность возникает не от противопоставления подкрепления и неподкрепления, а из противопоставления двух автоматизированных двигательных условных реакций, каждая из которых не теряет своего пищевого подкрепления. Иначе говоря, невротические отношения в этом случае должны локализоваться в функциональной структуре двигательного анализатора, в то время как пищевое возбуждение должно было бы в какой-то степени быть независимым от этого конфликта. Вопрос заключается именно в том, когда и насколько?

Из этих рассуждений ясно, что прием создания изолированного конфликта нервных процессов в двигательном анализаторе при неизменяемости пищевого возбуждения может служить также и для изучения интимных отношений между двумя комплексами возбуждений в системе целой условной реакции.

Основные этапы работы нами были намечены в следующем виде:

1. Выработка автоматизированных секреторно-двигательных реакций.
2. Разрушение и восстановление двигательной условной реакции путем изменения сторон безусловного подкрепления, т. е. сигнал, подкреплявшийся раньше на правой стороне станка, экстренно начинал подкрепляться на левой стороне и наоборот.

Опыты проводились на собаке Соколик весом в 14,7 кг на двустороннем станке по методу активного выбора (Анохин, 1932). В качестве условных раздражителей служил метроном — 96 ударов в 1 минуту, подкреплявшийся 20 г хлебных сухарей на левой стороне станка, и звонок с тем же подкреплением на правой стороне. Секреторная и двигательная реакции регистрировались по принятой в нашей лаборатории методике на кимографе и протоколировались.

Экспериментальная часть

Первый этап работы заключался в выработке и закреплении стойких условных реакций. К концу этого периода активный выбор был правильным и постоянным: при звуке сигнала животное бежало к кормушке соответствующей стороны и стояло около нее до подачи корма. Колебания двигательной реакции выбора отсутствовали. Условная секреция в среднем соответствовала закону «силы» условных раздражителей; на звонок — 30 делений шкалы, на метроном — 26.

На таком же фоне перешли ко второму этапу работы — «переделке» сторон подкрепления, т. е. звонок стал подкрепляться едой на левой стороне станка, метроном — на правой. Картина поведения животного в этих первых опытах «переделки» настолько интересна и показательна, что требует специального описания. При первых применениях звонка и метронома животное, как обычно, побежало

в соответствующие по прежним подкреплениям стороны и стояло до стука подаваемой (на противоположной стороне) кормушки. В случае применения метронома после подачи кормушки животное перебегает к ней, и реакция заканчивается подкреплением. Более упорный характер носила двигательная реакция на звонок. Направление автоматизированной реакции настолько сильно выражено, что животное не проявляет реакции на поданную ему на противоположной стороне кормушку и не переходит к ней до входа экспериментатора в камеру. Даже в этом случае, подойдя к левой кормушке, оно не берет сухарей. Тот же тип реакции повторился и на следующие два сочетания звонка. Двигательная реакция без всяких колебаний была направлена в сторону старого подкрепления (правая кормушка). Животное остается там до подачи противоположной (левой) кормушки, и даже когда последняя подана, никакой двигательной реакции к ней не проявляет. На одно из четырех сочетаний звонка в этот опытный день животное от старой кормушки, ранее сигнализировавшей звонком, перешло к поданной, все время оглядываясь на старую звонковую сторону или заглядывая под станок, т. е. проявляя настойчивую исследовательскую реакцию в сторону условного раздражителя. Дойдя до кормушки, опять не дотрагивается до сухарей. На второе сочетание метронома животное хотя и бежит в сторону старого подкрепления (левая), но сейчас же переходит к поданной кормушке (на правой стороне) и от еды не отказывается. Условная секреция в среднем понизилась на 1 деление: на звонок она равнялась 29 делениям, на метроном — 25. Уже в первый день «переделки» наметились особенности автоматизации двигательного компонента условной реакции: она сохраняет старую направленность. Особого внимания заслуживает поведение животного при звонковых сочетаниях, повторившихся 4 раза в опытном дне. Несмотря на то что звонковый сигнал является менее тренированным, чем метроном (100 сочетаний на 422 метрономных), он с такой силой разворачивает соответствующую ему систему возбуждений, что даже безусловное подкрепление, поданное на противоположной стороне и действующее на зрительный аппарат животного, не снимает этого возбуждения и потому животное не берет еду. Последующие изменения двигательного и секреторного компонента условной реакции характеризуются следующими особенностями: со второго опытного дня впервые на 8-м сочетании появляется правильный выбор, т. е. двигательная реакция по месту нового подкрепления на звонок. Такой же правильный выбор происходит затем на 11-м и 17-м сочетаниях. С 18-го применения звонка (6-й опытный день) наблюдаются колебания в условной двигательной реакции. Первое движение сразу же по включении звонка обычно было направлено в старую сторону (правую), затем эта реакция быстро сменяется другим комплексом возбуждения в двигательном анализаторе, и животное переходит к новой стороне подкрепления (левой), где уже и остается до подачи корма. На метроном эта эволюция двигательной условной реакции протекает иначе. До 58-го сочетания в новом подкреплении условная двигательная реакция направлена всегда в старую сторону (левую) без всяких колебаний; животное переходит к правой кормушке только на ее стук при подаче. С 58-го применения, в периоде изолированного действия метронома, появляются временные «забежки» в сторону нового подкрепления, сменяющиеся, однако, переходом к старой стороне. С течением времени количество первых правильных условно-двигательных реакций нарастает. В по-

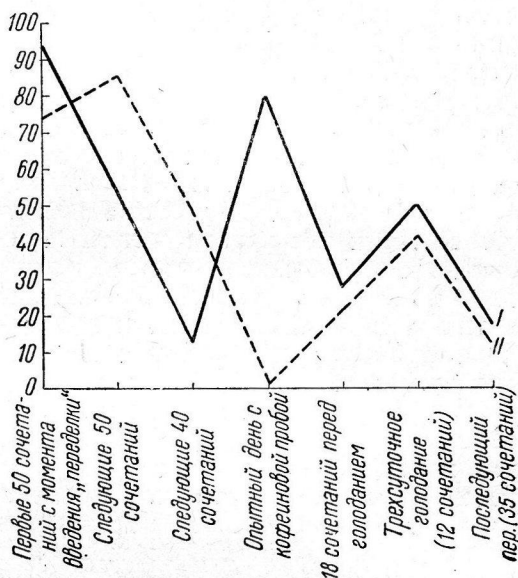
следнем периоде они имеют место в 50% всех сочетаний. В остальных 50% они или отсутствуют, или появляются вслед за первым неправильным (т. е. направленным в старую сторону) движением. С 106-го сочетания выбор на протяжении ряда опытных дней становится правильным без забежек в противоположную сторону. Животное подходит к кормушке за несколько секунд до ее подачи. При анализе перестройки звонкового и метрономного комплекса обращает внимание их различное поведение в этом процессе. Звонковый комплекс, выявивший особенную стойкость в первый день «переделки», затем оказался в отношении к «переделке» более лабильным. Уже со второго дня появляются случаи, указывающие на образование новых связей в двигательном анализаторе. Тем не менее стойкие двигательные реакции, направленные от начала до конца в сторону нового подкрепления, имели место только в количестве 35% из всех сочетаний последнего периода. Первое движение правильно в половине случаев, последнее — почти всегда правильно (94%). Более автоматизированным оказался метрономный комплекс. До 58-го сочетания условная двигательная реакция не разрушалась. Животное шло в старую сторону и стояло там до подачи кормушки. Но как только намечился распад старого комплекса, образование новых связей идет более быстро, чем на звонок. На те же 40 сочетаний последнего периода метроном дает 61% устойчивых правильных условно-двигательных реакций и 83% правильно ориентированных первых движений. Ниже приводится суммарная кривая, дающая представление о ходе переделки обоих условных раздражителей. Условные секреторные реакции на протяжении всего периода «переделки» не имели существенных отклонений. Этот особенно интересный факт мы постараемся осветить в заключении (рисунок).

Получив устойчивый активный выбор при новых подкреплениях безусловными раздражителями, мы приступили к анализу тех механизмов, которые способствовали установлению новых соотношений. Уже первые наблюдения убедили нас, что процесс перестройки в двигательном анализаторе проходит различно в зависимости от силы и качественных особенностей условного раздражителя, с одной стороны, и в зависимости от степени автоматизации, т. е. возраста условного рефлекса, с другой стороны. Представления нашей лаборатории об удельном весе коркового и подкоркового компонента в двигательной условной реакции в разные периоды ее автоматизации (Анохин, 1933) указывают путь и для анализа в данном случае. К сожалению, мы не имеем средств, которые позволяли бы нам действовать в какой-то мере раздельно на корковую сторону всей условной реакции или подкорковую. Ни одно из химических средств не ограничивает своего действия только какими-то определенными структурами и, хотя и имеется в той или иной степени специфический эффект, все же он создается большей частью в результате каких-то сложных соотношений различных областей центральной нервной системы. Такие же соображения применимы и к повышению пищевой возбудимости, которую рассматривают по преимуществу как повышение тонуса подкоркового аппарата. Это верно только в известной степени. Если учесть последние данные об «обратных связях» (Павлов, Беритов, Конорский) и о корковом «представительстве» (Павлов) или о «корковом пищевом центре» (Купалов), то станет ясным, что в случаях повышения пищевой возбудимости мы имеем сложную систему возбуждений, которая, хотя

и имеет своим «эпицентром» гуморально возбудимые подкорковые образования, но разветвляется в самые тончайшие корковые соотношения соответственно индивидуальному опыту животного.

Тем не менее опыт лабораторий акад. Павлова показывает, что в известной мере можно пренебречь широко распространяющимся действием различных средств и сосредоточить свое внимание на наиболее характерной стороне общего эффекта. Так, например, применение кофеина в большинстве случаев дает наиболее выраженный эффект на корковых свойствах условного рефлекса, в то время как голодание собаки в течение нескольких суток приводит к преобладанию в общей картине изменений подкорковых признаков условной

Процент первых движений, направленных в сторону прежнего кормления. I — метроном; II — звонок.



пищевой реакции. Для анализа составных компонентов «переделки» условно-двигательных реакций мы и решили прибегнуть к этим двум пробам. Как только новые отношения между условным сигналом и местом пищевого безусловного подкрепления установились с заметным перевесом в сторону правильных реакций, но еще не во всех 100% применения условного раздражителя и с недостаточно устойчивым выбором на протяжении изолированного действия, мы применили кофеиновую пробу.

Этот вариант опытов выявил своеобразную картину имевшихся у животного условных двигательных рефлексов: звонок в опыте с кофеином вызвал абсолютно правильный выбор, без каких либо колебаний в противоположную сторону. Иной характер носила двигательная реакция на метроном. На первое его применение в этом опыте животное бросалось от одной стороны к другой, не доходя до кормушки, но начало и конец реакции были направлены все же в сторону нового подкрепления. Четыре следующих применения метронома являются наиболее показательными: первое движение направлено в старую сторону, однако животное долго там не задерживается, переходит к новой стороне и стоит до подачи кормушки. Таким образом, приведенные данные показывают, что наиболее неустойчивым по отношению к новой ситуации эксперимента («переделка») на фоне действия кофеина оказался двигательный условный комплекс,

связанный с метрономом. Условная реакция не представляет собой четкого целого акта и характеризуется распадом на две части. Начало реакции идет с явным преобладанием старых, наиболее практиковавшихся связей до «переделки» и только затем возбуждение переходит на структуры, выработанные в обстановке нового подкрепления. Очевидно, характер центральных процессов при повышении возбудимости центральной нервной системы тесно связан со степенью автоматизации условных рефлексов до и после «переделки». И звонок, и метроном имели одинаковое количество применений в условиях «переделки», но до «переделки» они имели значительно разную степень автоматизации. Звонок был применен 100 раз, а метроном — 422. Таким образом, для звонка является по существу более автоматизированным новый комплекс — «звонок — левая сторона», и повышение возбудимости кофеином способствует, как видно, укреплению именно этой условной связи. Если под этим углом зрения произвести оценку условных реакций на метроном, то окажется, что в ответ на него чрезвычайно возросли первые быстрые движения в сторону бывшего подкрепления, т. е. в левую сторону, хотя окончательный результат приходит с повышением количества правильного выбора новой стороны (правой). Так как первое движение мы считаем результатом подкорковых автоматизмов, то отсюда можно видеть, что действие кофеина довольно сложно и не может быть квалифицировано в анатомическом смысле. Ниже мы к этому вопросу еще возвратимся.

Для проверки высказанных положений мы использовали, наряду с повышением возбудимости кофеином коры, и повышение возбудимости подкоркового аппарата. С этой целью животное было поставлено в условия трехсуточного голодания. В каждый из этих дней проводились опыты в камере условных рефлексов, т. е. голодание было не абсолютным. Результаты, полученные при этом, соответствуют ранее высказанным предположениям. На фоне повышенной возбудимости подкоркового аппарата более четко выступает старый автоматизированный комплекс. Увеличивается количество неправильных первых движений животного. На метроном вместо 25% они достигают 50%, на звонок — увеличиваются на 20%. При этом отрицательные колебания более продолжительны. Животное длительное задерживается на старой стороне подкрепления. Вместе с тем количество правильных условно-двигательных реакций в конце изолированного действия условного раздражителя падает на метроном со 100 до 82%.

Последующий этап работы был направлен на укрепление активного выбора. Несмотря на то, что и звонок, и метроном были даны в количестве 460 сочетаний, стойкой двигательной реакции ни на тот, ни на другой раздражитель не вырабатывалось. Наоборот, она приобретала все более и более выраженный характер множественного выбора: во время изолированного действия условного раздражителя животное перебегало с одной стороны на другую, проделывая 5—7 таких поворотов. Такая форма поведения связана с нарушением специализованных отношений в двигательном анализаторе, т. е. условное возбуждение, вызванное раздражителем, не попадает на определенные эффекторные пути. На этом фоне начинают разгравываться интересные явления, развившиеся в дальнейшем в невротическое состояние животного. Эти явления заключались в следующем: первое движение в виде подчеркнутой ориентировочной реакции животного направлено было в сторону источника условного раздражителя. Поведение это столь своеобразно, что требует специального

описания. В первую секунду животное бросается к середине станка, заглядывает под него, заносит передние лапы за край станка, а затем переходит с одной стороны на другую. Даже в тех случаях, когда животное сидело перед дачей условного раздражителя около кормушки, на звук сигнала оно сразу же бросалось к середине станка и упорно фиксировало источник раздражителя. Этот вид реакции постепенно нарастал. На протяжении всего периода отставления дачи кормушки животное упорно топталось у края середины, заглядывая под станок. Вся реакция в целом нами могла быть расценена как «застойная» (по выражению акад. Павлова) исследовательская реакция. В некоторых случаях она была настолько активной, что животное вместо движения к кормушке прыгивало со станка и начинало обнюхивать и исследовать источник раздражения. Такой вид реакции упорно держался до летнего перерыва и после него, свидетельствуя о трудности выработки новых отношений между двумя прежними формами реакции на метроном и на звонок. Появление этого своеобразного невротического состояния (исследовательский невроз) после некоторого периода, когда, казалось бы, уже наступил период установления новых отношений, является как раз характерным для запоздалого появления разного рода срывов. Если посмотреть на таблицу, то можно видеть, что полной устойчивости двигательной условной реакции не было ни в одном из периодов работы. Речь идет о таком 100% активном выборе, который был до введения «переделки».

Описанное выше невротическое состояние продолжалось у Соколика долгое время (около 2 лет) и изучалось различными приемами. Об этом последующем периоде работы нами будет сообщено особо.

Интересно отметить, что хотя во всех описанных выше экспериментах нами и наблюдалась секреторная и двигательная реакции параллельно, однако первая была настолько устойчивой и не проявляла каких-либо заметных отклонений во всех периодах работы, включая дачу кофеина и голодание, что фактически мы лишены необходимости ее коррелировать с отдельными этапами работы. Тем не менее самый факт постоянства условной секреторной

К какому периоду относится оценка реакций, количество сочетаний	% правильно- го выбора (пер- ед подачей корма стоит у сигнализи- рующей кор- мушки)		% неправиль- ного выбора (перед пода- чей корма стоит у про- тивоположной кормушки)		% двигатель- ной условной реакции (с са- мого начала была направ- лена в сигнали- зирующую сторону и удерживалась без колебаний)		% первого движения в сторону преж- него кормле- ния (показа- тель автома- тизации)	
	метро- ном	звонок	метро- ном	звонок	метро- ном	звонок	метро- ном	звонок
Первые 50 сочетаний с мо- мента введения «переделки»	0	46	100	54	0	16	94	74
Следующие 50 сочетаний . .	26	36	74	64	16	2	54	86
» 40 »	84	94	16	6	61	35	13	49
Опытный день с кофеиновой пробой	100	100	0	0	0	100	80	0
Период перед голоданием (18 сочетаний)	100	100	0	0	40	100	28	22
Трехсуточное голодание (12 сочетаний)	32	100	18	0	0	8	50	42
Последующий период (35 со- четаний)	100	100	0	0	27	48	17	12

реакции при крайне разнообразной и под конец невротической картине по условно-двигательным реакциям дает возможность судить о некоторых сторонах физиологической архитектуры целостного поведения животного.

Для того чтобы произвести более полную оценку всего периода «переделки», мы приводим суммарную таблицу, показывающую общее смещение реакций животного по определенным периодам.

При анализе данных, помещенных в таблице, прежде всего бросается в глаза, что метроном и звонок в ряде случаев оказывают разное влияние (начало «переделки», кофеин, голодание). В то время как двигательная реакция на метроном чрезвычайно медленно поддается переделке, однако постепенно становится правильной, на звонок она сначала быстро делается адекватной новому безусловному подкреплению, а затем претерпевает волнообразные колебания. Особенно большим это различие оказалось в опыте с кофеиновой пробой. При применении метронома действие кофеина сказывается в резком повышении процента старых двигательных реакций с крайне подчеркнутой неустойчивостью процесса возбуждения в двигательном анализаторе; на звонковый двигательный условный рефлекс он оказал обратное влияние: этот рефлекс сделался совершенно устойчивым (100%), и все двигательные реакции были с места повернуты в новую сторону. Интересно, что голодание для метрономовой реакции дало эффект, соответствующий кофеину, но противоположный кофеину для звонковой двигательной реакции. Такое разное поведение двух этих условных раздражителей объясняется в значительной степени их неодинаковой задолбленностью до момента «переделки». Из прежних работ нашей лаборатории следует, что чем более автоматизирован условный двигательный рефлекс, тем более отчетливо проявляется он в первую секунду при различных условиях изменения обстановки опыта и при «переделке» (Артемьев). Поэтому надо думать, что кофеин способствовал подчеркиванию особенно автоматизированных противоречий как для метронома, так и для звонка, с тем только дополнением, что для метронома наиболее прочными являются старые отношения (метроном — левая сторона), а для звонка — новые (звонок — левая сторона). Отсюда такое поразительное укрепление тренируемых «переделкой» новых отношений. Труднее понять действие голодания, хотя можно отметить, что оно идет со значительным преобладанием тонуса старых реакций, т. е. скорее всего подкоркового аппарата. Все это показывает, что трудно определить в каких-либо определенных локализационных представлениях действие употреблявшихся нами факторов, и всякие общие рассуждения по этому поводу пока могут быть крайне гипотетическими.

Выводы

1. Секреторно-двигательные условные рефлексy являются хорошим показателем возможности дробных невротических изменений в отдельных функциональных системах. Они дают возможность изучить наиболее полно механизм «локального невроза», полученного впервые в лаборатории И. П. Павлова (П. Анохин, 1929).

2. Разрушение и восстановление двигательной условной реакции при изменении сторон подкрепления вскрывает значение автоматизации двигательного условного рефлекса, выявляющееся в первую секунду действия условного раздражителя.

3. Переделка секреторно-двигательных условных рефлексy проходит через следующие фазы:

а) Наличие старых автоматических реакций, когда, несмотря на систематическое подкрепление новой стороны, условная двигательная реакция без колебаний направлена в сторону старого подкрепления. Длительность этого периода находится в зависимости от времени предшествующей тренировки: так как эта реакция протекает стремительно, без заметного скрытого периода и имеет впоследствии тенденцию переходить в явную исследовательскую, можно думать, что она протекает с предпочтительным участием подкорковых образований.

б) Образование новых двигательных реакций на фоне еще неполного торможения старых автоматизированных реакций. Выбор сторон подкрепления преимущественно правильный.

4. Повышение возбудимости центральной нервной системы путем применения кофеина ведет к выявлению наиболее автоматизированной двигательной реакции.

5. Трехсуточное голодание, повышая возбудимость подкоркового аппарата, разрушает вновь образованный после «переделки» двигательный условный рефлекс, выявляя, наоборот, старые отношения.

6. Переделка сторон подкрепления может повести у неуравновешенного типа нервной системы к изолированному локальному неврозу в пределах только двигательного компонента условной реакции. Секреторный показатель остается без изменений.

7. Развитие двигательного невроза в данном случае проходило следующие стадии:

а) Период множественного выбора — животное перебегает с одной стороны станка на другую, иногда не доходя даже до кормушки. Реакция носит характер различного процесса возбуждения с преобладанием его то в одних, то в других антагонистических структурах двигательного анализатора.

б) Появление в первую секунду действия условного раздражителя стойкой ориентировочной реакции, направленной в сторону источника условного раздражителя.

в) «Застойная» исследовательская реакция, направленная на источник условного раздражителя в течение всего периода его изолированного действия. Эта реакция протекает в ущерб пищевой двигательной реакции и производит впечатление вынужденной реакции. Длительное течение этого своеобразного невротического срыва показывает, что двигательный невроз, несмотря на лабильность самого двигательного показателя, может протекать упорно и с трудом устраняться.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE DYNAMIK DER HÖHEREN NERVENTÄTIGKEIT

B. Glasson und N. Schumilina

Aus der Abteilung f. Neurophysiologie (Vorst.:
Prof. P. Anochin) des WIEM, Moskau

1. Die sekretorisch-motorischen bedingten Reflexe sind gut geeignet für den Nachweis beschränkter neurotischer Veränderungen in einzelnen funktionellen Systemen. Sie ermöglichen eine besonders vollständige Erforschung des Mechanismus der erstmals in Pawlows Laboratorium nachgewiesenen «lokalen Neurose» (P. Anochin, 1929).

2. Zerstörung und Wiederherstellung der motorischen bedingten Reaktion nach Wechsel der Seite der Futterdarreichung beim Bekräftigen

lässt die Bedeutung der Automatisierung des motorischen bedingten Reflexes erkennen, die schon in der ersten Sekunde der Wirkung des bedingten Reflexes zutage tritt.

3. Die Umgestaltung der motorisch-sekretorischen bedingten Reflexe verläuft über folgende Phasen:

a) Vorliegen der alten automatischen Reaktionen, indem, trotz systematischer Bekräftigung an der neuen Körperseite, die bedingte motorische Reaktion ohne Zögern nach der alten Bekräftigungsseite gerichtet ist. Die Dauer dieser Periode ist abhängig von der Frist der vorangehenden Einübung. Da diese Reaktion rasch und ohne wahrnehmbare Latenzzeit erfolgt und später eine Tendenz zum Übergang in eine ausgesprochene exploratorische Reaktion erkennen lässt, erfolgt sie wahrscheinlich unter vorzugsweiser Beteiligung subkortikaler Gebilde.

b) Ausbildung der neuen motorischen Reaktionen bei noch unvollständiger Hemmung der alten automatisierten Reaktionen; Richtungsauswahl meistens richtig.

4. Steigerung der Erregbarkeit des Zentralnervensystems durch Anwendung von Coffein führt zur Auswirkung der am vollständigsten automatisierten motorischen Reaktion.

5. Drei Tage langes Hungern steigert die Erregbarkeit des subkortikalen Apparats und zerstört hierdurch den nach der «Umgestaltung» neugebildeten motorischen bedingten Reflex, so dass die alten Verhältnisse wieder zum Vorschein treten.

6. Bei nicht-äquilibriertem Typ des Nervensystems kann die Umschaltung der Bekräftigungsseiten zu einer isolierten lokaler Neurose führen, die nur die motorische Komponente der bedingten Reaktion betrifft. Der sekretorische Index bleibt dabei unverändert.

7. Die Entwicklung der motorischen Neurose durchläuft in diesem Fall folgende Stadien:

a) Periode multipler Wahl — das Tier läuft von einer Seite des Gestells zur anderen, indem es manchmal sogar nicht bis an den Futternapf kommt. Die Reaktion hat den Charakter eines diffusen Erregungsprozesses, der bald in den einen, bald in den anderen antagonistischen Strukturen des motorischen Analysators überwiegt.

b) Auftreten einer stabilen, nach der Quelle des bedingten Reizes gerichteten Orientierungsreaktion in der ersten Sekunde der Einwirkung des bedingten Reizes.

c) «Protrahierte» exploratorische Reaktion, die während der ganzen Dauer des isolierten Einwirkens des bedingten Reizes auf dessen Quelle gerichtet ist. Diese Reaktion stört die alimentäre motorische Reaktion und macht den Eindruck einer zwangsmässigen Reaktion. Der anhaltende Charakter dieses eigentümlichen neurotischen «Versagens» zeigt an, dass die motorische Neurose, ungeachtet der Labilität des motorischen Indexes an sich, hartnäckigen Verlauf aufweisen kann und schwer zu beseitigen ist.

ЗАВИСИМОСТЬ УСЛОВНО-РЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СОБАКИ ОТ СИЛЫ УСЛОВНОГО РАЗДРАЖИТЕЛЯ И КОЛИЧЕСТВА ПОДКРЕПЛЕНИЯ

А. И. Макарычев

Из Физиологического института им. И. М. Сеченова (зав.— проф. И. П. Разенков) I Московского медицинского института

Поступила в редакцию 15.I.1940 г.

Наиболее спорным из существующих законов нервной деятельности является так называемый «закон силы», по которому величина условно-рефлекторной деятельности ставится в прямую зависимость от физической силы условного раздражителя. Эта простая зависимость выведена на основании старых работ Зеленого, Кашерининой, Бабкина, Эльсона и др., пользовавшихся сравнительно примитивной методикой и располагавших ограниченным экспериментальным материалом. В настоящее время большей частью говорят не о физической силе условного раздражителя, а о его физиологической силе (Купалов, Рикман, Павлова и др.), понимая под этим специфическую реакцию различных анализаторов при действии на них адекватных раздражителей.

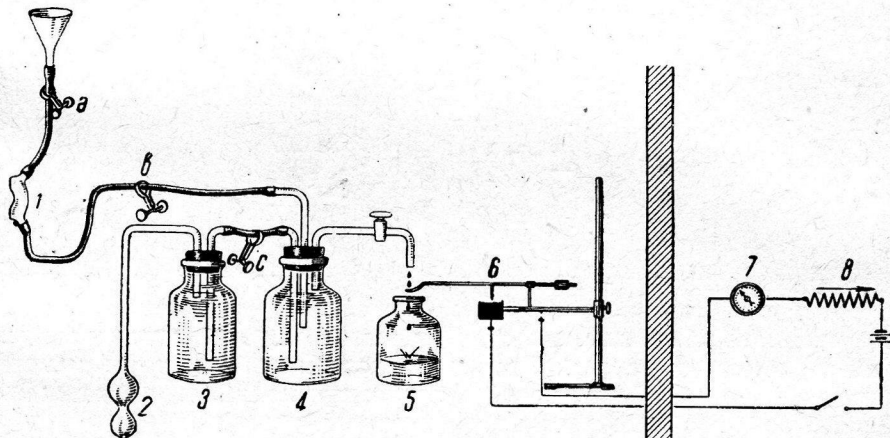


Рис. 1. 1 — баллончик для слюны; 2 — груша Ричардсона; 3 — сосуд с водой для заполнения системы; 4 — сосуд, целиком заполненный водой; 5 — сосуд для собирания избытка воды и капель; 6 — ртутный контакт; 7 — электрический счетчик контактов; 8 — электромагнитный отметчик, а, в и с — зажимы

Целью настоящей работы явилось выяснение вопроса о зависимости между силой внешних условных раздражителей и величиной эффекта, а также зависимость условной реакции от количественных изменений безусловного стимула.

Для решения этой задачи мы воспользовались пищевыми и оборонительными условными рефлексам.

Слабые и сильные условные раздражители были представлены в виде одного и того же сигнала, изменялась лишь его интенсивность. Условным раздражителем служил электрический гудок, интенсивность звука изменялась реостатом. Регистрация слюноотделения производилась путем водной передачи и капельной регистрации по специально смонтированной схеме (рис. 1).

Опыты ставились в звуконепроницаемой камере. Промежутки между раздражителями всегда равнялись 5 минутам. Только в одном случае для устранения реакции на время интервала промежутки были иными (Уальд, табл. 1). Изолированное действие условного раздражителя длилось 30 секунд.

В предыдущей работе мы показали, что при длительном сочетании слабого и сильного условных раздражителей, при одинаковой величине безусловного подкрепления величина условного рефлекса с некоторыми незначительными колебаниями становится одинаковой как для сильного, так и для слабого раздражителя.

При последующих наших экспериментах эти же данные подтвердились и на других животных. Для иллюстрации приводим один из протоколов (табл. 1).

Таблица 1. Уальд. Условный рефлекс на «гудок слабый» был выработан ранее

Дата	Время	Интервал в минутах	Порядковый номер условного раздражителя	Условный раздражитель	Латентный период в секундах	Величина условного рефлекса в делениях шкалы
19.XI	11 час. 08 мин.	—	33	Гудок слабый	2	260
		6	1	» сильный	1	90
25.XI	11 » 35 »	—	41	» слабый	0	250
		7	4	» сильный	4	160
1.XII	12 » 15 »	—	47	» слабый	1	280
		10	7	» сильный	0	240
8.XII	11 » 56 »	—	52	» слабый	1	180
		5	14	» сильный	2	180
14.XII	12 » 52 »	—	58	» слабый	1	250
		5	19	» сильный	1	240
1.I	15 » 00 »	—	22	» »	3	180
		6	62	» слабый	4	190
22.I	13 » 35 »	—	66	» »	0	170
		5	31	» сильный	1	170
		5	13	Звонок (диф.)	—	20

Из приведенного протокола (табл. 1) видно, что после заранее выработанного условного рефлекса на слабый раздражитель применение сильного раздражителя сначала вызывало значительно меньшее условное сиюноотделение. Только на седьмом сочетании величина условных рефлексов оказалась почти одинаковой и в дальнейшем существенной разницы уже не обнаруживалось.

Данные протокола в табл. 2 свидетельствуют, что и слабый раздражитель, примененный после предварительно выработанного условного рефлекса на сильный раздражитель, в первых сочетаниях также дает меньший эффект, причем эффект также выравнивается только с седьмого сочетания. Выравнивание эффекта идет исключительно за счет уменьшения эффекта от сильных раздражителей.

Дифференцировка в том и другом случае, применяемая в середине и в конце, практически не пострадала, что указывает на отсутствие патологического состояния коры головного мозга, связанного обычно с возникновением фазовых явлений.

Отсутствие зависимости величины условного рефлекса от силы условного раздражителя особенно резко сказывается при изменении величины безусловного подкрепления на фоне установившихся эффектов от слабого и сильного раздражителей (при одинаковом подкреплении), мало отличающихся друг от друга.

Таблица 2. Уальд. Условный рефлекс на «гудок сильный» выработан заранее

Дата	Время	Интервал в минутах	Порядковый номер условного раздражителя	Характер условного раздражителя	Латентный период в секундах	Величина условного рефлекса в делениях шкалы
10.III	13 час. 43 мин.	5	91	Гудок сильный	0	310
		5	2	» слабый	0	180
11.III	12 » 53 »	—	94	» сильный	1	270
		5	4	» слабый	3	110
		5	63	Звонок (диф.)	—	0
12.III	12 » 10 »	—	97	Гудок сильный	2	290
		5	6	» слабый	2	180
—	12 » 40 »	5	65	Звонок (диф.)	—	0
		5	98	Гудок сильный	0	240
		5	7	» слабый	1	240
		5	66	Звонок (диф.)	—	0
17.III	12 » 25 »	—	105	Гудок сильный	3	330
		5	11	» слабый	2	340
22.III	12 » 51 »	—	116	» сильный	1	140
		5	18	» слабый	1	150
		5	77	Звонок (диф.)	—	20
28.III	12 » 15 »	—	123	Гудок сильный	2	230
		5	23	» слабый	1	250
		5	82	Звонок (диф.)	—	10
10.IV	12 » 20 »	—	135	Гудок сильный	1	280
		5	31	» слабый	1	240
		5	136	» сильный	1	230
		5	90	Звонок (диф.)	—	20

Если слабый условный раздражитель подкреплять в четыре раза больше, чем сильный раздражитель, то через 20—30 таких сочетаний эффект от слабого раздражителя начинает расти, а от сильного раздражителя — падать. Эффект от слабого раздражителя, подкрепляемого усиленной порцией (32 г мясо-сухарного порошка) почти в два раза превышает эффект от сильного раздражителя, подкрепляемого уменьшенной порцией (8 г мясо-сухарного порошка). Это видно из приводимого протокола в табл. 3.

Таблица 3. Рыжик. «Гудок сильный» подкрепляется 8 г мясо-сухарного порошка, «гудок слабый» — 32 г

Дата	Интервал в минутах	Порядковый номер условного раздражителя	Характер условного раздражителя	Латентный период в секундах	Величина условной реакции за 30 секунд в делениях шкалы
3. V. 1938 г.	—	123	Гудок сильный	15	7
	5	124	» »	6	9
	5	95	» слабый	7	11
	5	96	» »	5	10
	5	125	» сильный	5	6
	5	126	» »	5	2
	5	97	» слабый	6	9
	5	98	» »	7	7
	5	21	Звонок (диф.)	—	2

Как видно из протокола в табл. 3, величина условной реакции оказалась большей на физически слабый раздражитель, подкрепляемый усиленной порцией еды, и меньшей на сильный раздражитель, под-

крепляемый в четыре раза меньшей порцией еды. Физически сильный раздражитель стал физиологически слабым и наоборот.

Таким образом, как только слабый внешний раздражитель стал сигналом усиленного безусловного подкрепления, его жизненное значение вызвало через некоторое время значительно большую условную секреторную реакцию. Сильный внешний раздражитель, потеряв в некоторой степени свое жизненное значение в результате значительного уменьшения безусловного подкрепления, перестал быть физиологически сильным.

Как объяснить механизм такого превращения?

В нашем эксперименте изменилось только количество безусловного подкрепления. Следовательно, причиной, вызвавшей изменение условной пищевой реакции, является количество безусловного подкрепления. Увеличение условной реакции на слабый раздражитель могло быть либо в результате повышения чувствительности данного рецептора, либо — положительной индукцией, идущей со стороны подкормки. В первом случае нужно предположить двойственный характер анализаторного акта (как предполагает К. С. Семенов), заключающийся в том, что анализ дифференцируется на различение внешней обстановки и внутреннего состояния. Взаимосвязь этих двух анализов обуславливает качество и количество ответной реакции. Во втором случае нужно предположить наличие в коре головного мозга представителей для анализа внутреннего состояния. Тогда в зависимости от того или иного жизненного значения внешнего раздражителя изменится индукция со стороны коркового представителя, чем обусловится и эффект.

По мнению И. П. Павлова, изменение условной реакции в зависимости от силы внешнего раздражителя возникает вследствие изменения силы иррадиации со стороны центра раздражения.

Наши данные не подтверждают этого положения. В нашем случае оба пункта внешнего раздражения находятся на одинаковом расстоянии от центра безусловной реакции, но при раздражении различной силы мы получали почти одинаковые эффекты, если безусловное подкрепление было одинаково, и, наоборот, мы получали большую реакцию от слабого раздражителя, если этот раздражитель усиленно подкреплялся. Если в последнем случае увеличение иррадиации центра внешнего раздражения не вызывает увеличения эффекта, а наоборот, уменьшает этот эффект, то естественно предположить, что изменилось качество функции коркового центра безусловного рефлекса либо в сторону понижения его возбудимости, либо в сторону уменьшения иррадиации вследствие уменьшения силы раздражения, идущей со стороны подкоркового центра. Но тогда нужно прийти к выводу, что животное анализирует внешние раздражители по тому значению, которое они приобретают для его жизнедеятельности.

Как видно из наших опытов на одном и том же анализаторе и из опытов Никитина на разных анализаторах, в конечном итоге величина условно-рефлекторной деятельности обуславливается физиологической силой безусловного раздражителя.

Отсутствие прямой зависимости величины условного рефлекса от силы внешнего условного раздражителя еще более наглядно подтверждается на оборонительных рефлексах.

Выработав у двух собак условную оборонительную реакцию на сильный гудок и слабый гудок при одинаковой силе раздражения индукционным током задней лапы собаки (6 см катушки Дюбуа Реймонда), мы сильный гудок начали подкреплять слабым раздражением лапы животного (8 см индукционной катушки), а сла-

бый гудок — сильным раздражением лапы (6 см индукционной катушки). При этом оказалось, что на слабый гудок мы получили значительно более сильную условную реакцию, чем на сильный гудок.

Приводим кимограммы данных исследований (рис. 2).

Таким образом, и при исследовании условно-оборонительной реакции оказалось, что величина условной реакции находится в непосредственной зависимости от силы безусловного раздражителя. Изменение силы условного раздражителя при наличии одинакового без-

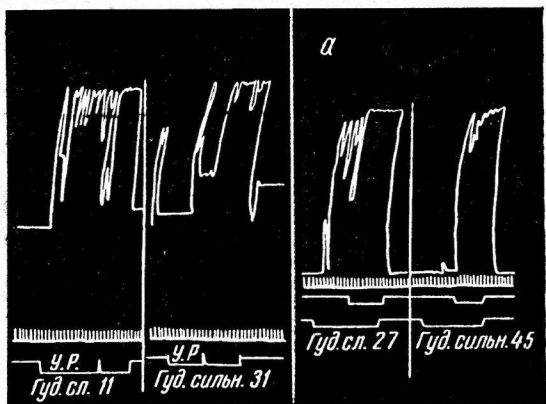


Рис. 2а.

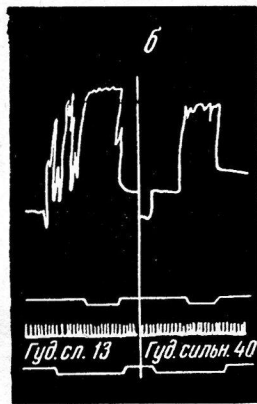


Рис. 2б.

Рис. 2а. Сверху вниз: 1 — величина условной оборонительной реакции; 2 — время в секундах; 3 — время действия безусловного раздражителя; 4 — время действия условного раздражителя.

Рис. 2б. Сверху вниз: 1 — величина условной оборонительной реакции; 2 — время действия безусловного раздражителя; 3 — время в секундах; 4 — время действия условного раздражителя.

условного подкрепления не меняет по существу величины условной реакции.

На основании полученных нами материалов мы можем сделать следующие выводы.

1. Прямой зависимости между силой условного раздражителя и величиной условной реакции не существует. Если выработан условный рефлекс на слабый раздражитель, то последующее применение сильного раздражителя вызывает эффект, значительно меньший. Сильные условные раздражители имеют то преимущество, что они более устойчивы, и это сказывается в большем их суммарном эффекте.

2. Выработанные условные рефлексы на слабый и сильный условные раздражители существенным образом не отличаются друг от друга как по величине, так и по длительности латентного периода.

3. Дифференцировка при опытах с сочетанием слабых и сильных раздражителей остается неизменной, что указывает на отсутствие фазовых явлений, связанных с патологическим состоянием коры головного мозга.

4. Величина условного рефлекса находится в прямой зависимости от величины или силы безусловного подкрепления. Это действительно как для пищевых, так и для оборонительных рефлексов.

CONDITIONED REFLEX ACTIVITY IN THE DOG IN RELATION TO THE STRENGTH OF THE CONDITIONED STIMULUS AND THE AMOUNT OF REINFORCEMENT

A. I. Makarychev

The Sechenov Physiological Institute (Head—Prof.
I. P. Rasenkov) of the 1st Medical Institute,
Moscow

1. There is no direct relation between the strength of the conditioned stimulus and the magnitude of the conditioned response. Upon elaboration of a conditioned reflex to a weak stimulus, subsequent application of a strong stimulus results in a considerably lessened response. Strong conditioned stimuli have the advantage of higher stability, owing to which they give a larger summary effect.

2. Reflexes elaborated to weak or strong stimuli exhibit no significant difference with regard either to magnitude or to duration of latency period.

3. In experiments with combined application of weak and strong stimuli, differentiation remains unaltered. This indicates the absence of phasic phenomena depending on a pathological condition of the cerebral cortex.

4. The magnitude of the conditioned reflex exhibits direct relation to the magnitude or strength of non-conditioned reinforcement. This holds true for both alimentary and defensive reflexes.

ВЛИЯНИЕ ОЧЕНЬ СИЛЬНОГО УСЛОВНОГО РАЗДРАЖИТЕЛЯ НА ОБЩУЮ ВОЗБУДИМОСТЬ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

И. И. Филаретов

Из физиологического отдела (зав.—
проф. П. С. Купалов) им. акад. И. П.
Павлова Ленинградского филиала ВИЭМ

Поступила в редакцию 14.VIII.1939 г.

И. П. Павловым было сформулировано понятие о сверхсильном раздражителе. Это раздражитель большой физической силы, вызывающий в коре больших полушарий процесс возбуждения, превосходящий по своей интенсивности нормальный предел работоспособности корковых клеток. При применении сверхсильных раздражителей в коре полушарий развивается процесс торможения, получивший название запредельного, в связи с чем условная реакция на такой раздражитель оказывается уменьшенной. В резких случаях дело может дойти до большого уменьшения эффекта, причем тормозящее влияние сверхсильного раздражителя может сказаться и на других условных рефлексах.

Представляло интерес изучить более детально взаимоотношение между условными рефлексами на очень сильные раздражители и рефлексами на другие условные раздражители средней силы, обычно применяемые в работе по условным рефлексам. Обычно в лаборатории в качестве сверхсильного раздражителя применяли очень громкую трещотку, на которую можно было выработать условный рефлекс лишь у животных с сильной нервной системой. Но было более выгодно использовать такой раздражитель, физическую силу которого можно было бы варьировать и выбрать такую интенсивность, которая лежит приблизительно на пороге работоспособности нервных клеток, не вызывая еще отчетливого запредельного торможения. Мы использовали для этого обычный электрический звонок со снятым колоколом, который употребляется в лаборатории для получения треска, но смонтировали весь прибор для усиления звука на системе резонирующих сухих сосновых досок. Такая трещотка приводилась в действие электрическим током от 6-вольтовой батареи, причем для регуляции силы треска можно было пользоваться реостатом.

Работа была выполнена на собаке с кличкой Зэт, самце трехлетнего возраста, из породы дворняжек, возбудимого типа. У Зета были выработаны четыре положительных пищевых условных рефлекса: на бульканье, удары метронома с ритмом 50 в минуту, свет электрической лампочки в 40 W и кожно-механическое раздражение, производившееся обычной в лаборатории касалкой, но приводимой в действие автоматически фитмической подачей воздуха под определенным давлением. Помимо положительных условных рефлексов, имелся один тормозный — дифференцировка на 150 ударов метронома в минуту. Все рефлексы были отставлены на 15 секунд, причем условный раздражитель продолжался в течение 5 секунд после дачи животному еды. Промежутки между применением условных раздражителей всегда равнялись 5 минутам. Определенного порядка в их применении не было.

Величина секреторного эффекта как условного, так и безусловного регистрировалась в делениях шкалы (одно деление — $0,01 \text{ см}^3$) и, кроме того, на слюнописце, каждая отметка которого равнялась 5 делениям шкалы.

После того как были упрочены условные рефлексы на упомянутые раздражители, был применен сильный треск вначале, с реостатным сопротивлением в 5 ом. Треск вызывал отрицательную реакцию, животное прижимало уши, рвалось со стола. Однако рефлекс на треск легко образовался и уже с 7-го применения достиг величины самого высокого условного рефлекса на бульканье, а затем начал давать и большие цифры. Одновременно повысились и условные рефлексы на

другие раздражители, особенно на бульканье. Этот факт и привлек наше внимание. Мы провели несколько серий опытов, то вводя треск в систему условных раздражителей, то исключая его.

Приводим табл. 1, показывающую среднюю величину условных рефлексов без применения треска и с его применением.

Таблица 1. Величина условного слюноотделения в делениях шкалы

Условный раздражитель	Без треска (8 опытов)	С треском (12 опытов)	Без треска	С треском
Треск	—	38	—	33
Бульканье	34	39	34	36
Метроном 50	28	30	32	25
Метроном 150	6	13	6	11
Свет	18	26	19	24
Кожно-механическое раздра- жение	19	26	19	27

Из таблицы видно, что введение треска вызывает повышение всех условных рефлексов, особенно резко это сказывается на рефлексх на слабые раздражители—свет и кожно-механическое раздражение. Здесь эффект при применении сильного треска увеличивается на 40%. Одновременно повышаются цифры и на дифференцировочный метроном. Мы должны, следовательно, прийти к выводу, что применение очень сильного условного раздражителя вызывает повышение тонуса общей возбудимости коры полушарий, что ведет к увеличению всех условных рефлексов. Как видно из таблицы, во второй серии опытов мы имеем исключение из этого общего факта, именно условный рефлекс на положительный метроном при введении треска не только не увеличился, но даже уменьшился с 32 до 25 делений. Это находит объяснение в следующем. Метроном в этой серии опытов мы всегда применяли вслед за треском, последний же в это время начал давать несколько уменьшенные цифры. Величина условного рефлекса на треск стала меньше, нежели на бульканье. Треск начинал становиться для животного уже сверхсильным раздражителем и на него развилось запредельное торможение. Влияние этого запредельного торможения, очевидно, сказалось на величине последующего условного рефлекса на метроном, уменьшая ее. Другим объяснением этого фактора может быть то, что повышение возбудимости коры полушарий от сильного раздражителя сказывается особенно резко вскоре после его применения. Тогда возбуждение, вызываемое метрономом, становится чрезмерным и на него развивает-

Таблица 2. Величина условного слюноотделения в делениях шкалы

Условный раздражитель	Без треска (14 опытов)	С треском (9 опытов)
	средние величины условных рефлексов	
Треск	—	32
Бульканье	37	33
Метроном 50	30	27
Метроном 150	6	10
Свет	19	22
Кожно-механическое раздражение	23	22

ся запредельное торможение. Дальнейшие опыты говорят, повидимому, в пользу второго объяснения.

В следующей серии опытов мы получили результаты, показанные в табл. 2.

Введение треска дает теперь не увеличение условных рефлексов, но их уменьшение, за исключением условного рефлекса на свет, который повысился на три деления. Очевидно, условный раздражитель — треск как слишком сильный начинает вызывать хроническое перенапряжение процесса возбуждения и уменьшает предел работоспособности корковых клеток. На то, что треск являлся действительно сверхсильным раздражителем, указывала и двигательная реакция на треск, которая становилась все более отрицательной.

Для того чтобы окончательно убедиться в том, что применение сильного раздражителя ведет к повышению общей возбудимости коры полушарий, необходимо было отменить на долгое время треск и проследить за величиной условных рефлексов.

После того как треск не применялся в течение 4 месяцев, цифры условных рефлексов упали и возвратились к той величине, которая наблюдалась в начале нашей работы. Приводим протокол двух опытов.

Опыт № 283.25.XI.1930 г.

Условный раздражитель	Время запаздывания условной слюнной реакции в секундах	Величина условной слюнной реакции в делениях шкалы
Кожно-механическое раздражение	3	15
Метроном 50	2	28
Бульканье	2	28
Свет	3	14
Метроном 150	—	3

Опыт № 287, 5.XII.1930 г.

Условный раздражитель	Время запаздывания условной слюнной реакции в секундах	Величина условной слюнной реакции в делениях шкалы
Кожно-механическое раздражение	4	17
Свет	5	16
Метроном 50	2	26
Бульканье	2	28

На следующий день после опыта № 287 мы даем на первом месте треск, чтобы проследить его действие на другие условные рефлексы непосредственно во время опыта.

Опыт № 288 6.XII.1930 г.

Условный раздражитель	Время запаздывания условной слюнной реакции в секундах	Величина условной слюнной реакции в делениях шкалы
Треск	3	23
Свет	2	25
Кожно-механическое раздражение	2	10
Бульканье	3	34
Метроном 50	—	32
Метроном 150	—	6

Как видно из протокола, произошло повышение условных рефлексов на свет, метроном положительный и бульканье.

После пятидневного перерыва, во время которого треск не применялся, величины условных рефлексов пришли к норме.

Таким образом, мы видим, что применение сильного треска ведет к повышению условных рефлексов, причем если это применение продолжается значительное время, то наступает состояние хронического повышения общей возбудимости коры полушарий, которое остается долгое время и после отмены треска.

Интересно, что введение треска вызывало увеличение не только условных рефлексов, но и безусловных.

В ы в о д ы

Применение очень сильного условного раздражителя ведет к повышению возбудимости коры больших полушарий. Благодаря этому происходит увеличение условных рефлексов на слабые условные раздражители. Сильные условные раздражители могут при этом стать по своей интенсивности запредельными, и в результате вмешательства запредельного торможения величина условных рефлексов на них может понизиться по сравнению с нормой.

EINFLUSS EINES SEHR STARKEN BEDINGTEN REIZES AUF DIE ALLGEMEINE ERREGBARKEIT DER GROSSHIRNRINDE

I. J. Filaretow

Aus d. Physiologischen I. P. Pawlow-Abteilung
(Vorst. Prof.: P. S. Kupalow), Leningrader
Filiale des WIEM

Anwendung eines sehr starken bedingten Reizes führt zu Steigerung der Erregbarkeit der Grosshirnrinde. Infolgedessen kommt es zu einer Verstärkung der bedingten Reflexe auf schwache bedingte Reize. Die starken bedingten Reize können dabei die Grenzintensität überschreiten, und das Eingreifen der transliminären Hemmung kann die Grösse der bedingten Reflexe auf solche Reize gegenüber der Norm herabsetzen.

ТОРМОЖЕНИЕ И ПРОЦЕССЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ¹*А. В. Семернина*

Из лаборатории условных рефлексов (зав.
Г. В. Фольборт) Центрального психоневрологического института, Харьков

Поступила в редакцию 28.XII.1939 г.

В статье «Краткий очерк высшей нервной деятельности» Иван Петрович Павлов пишет: «Всякая живая работающая система, как и ее отдельные элементы, должна отдыхать, восстанавливаться. А отдых таких реактивнейших элементов, как корковые клетки, должен в особенности быть охраняем. И в коре охрана работы и отдыха осуществлена в высшей степени. Работа каждого элемента регулируется и в отношении ее напряжения, и ее продолжительности. Мы видели уже раньше, как только несколько минут продолжающееся раздражение одной и той же клетки ведет к развитию в ней процесса торможения, которое уменьшает, а затем и совершенно прекращает ее работу».

Можно было бы указать еще целый ряд высказываний И. П. Павлова, из которых следует, что в его концепции торможение является процессом, благодаря которому ослабляется или прекращается наличная деятельность клеток коры, что создает условия для восстановительных процессов в этих элементах.

Это предположение было основано на явлениях, наблюдаемых при работе с условными рефlekсами, и до последнего времени представлялись большие трудности для подведения под него экспериментальной основы с точным количественным учетом интенсивности процессов траты и восстановления.

В настоящее время работы проф. Г. В. Фольборта и его сотрудников по изучению процессов истощения и восстановления на слюнных железах дают возможность с достаточной точностью количественно оценивать течение процессов истощения и восстановления и их интенсивность. Объектом исследования в этих работах является железистая ткань, главным образом слюнные железы. Полноценность деятельности этих желез определяется по концентрации слюны и ее химическому составу.

Представляло интерес экспериментально проверить вышеприведенное предположение И. П. Павлова и проследить, как влияют тормозные процессы в центральной нервной системе на баланс процессов истощения и восстановления в слюнных железах.

В наших опытах мы пользовались в качестве показателя нормальной деятельности желез концентрацией слюны, определяемой по плотному остатку.

В первых опытах мы определяли величину плотного остатка слюны при безусловном рефлексе, но эти опыты не дали никакого определенного результата и мы приступили к определению плотного остатка в слюне при условном рефлексе. При определении плотного остатка после применения дифференцированного торможения мы получили некоторое увеличение плотного остатка. Стремясь сделать это явление

¹ Доложено на III Сессии по физиологическим проблемам Академии наук СССР 1 марта 1938 г. и на III Украинском съезде физиологов, биохимиков и фармакологов 28 мая 1939 г.

более резким и более постоянным, мы перешли к постановке опыта по Красногорскому, т. е. стали применять дифференцировочное торможение несколько раз подряд для усиления процесса торможения.

Опыты производились не в камере, а в лабораторной, изолированной комнате, где экспериментатор находился в одном помещении с подопытным животным. Положительный условный рефлекс у нашего животного был выработан на метроном (72 удара в 1 минуту). В течение опытного дня он повторялся 5 раз через каждые 5 минут. К этому положительному раздражителю была выработана дифференцировка на 120 ударов метронома в 1 минуту. Когда была установлена норма положительного условного рефлекса и хорошо держалась дифференцировка, мы приступили к пробам. Удвоенный дифференцировочный раздражитель применялся в 5-минутном промежутке между действиями положительного раздражителя.

Специально поставленные нами опыты показали, что продолжительность интервала между отдельными раздражителями заметно сказывается на полном остатке слюны.

Слюна собиралась из слюнистых слюнных желез в градуированные пробирочки только во время изолированного действия условного раздражителя, после чего пробирочки немедленно снимали и надевали чистые, в которые собиралась слюна от действия безусловного раздражителя. В каждой отдельной порции слюны, полученной при действии условного раздражителя, определялся плотный остаток.

Данные, полученные в наших опытах, представлены в диаграммах на рис. 1 и 2.

Диаграммы составлены следующим образом: высота столбиков представляет величину процента плотного остатка. Группы в пять столбиков представляют пять раздражений одного опытного дня. Стрелкой под горизонтальной линией отмечены применения дифференцировочного раздражителя.

Рис. 1. Средняя величина процента плотного остатка слюны в обычных опытах и после применения двойной дифференцировки.

В диаграмме рис. 1 представлены сводные данные средних величин из всех опытов. Первый столбик представляет среднюю величину процента плотного остатка до введения дифферен-

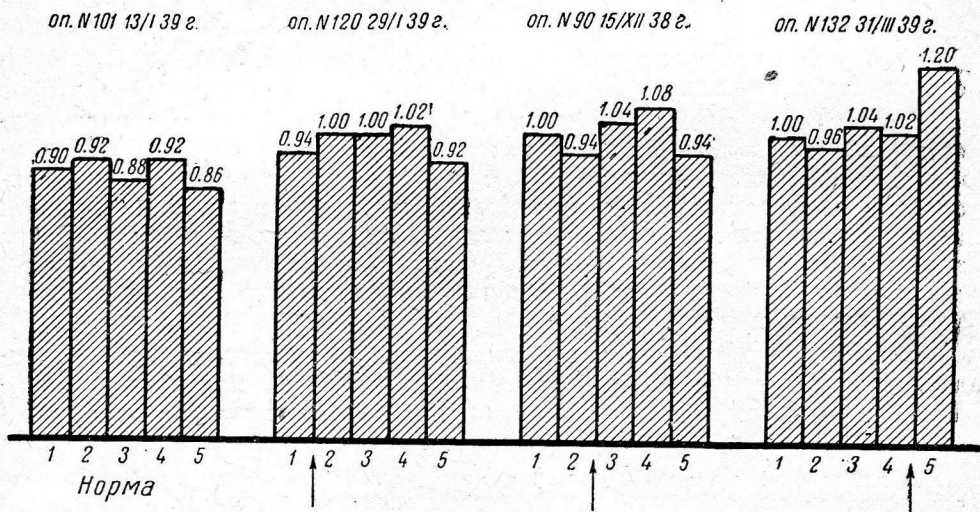


Рис. 2. Величина процента плотного остатка слюны в отдельных опытах в норме и после применения двойной дифференцировки.

цировочного торможения; второй столбик показывает среднюю величину процента плотного остатка после введения двойной дифференцировки в 5-минутный промежуток между положительными раздражителями.

Из диаграммы видно, что средняя величина процента плотного остатка слюны всех опытов до введения дифференцировки равняется 0,94%, после же введения двойной дифференцировки она возросла до 1,03%.

В диаграмме рис. 2 приведены отдельные опыты.

Слева первая группа столбиков представляет обычный опыт, в котором не применялась дифференцировка. Последующие группы столбиков представляют величину плотного остатка отдельных порций слюны условного рефлекса в опытах, в которых испытывалось влияние дифференцировочного торможения на величину плотного остатка следующего условного рефлекса.

Время двукратного применения дифференцировки показано на диаграмме стрелкой под горизонтальной линией (рис. 2).

Как видно из диаграммы, мы в обычном опыте имеем в течение всего опытного дня почти постоянную величину процента плотного остатка отдельных условных рефлексов с незначительными колебаниями в ту или другую сторону. В опытах от 15.XII.1938 г., 29.I и 31.III 1939 г. после введения двойной дифференцировки мы наблюдали повышение процента плотного остатка независимо от того, на каком месте опытного дня введена дифференцировка. Это повышение процента плотного остатка мы наблюдали в 25 опытах.

Повышение процента плотного остатка после введения тормозного раздражителя указывает, по нашему мнению, на то, что дифференцировочный раздражитель, вызывая тормозное состояние, создает благоприятные условия для восстановительных процессов. Процессы восстановления на это время получают перевес, и это сказывается на качестве вырабатываемой слюны повышением плотного остатка.

HEMMUNG UND RESTITUTIONSVORGÄNGE

A. W. Semernina

Aus dem Laboratorium für bedingte Reflexe
(Vorst.: Prof. G. W. Volborth) des Zentralen
Psycho-Neurologischen Instituts, Charkow

Die Arbeit wurde nach der Methode der bedingten Reflexe durchgeführt.

Es wurde geprüft, in welcher Weise ein Hemmungsreiz (Differenzierung) den Prozent-Gehalt an Trockensubstanz im Speichel beeinflusst, der nach der Differenzierung auf den positiven bedingten Reiz hin abgesondert wird.

Es wurde festgestellt, dass die nach dem Trockenrückstand beurteilte Speichelskonzentration nach dem Hemmungsreiz zunimmt. Diese Versuche zeigen, dass die Restitutionsvorgänge während der Einwirkung des Hemmungsreizes eine Steigerung erfahren, die sich bei der Tätigkeit der Speicheldrüsen in einer erhöhten Konzentration des Speichels äussert.

О ВЛИЯНИИ АЛКОГОЛЯ НА УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Н. Р. Шастин

Из I педиатрической клиники (зав. — проф. Н. И. Красногорский) I Ленинградского медицинского института им. акад. И. П. Павлова

Поступила в редакцию 13.I.1940 г.

По вопросу о влиянии алкоголя на поведение человека существует большое количество научных исследований. Авторы этих исследований пользовались психологическими или экспериментально-психологическими методами. Мы позволим себе присоединить к тому обширному материалу, который получен этими авторами, и наши исследования, произведенные по строго физиологическому методу условных рефлексов.

Исследование высшей нервной деятельности детей производилось нами по комбинированному методу секреторных и двигательных условных рефлексов, принятому в клинике проф. Н. И. Красногорского. Условное раздражение подкреплялось едой засахаренной клюквы. Влияние алкоголя на физиологическую деятельность головного мозга мы изучали в различных вариантах у 3 детей, которым давалось пиво от 25 до 100 см³.

У ребенка Ивана 10 лет была образована дифференцировка на системные вербальные раздражители. Одна словесная система подкреплялась едой, а вторая система, наоборот, не подкреплялась едой. Первая словесная система вызывала условный рефлекс (положительный вербальный раздражитель), а вторая словесная система тормозила условный рефлекс (отрицательный вербальный раздражитель). Вербальные (словесные) раздражители передавались ребенку через наушники по телефону.

Первый вариант опытов был следующий: сначала мы ставили контрольный опыт без алкоголя, а на другой день ребенок получал пиво, после чего немедленно повторялся предыдущий опыт. Некоторые наблюдения представлены в табл. 1.

Как видно из таблицы, опыт от 6.II протекал совершенно иначе, чем опыт от 5.II или от 7.II. После введения 100 см³ пива наблюдалось значительное понижение секреторного условного рефлекса на положительный условный раздражитель (до 0—1 капли). Уменьшился также и двигательный условный рефлекс.

Скрытые периоды условного рефлекса под влиянием алкоголя были замедлены. Что касается отрицательного вербального раздражения, то здесь вместо полного торможения мы наблюдали следы двигательного рефлекса (раздражение № 60 и 61 в опыте от 6.II).

Для определения минимального количества алкоголя, способного вызвать понижение возбудимости коры головного мозга, был поставлен ряд опытов в другом варианте, а именно в начале опыта мы испытывали обычный условный рефлекс, определяя этим степень возбудимости коры головного мозга в данный день, и только тогда давали пиво в различных количествах. После введения пива снова изучалось состояние условных рефлексов. Таким образом, зная нормальную возбудимость в данный день, мы могли определять и

Таблица 1

Дата опыта	№ раздражения	Время раздражения	Раздражение	Секреторный условный рефлекс (в каплях)	Средняя высота двигательного условного рефлекса (в см)
5.II.1931 г.	63	10 час. 51 мин.	Положительный вербальный раздражитель	4	1,6
	64	10 » 56 »	Положительный вербальный раздражитель	3	1,5
	57	11 » 02 »	Отрицательный вербальный раздражитель	1	0
	65	11 » 06 »	Положительный вербальный раздражитель	4	1,6
	58	11 » 10½ »	Отрицательный вербальный раздражитель	3	0
	59	11 » 11½ »	Отрицательный вербальный раздражитель	1	0
	66	11 » 13 »	Положительный вербальный раздражитель	4	1,6
	Перед опытом дано 100 см³ пива				
6.II	67	10 » 40 »	Положительный вербальный раздражитель	1	1,4
	60	10 » 45 »	Отрицательный вербальный раздражитель	0	Следы
	68	10 » 47½ »	Положительный вербальный раздражитель	0	1,2
	69	10 » 54½ »	Положительный вербальный раздражитель	0	0,9
	61	10 » 59½ »	Отрицательный вербальный раздражитель	1	Следы
	70	11 » 02 »	Положительный вербальный раздражитель	1	1,3
7.II	71	10 » 47 »	Положительный вербальный раздражитель	3	1,4
	62	10 » 52½ »	Отрицательный вербальный раздражитель	2	0
	63	10 » 53½ »	Отрицательный вербальный раздражитель	1	0
	72	10 » 56 »	Положительный вербальный раздражитель	3	1,3
	73	11 » 07 »	Положительный вербальный раздражитель	3	1,4

степень понижения этой возбудимости под влиянием алкоголя (табл. 2).

В опыте от 13.II 25 см³ пива не оказали особого влияния на условные рефлексы. До алкоголя секреторный рефлекс был 4 капли, а после 25 см³ пива — 4—5 капель. Двигательный рефлекс до пива был 1,1 см, а после пива — 1,1—1,3 см.

В опыте от 15.II ребенок получил 50 см³ пива. Здесь видно уже падение как секреторного, так и двигательного условного рефлекса, но на короткое время (около 15 минут).

В опыте от 22.II ребенок получил уже 100 см³ пива. Секреторный рефлекс упал с 5 капель до 0—1 капли, и такая низкая возбудимость наблюдалась в течение всего опыта, т. е. не менее 40 минут.

Таблица 2

Дата опыта	№ раздражения	Время раздражения	Раздражение	Секреторный условный рефлекс (в каплях)	Средняя высота двигательного условного рефлекса (в см)
13.II	85	10 час. 27½ мин.	Положительный вербальный раздражитель	4	1,1
		10 » 32 »	Дано 25 см³ пива		
	69	10 » 34 »	Отрицательный вербальный раздражитель	1	0
	86	10 » 42 »	Положительный вербальный раздражитель	5	1,1
	70	10 » 48 »	Отрицательный вербальный раздражитель	2	0
	87	10 » 57 »	Положительный вербальный раздражитель	4	1,3
15.II	89	10 » 37 »	Положительный вербальный раздражитель	5	1,3
		10 » 40 »	Дано 50 см³ пива		
	90	10 » 43 »	Положительный вербальный раздражитель	4	0,9
	71	10 » 49½ »	Отрицательный вербальный раздражитель	0	0
	91	10 » 52 »	Положительный вербальный раздражитель	1	1,0
	92	10 » 57½ »	Положительный вербальный раздражитель	1	1,1
	93	11 » 08 »	Положительный вербальный раздражитель	11	1,3
22.II	104	10 » 03 »	Положительный вербальный раздражитель	5	1,3
		10 » 06 »	Дано 100 см³ пива		
	105	10 » 11 »	Положительный вербальный раздражитель	1	1,2
	74	10 » 16½ »	Отрицательный вербальный раздражитель	1	0
	106	10 » 19 »	Положительный вербальный раздражитель	1	1,0
	107	10 » 29 »	Положительный вербальный раздражитель	2	1,0
	108	10 » 34½ »	Положительный вербальный раздражитель	0	1,5
	109	10 » 45 »	Положительный вербальный раздражитель	1	1,4

Скрытые периоды условного рефлекса под влиянием алкоголя оказались увеличенными.

У второго ребенка, Василия Б., 9 лет, сначала был образован условный рефлекс на метроном. В среднем секреторный условный рефлекс был равен 8—10 каплям, а двигательный — 1,8 см. Один из опытов с введением алкоголя представлен в табл. 3.

Как видно из таблицы, секреторный условный рефлекс под влиянием алкоголя упал до 1—4 капель вместо 9 капель, а двигательный — до 1,2—1,3 см вместо 1,8 см. Таким образом, у второго ребенка были получены те же результаты, что и в первом случае.

На третьем ребенке, Мусе В., 12 лет (вес 42,6 кг), наблюдения были поставлены в следующем варианте. Сначала была образована

Таблица 3

Дата опыта	№ раздражения	Время раздражения	Раздражение	Секреторный условный рефлекс (в каплях)	Средняя высота двигательного условного рефлекса (в см)
6.VI.1931 г.	130	9 час. 51 мин.	Метроном	9	1,8
		9 » 55 »	Дано 100 см ³ пива		
	131	10 » 06 »	Метроном	1	1,3
	132	10 » 13 »	»	1	1,3
	133	10 » 18 »	»	4	1,2
	134	10 » 25 »	»	0	1,4
	135	10 » 35 »	»	2	1,5

определенная система раздражителей: звонок совпадающий, звонок, отставленный в течение 30 секунд, красный свет, отставленный на 30 секунд, кожное раздражение как тормозный раздражитель, положительный красный свет и положительный метроном. При данной системе была установлена нормальная возбудимость коры в течение 5 дней. Этот ребенок, над которым мы производили наблюдений

Таблица 4

Число	№ раздражения	Время раздражения	Раздражение	Двигательный условный рефлекс	Секреторный условный рефлекс (в каплях)	Подкрепление	Примечание
20.VI.1937 г.	74	1 час 24 мин.	Звонок	+	11	Подкреплялось	В 12 час. 59 мин. дано 15 см ³ пива Всего 34 капли слюны
	53	1 » 29 »	Красный свет . .	+	7	»	
	38	1 » 34 »	Кожное раздражение	0	0	Неподкреплялось	
	54	1 » 38 »	Красный свет . .	+	8	Подкреплялось	
	55	1 » 43½ »	Метроном	+	8	»	
21.VI	76	1 » 31 »	Звонок	+	11	»	В 12 час. 58 мин. дано 25 см ³ пива Всего 38 капель слюны
	55	1 » 36½ »	Красный свет . .	+	8	»	
	39	1 » 41½ »	Кожное раздражение	0	2	Неподкреплялось	
	56	1 » 44½ »	Красный свет . .	+	10	Подкреплялось	
	56	1 » 49½ »	Метроном	+	9	»	
22.VI	78	1 » 55 »	Звонок	+	12	»	В 1 час 25 мин. дано 40 см ³ пива Всего 37 капель слюны
	57	2 » 00 »	Красный свет . .	+	8	»	
	40	2 » 05 »	Кожное раздражение	0	0	Неподкреплялось	
	58	2 » 09 »	Красный свет . .	+	6	Подкреплялось	
	57	2 » 14 »	Метроном	+	11	»	
26.VI	80	1 » 14 »	Звонок	+	9	»	В 12 час. 44 мин. дано 70 см ³ пива Всего 23 капель слюны
	59	1 » 19 »	Красный свет . .	0	0	Неподкреплялось	
	60	1 » 20 »	» » »	+	10	»	
	41	1 » 25 »	Кожное раздражение	0	0	» » »	
	61	1 » 29 »	Красный свет . .	+	8	Подкреплялось	
27.VI	58	1 » 34 »	Метроном	+	9	»	В 2 часа дано 100 см ³ пива Всего 27 капель слюны. После 63-го сочетания общее возбуждение
	82	2 » 30 »	Звонок	+	9	»	
	62	2 » 35 »	Красный свет . .	+	9	»	
	42	2 » 40 »	Кожное раздражение	0	0	Неподкреплялось	
	63	2 » 44 »	Красный свет . .	0	0	» » »	
	64	2 » 49 »	» » »	+	12	Подкреплялось	
	59	2 » 54 »	Метроном	+	9	»	

1 Объяснение в тексте.

в течение 3 лет, имел раньше всегда определенную возбудимость коры больших полушарий без резких колебаний. За 5 контрольных дней при данной системе раздражителей мы получали во время опыта 36—37 капель слюны на все положительные условные раздражители. После установления оптимальной возбудимости в следующих наблюдениях ребенок получал до действия условных раздражителей определенное количество пива (15—100 см³) (табл. 4).

Несмотря на то что пиво давалось сначала в небольших дозах, общее количество капель слюны на положительные условные раздражители попрежнему было равно 34—38 каплям (20.VI и 21.VI). Влияние малых доз, какое удалось подметить, заключалось в уменьшении промежуточной секреции и в более чистом секреторном «фоне» перед действием условных раздражителей.

Уже в опыте от 22.VI наблюдалось некоторое понижение двигательных условных рефлексов и увеличение скрытых периодов этих



рефлексов. Но ясное тормозное действие алкоголя было выражено после 70—100 см³ пива. В наблюдениях от 26.VI и 27.VI как сильные (звонок), так и слабые (красный свет) условные раздражители давали одинаковый секреторный эффект (8—9 капель). Эти факты свидетельствуют о появлении уравнительной фазы.

Далее, в наблюдениях от 26.VI и 27.VI красный свет (раздражение № 59 и 63) превратился из положительного раздражителя в отрицательный. Перед глазами ребенка горела красная лампа, а ребенок ее как бы не видел, т. е. зрительный анализатор оказался выключенным из работы. Тормозное действие алкоголя проявилось прежде всего в зрительном анализаторе. Интересно отметить, что это тормозное действие может быть снято путем применения вербальных раздражителей. Когда девочка не заметила появления красного света, мы вошли к ней и спросили, видела ли она горевшую красную лампу. Она ответила: «Не видела». После этого мы снова включили красную лампу, которая на этот раз вызвала обычный рефлекс (раздражение № 60). Таким же путем было снято торможение и 27.VI (раздражение № 64). Следовательно, торможение условных секреторных рефлексов под влиянием алкоголя начинается с более слабых рефлексов и в первых стадиях может быть снято вербальными раздражениями. На рисунке представлены двигательные условные рефлексы в контрольном наблюдении и после введения 100 см³ пива. На рисунке видно значительное понижение двигательных условных рефлексов и в первую очередь наибольшее падение возбудимости в зрительном анализаторе; слабее всего был выражен двигательный условный рефлекс на красный свет.

Наши первые наблюдения над действием пива были произведены еще в 1931 г. Одновременно с нами Н. Н. Деревщикова изучала влияние на условные рефлексы чистого алкоголя. Она также наблюдала тормозное действие алкоголя в дозах 1,75—3,5 см³ или 0,08—0,15 см³ на 1 кг веса ребенка. Дальнейшие наблюдения Деревщиковой показали, что минимальные дозы алкоголя (0,06—1,5 см³) или 0,0025—0,075 см³ на 1 кг веса, наоборот, повышают возбудимость коры больших полушарий.

У Муси В. наблюдения были поставлены в условиях, аналогичных условиям наблюдений Деревщиковой. Тем не менее мы не видели возбуждающего действия минимальных доз алкоголя. Конечно, приведенный материал не позволяет совершенно отрицать возбуждающего действия алкоголя. Но необходимо констатировать, что в данных условиях наблюдения у данного ребенка возбуждающее действие алкоголя отсутствовало.

Конечно, реакция на алкоголь индивидуально различна: у одних детей возбуждающее действие алкоголя может быть выражено более слабо и менее продолжительно, чем у других детей.

Выводы

1. Алкоголь в определенных дозах понижает возбудимость коры головного мозга у детей.

2. Под влиянием алкоголя наступает падение величины секреторного и двигательного условных рефлексов и увеличение скрытых периодов рефлекса.

3. Тормозное действие алкоголя проходит через уравнительную фазу.

4. Понижение возбудимости под влиянием алкоголя наблюдалось прежде всего в области зрительного анализатора. Алкоголь тормозит в первую очередь более слабые условные рефлексы. Это торможение может быть снято вербальными раздражителями.

5. У детей 9—12 лет тормозное действие алкоголя проявляется при введении 50—100 см³ пива.

6. У детей с общей слабой возбудимостью коры головного мозга падение условных рефлексов под влиянием алкоголя особенно сильно и продолжительно.

THE INFLUENCE OF ALCOHOL ON CONDITIONED REFLEXES.

N. R. Shastin

From the 1st Pediatric Clinic (Head — Prof. N. J. Krasnogorsky) of the 1st I. P. Pavlov Medical Institute, Leningrad

In the present study, Prof. N. I. Krasnogorsky's combined method of secretory and motor conditioned reflexes has been used. The excitability of the cerebral cortex in children is lowered by certain dosages of alcohol. The inhibitory action of alcohol passes through a stage of equalization. The weaker conditioned reflexes are the first to be inhibited by alcohol. In children of 9—12 years' age the inhibitory effect of alcohol is manifested after the intake of 50—100 g of beer. In children with general weak excitability of the cerebral cortex, the lowering of the conditioned reflexes under the influence of alcohol is especially marked and prolonged.

УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ НА ВКУСОВЫЕ РАЗДРАЖЕНИЯ У ДЕТЕЙ ПЕРВЫХ МЕСЯЦЕВ ЖИЗНИ

Ц. П. Неманова

Из лаборатории высшей нервной деятельности
(зав. Н. Л. Фигурин) кафедры физиологии
(зав.—проф. А. Г. Гинецинский) Ленинград-
ского педиатрического медицинского института

Поступила в редакцию 1.IV.1940 г.

Настоящая работа является продолжением серии исследований нашей лаборатории, направленных на установление возрастной границы появления условных рефлексов у человека.

В излагаемых здесь опытах оказалось возможным установить, в каком возрасте появляются условные рефлексы на вкусовые раздражения, и выяснить в некоторой степени границу анализа маленьким ребенком основных вкусовых раздражений — сладкого, кислого и соленого.

Методика

Опыты проводились в лаборатории, где помещалась обтянутая белой материей, освещаемая внутри кабина, в которой находилась специальная маленькая кроватка. Ребенок лежит в ней с вложенной в рот соской с шарообразным расширением на конце для вливания жидкости.

Чтобы соска не выпадала, она придерживается тесемками, завязанными на голове. На уровне носа ребенка в особые пазы в кроватке вставляется вертикально небольшая ширмочка, затянутая белой материей; в нижнем, отдельно пристегнутом и ненатянутом крае ширмочки имеется полукруглый вырез для нижней части лица. Благодаря этой ширмочке рот ребенка оказывается разобщенным от верхней части лица, так что ребенок не видит, когда подносят к расширению соски пипетку с жидкостью.

Условными раздражителями была сладкая, кислая и обыкновенная вода.

Безусловным раздражителем было дуновение в лицо, производимое ритмичным нажатием на резиновый баллон через трубку над глазами ребенка. На дуновение возникает безусловный рефлекс в виде резкого мигания, отворачивания головы в сторону, вздоха и иногда общего беспокойства. Мигание является постоянным компонентом реакции.

Опыт производился всегда до кормления ребенка. Отставление длилось 2—3 секунды. Интервалы между сочетаниями длились от 1½ до 2 минут. Количество сочетаний в опыте было 5—7.

Для опытов мы взяли 5 детей следующего возраста (к началу опытов): 8 дней, 21 день и 2 месяца 15 дней.

Описание опытов

Для первой ориентировки работа была начала на старшем ребенке Ире Ф. (2 мес. 15 дней). Условным раздражителем у этого ребенка была обыкновенная вода. Оказалось, что в этом возрасте условный рефлекс на вкусовые раздражения может быть выработан у ребенка в течение одного опыта. Уже после 6 сочетаний мы получили хорошо выраженный условный рефлекс на воду в виде сильных, быстро следующих друг за другом ритмичных миганий.

Затем для разрешения вопроса, в каком возрасте впервые могут быть образованы условные рефлексы на вкусовые раздражения, мы взяли 4 детей в возможно более раннем возрасте (от 8 до 21 дня).

Остановимся подробнее на одном ребенке — Лене, у которого были получены наиболее тонкие дифференцировки. С ним мы начали работать на 21-м дне жизни. Условным раздражителем была обыкновенная вода. Первые 3 опыта ребенок остается индифферентным к воде, а начиная с 4-го опыта — на 26-й день — после 27-го сочетания начинают появляться первые признаки условного рефлекса в виде одиночных миганий при введении воды в рот, а в опыте № 10 (1 мес. 2 дня) — на 76-м сочетании — условный рефлекс становится хорошо выраженным и прочным.

Имея у Лени ранний прочный условный рефлекс, мы решили посмотреть, как в таком возрасте будет проходить процесс угасания условного рефлекса. Оказалось, что процесс угасания проходит так же, как и в более старшем возрасте, на 3—4-м месяце. Угашение условного рефлекса мы начали проводить на ребенке в возрасте 1 мес. 3 дней (опыт № 11); впервые мы наблюдали угасание после 9 неподкреплений, а окончательно условный рефлекс на воду оказался угашенным на 5-м опыте после 34 неподкреплений.

Для восстановления условного рефлекса пришлось сделать 43 сочетания — 5 опытов.

В возрасте 1 мес. 18 дней (опыт № 23) мы ввели дифференцировку — сладкую воду (5% раствор сахара) — и получили ее «с места». Дифференцировка оказалась прочной, но условный рефлекс после введения дифференцировки изменился: сделался непрочным, в некоторых опытах его совсем не было, иногда он проявлялся в виде одиночных миганий. Только около 2 месяцев условный рефлекс вновь укрепился, и стало возможным работать с дифференцировкой в каждом опыте.

В опыте № 38 (2 мес. 7 дней) ввели еще дифференцировку — соленую воду, раствор 0,6% NaCl. Вначале ребенок «с места» дифференцирует соленую воду от обыкновенной, затем реакция на соленую воду делается неустойчивой: то возникают мигания, то их нет, и, наконец, после 21 пробы (4 опыта) в 2 мес. 10 дней дифференцировка установилась: наряду с хорошо выраженной условной реакцией на обыкновенную воду в виде множественных миганий и прищуривания соленую воду, несмотря на, казалось бы, неприятный вкус, ребенок спокойно проглатывал, никакого беспокойства и миганий не возникало.

Таким образом, у Лени к 2 мес. 10 дням были получены уже две дифференцировки: на сладкую и на соленую воду.

В опыте № 42 (2 мес. 12 дней) мы ввели еще одну дифференцировку на кислую воду (20 капель лимонного сока на 100 см³ воды). Дифференцировку получили «с места», и она оставалась все время прочной.

И, наконец, в 2 мес. 14 дней (опыт № 44) мы испробовали в качестве дифференцировки горькую воду (14 капель 1/2% раствора хинина на 100 см³ воды). Несмотря на такую слабую концентрацию хинина, безусловная реакция на эту слегка горьковатую воду в виде общего беспокойства, сморщиваний, мигания и выталкивания воды изо рта была такая сильная, что продолжать работу с горечью мы не могли. Что же касается сладкого, соленого и кислого, то все эти дифференцировки можно было испытывать в одном опыте, и при всех этих пробах ребенок, проглатывая всю жидкость, остается абсолютно спокойным, а на условный раздражитель (обыкновенную воду) реагирует беспокойством, отворачивает голову, множественно мигает и выталкивает воду изо рта (см. таблицу).

1. Опыт № 45. Леня, 2 мес. 15 дней. Условный раздражитель — вода

Порядковый номер раздражений	Раздражитель	Время действия раздражителя в секундах	Перерыв	Реакция на условный раздражитель и поведение в перерыве	Время действия безусловного раздражителя в секундах	Реакция на безусловный раздражитель
235	Вода	3		Сильно краснеет, крихтит, беспокойно вращает головой и быстро множественно мигает Спокоен	8	Беспокоится, крихтит, вращает головой и множественно мигает
11	Кислая вода (диф.)	8	1 мин. 30 сек.	Совершенно спокойно сосет и не мигает (дифференцирует) Спокоен	—	Не подкреплён
236	Вода	4	1 » 00 »	Сильно беспокоится, вращает головой и множественно мигает Спокоен	7	Множественно мигает, сильно беспокоится
25	Соленая вода (диф.)	8	1 » 10 »	Совершенно спокойно сосет и не мигает (дифференцирует) Спокоен	—	Не подкреплён
237	Вода	3	1 » 00 »	Беспокойно вращает головой и быстро несколько раз подряд мигает Спокоен	9	Резко множественно мигает и беспокоится
7	Сладкая вода (диф.)	8	1 » 50 »	Совершенно спокойно сосет и не мигает (дифференцирует) Спокоен	—	Не подкреплён
238	Вода	3	—	Сильно беспокоится, недовольно крихтит и множественно мигает	7	Беспокоится, вращает головой и быстро множественно мигает

В дальнейшем мы приступили к выработке более тонких дифференцировок, т. е. к выяснению, какой минимальный насыщенности растворы сахара, соли и кислоты дифференцирует ребенок.

Начали мы эти опыты, когда ребенку было 2 мес. 18 дней. Прежде всего мы испробовали 5% раствор сахара: ребенок остается совершенно спокойным и не мигает, т. е. дифференцирует. Постепенно в течение нескольких опытов мы снижали процентное содержание сахара в воде и следили, где окажется граница дифференцирования сладкой воды от обыкновенной. Совершенно определенно выяснилось, что ребенок начинает переставать различать при содержании 1,2 г сахара в 100 см³ воды, а 1% раствор совершенно не различается.

Затем с 2 мес. 23 дней мы стали выяснять, какой минимальный раствор соли различает ребенок. Мы начали с 0,6% раствора NaCl. Соленую воду этой концентрации ребенок пьет совершенно спокойно: не беспокоится и не мигает, т. е. дифференцирует. Постепенно, в течение нескольких опытов, мы стали снижать концентрацию соли. До 0,4% раствора дифференцировка была прочной, при вливании 0,3% раствора иногда возникает условный рефлекс в виде множественных миганий, а 0,2% раствор ребенок совершенно не дифференцирует и ведет себя точно так же, как и при действии обыкновенной воды, — беспокоится и мигает.

Далее мы перешли к уточнению различаемых ребенком кислых растворов. Начали мы пробу с разведения 24 капель натурального лимонного сока в 100 см³ воды, постепенно уменьшая число капель. В результате мы установили, что кислую воду с разведением 20 капель лимонного сока в 100 см³ воды ребенок еще различает от обыкновенной воды, а начиная с разведения 16 капель, уже не дифференцирует: каждый раз при попадании в рот кислой воды такой концентрации ребенок сильно беспокоится и так же резко мигает, как и при вливании обыкновенной воды (условный раздражитель).

После этих опытов мы решили испытать, дифференцирует ли ребенок укропную и ромашковую воду от обыкновенной воды. После 8 опытов (46 проб) такой дифференцировки выработать не удалось. Укропная и ромашковая вода вызывала такой же сильный условный рефлекс, как и обыкновенная вода. Тогда мы стали делать ромашковую воду или сладкой, или кислой, или соленой. В таком случае ребенок отчетливо дифференцировал ее от обыкновенной и просто ромашковой воды.

После этого в 3 мес. 13 дней мы перешли к угашению условного рефлекса на воду с той целью, чтобы выработать у Лени условный рефлекс на другое какое-либо вкусовое раздражение. Впервые мы наблюдали угасание при 11-м неподкреплении, а окончательно угас условный рефлекс на этот раз в 3-м опыте после 28 неподкреплений.

С 3 мес. 18 дней мы приступили к выработке условного рефлекса на кислую воду, т. е. на тот раздражитель, который при работе с водой был дифференцировочным. Кислая вода получалась прибавлением 24 капель лимонного сока к 100 см³ воды. Уже с 9-го сочетания на этот раздражитель нам удалось получить хорошо выраженный условный рефлекс, и через 4 дня мы перешли к дифференцировкам. Сначала мы дали сладкую (5%) воду — ее ребенок стал дифференцировать «с места», т. е. каждый раз спокойно, не мигая, ее высасывать, в то время как при действии кислой воды (условный раздражитель) он резко беспокоился и мигал.

В следующем опыте (3 мес. 23 дня) мы стали в качестве дифференцировочного раздражителя применять соленую воду; в течение нескольких опытов ребенок не дифференцирует и реагирует на соленую воду так же, как и на кислую, беспокойством и миганием, но постепенно из опыта в опыт беспокойство и мигание при действии соленой воды возникают все реже, и, наконец, через 4 опыта, с 18-й пробы (3 мес. 28 дней), ребенок прочно дифференцирует и уже совершенно спокойно сосет соленую воду.

Мы пробовали в одном опыте обе дифференцировки от кислого — и сладкое, и соленое, и в этом случае обе дифференцировки были прочными. После этого (с 4 месяцев) в качестве дифференцировки мы испытали обыкновенную воду, т. е. тот раздражитель, который не-

давно был условным. Несмотря на то, что в течение 14 опытов мы 62 раза пробовали эту дифференцировку, все же прочной нам ее сделать не удалось: ребенок то дифференцирует — спокойно пьет чистую воду, то дает полную картину условного рефлекса.

На этом опыты с Леней были прекращены. Через 14 дней был поставлен опыт для проверки, сохранился ли у него условный рефлекс на кислое, — оказалось, что он сохранился в полной мере.

У другого ребенка Любы, такого же возраста, как Ленья (21 день), мы применили в качестве условного раздражителя также обыкновенную воду. Условный рефлекс выработался у Любы после 64 сочетаний (опыт № 9) в возрасте 1 мес. 2 дней. До опыта № 33 мы работали только с условным рефлексом, так как хотя условный рефлекс и был хорошо выражен, но долго оставался непрочным.

Когда Любе было 1 мес. 29 дней (опыт № 33), мы ввели дифференцировочный раздражитель — сладкую воду (5% раствор сахара). У Лени мы эту дифференцировку получили «с места», у Любы же пришлось ее долго вырабатывать. Первое время введение ее разрушительно действовало на условный рефлекс, приходилось его заново восстанавливать. Впервые дифференцировка выработалась в 2 мес. 9 дней (опыт № 40), после 37 проб, но долгое время была непрочной. В 2 мес. 21 день мы начали вырабатывать дифференцировку на соленую воду и получили ее «с места», в то время как у Лени ее пришлось вырабатывать. В 2 мес. 23 дня начали вырабатывать дифференцировку на кислую воду и получили ее в течение одного опыта. У Лени она получилась «с места».

Что касается выяснения того, какой минимальной концентрации растворы Люба различает, то нам удалось это выяснить только относительно сладкого: 2,5% раствор сахара Люба еще хорошо дифференцирует, а 2% раствор не дифференцирует. Мы работали с дифференцировкой на 2% раствор сахара в течение 15 опытов (до 3 мес. 27 дней); пробовали 50 раз дифференцировку, но выработать ее не смогли. Ленья же перестает различать сладкое только с 1,2% раствора. На этом опыты с Любой пришлось прекратить, так как она заболела.

Для выяснения наиболее ранней возрастной границы появления условного рефлекса мы начали работать с совсем маленькими детьми: Людой (8 дней) и Тамарой (13 дней). У Люды вырабатывался условный рефлекс на обыкновенную воду, а у Тамары на сладкую воду; у обеих условный рефлекс выработался в начале 2-го месяца жизни: у Люды — в 1 мес. 7 дней через 27 опытов, на 141-м сочетании, у Тамары — в 1 мес. 9 дней через 20 опытов, на 209-м сочетании. У Лени мы начали вырабатывать условный рефлекс с 21-го дня и получили его в 10-м опыте, на 76-м сочетании, а у Любы — в 9-м опыте, на 64-м сочетании. Таким образом, у ребенка возрастная граница выработки условного рефлекса на вкусовые раздражения находится, очевидно, на первой декаде 2-го месяца жизни.

Подводя итоги, отметим следующее.

1. Условный рефлекс на вкусовые раздражения можно выработать у ребенка к началу 2-го месяца жизни.

2. Угашение условного рефлекса на возрастной границе его появления, в данном случае на первой декаде 2-го месяца жизни, протекает так же, как и в более старшем возрасте.

3. Дифференцировки вкусовых раздражений отмечаются у ребенка во второй половине 2-го месяца.

4. Дифференцировки вкусовых раздражений могут требовать выработки, но могут образоваться «с места» и так удерживаться.

5. У ребенка вырабатывается дифференцирование сладкой, соленой и кислой воды от обыкновенной и сладкой, соленой и обыкновенной воды от кислой.

6. Анализ вкусовых раздражений у ребенка в этом возрасте возможен в следующих пределах: некоторые дети могут дифференцировать от обыкновенной воды 1—2% раствор сахара, 0,3% раствор соли и раствор 20 капель лимонного сока в 100 см³ обыкновенной воды.

CONDITIONED REFLEXES TO GUSTATORY STIMULI IN INFANTS

C. P. Nemanova

Laboratory of Higher Nervous Activity (Head —
N. L. Figurin) at the Chair of Physiology (Head —
Prof. A. G. Ginezinsky) of the Pediatric Medical
Institute, Leningrad

1. Conditioned reflexes to gustatory stimuli can be worked out in babies from the beginning of the second life-month.

2. At the age-limit of development of the conditioned reflex (1st decade of the 2nd life-month, in the present case), its extinction proceeds in the same way as in later age.

3. Differentiation of taste stimuli can be noted in babies in the later half of the second month.

4. Differentiation of taste stimuli may require elaboration, but it can also be manifested «from the start» and further persist.

5. In the infant differentiation is developed for sweet, salted or acid water and ordinary water, and for sweet, salted or ordinary water and acid water.

6. The analysis of gustatory stimuli in babies of the above-stated age is possible within the following limits: some children are capable of differentiating ordinary water from a 1—2% sugar solution, a 0.3% salt solution or a solution of 20 drops of lemon juice in 100 c. c. of water.

К ВОПРОСУ О КАЧЕСТВЕННОМ СОСТАВЕ СЛЮНЫ У ДЕТЕЙ¹

В. В. Петрова и Н. Р. Шастин

Из I клиники детских болезней (зав.—проф.
Н. И. Красногорский) I Ленинградского медицин-
ского института им. акад. И. П. Павлова

Поступила в редакцию 13.XII.1939 г.

Вопрос о содержании общего и остаточного азота в слюне детей, а также о резервной щелочности детской слюны до сих пор остается открытым. Имеющиеся исследования касаются преимущественно слюны взрослого человека.

В настоящей работе сообщаются результаты наших исследований содержания общего и остаточного азота в паротидной и субмаксиллярной слюне детей и ее резервной щелочности.

ЛИТЕРАТУРНЫЕ ДАННЫЕ

А. Общий азот. У взрослых людей в смешанной слюне, полученной путем отсасывания изо рта, Fantl u. Weinmann обнаружили по одним данным 44,24—48,72 мг%/о общего азота (сообщение I, табл. 3) и по другим — 18,6—75,5 мг%/о (сообщение II, табл. 1 и 3).

Vramkamp нашел, что количество белкового азота в слюне из околоушных желез человека зависит от скорости секреции: при количестве слюны в 0,5 см³ в 1 минуту белковый азот составлял 11 мг%/о, а при 2 см³ слюны в 1 минуту — 58 мг%/о. Как возбудители секреции применялись следующие раздражители: парафин, лимон, 1% лимонная и виннокаменная кислоты.

По данным Овчинникова, в полученной натошак часовой порции слюны околоушных желез желудочно-кишечных больных содержание белка равнялось 35—103 мг%/о. В слюне, полученной за 15 минут при кормлении клюквой (25 г), содержание белка колебалось у различных групп больных от 95 до 194 мг%/о, а в слюне при кормлении сухарями (20 г сухарей в течение 15 минут) — от 97 до 181 мг%/о.

Овчинников, Щеглова и Шаталова нашли, что в паротидной слюне, взятой натошак у больных с различной кислотностью желудочного сока, содержание общего азота колебалось от 95 до 121 мг%/о. В слюне (за 15 минут) при кормлении клюквой было найдено 38—157 мг%/о азота. В слюне при 15-минутном кормлении сухарями — 71—141 мг%/о азота.

По данным Забиякиной, содержание азота в паротидной слюне у детей равнялось 0,83 мг%/о.

Б. Остаточный азот. Updegraff and Lewis, исследуя смешанную слюну здоровых людей, отделяющуюся при жевании парафина, нашли, что содержание безбелкового азота равняется в среднем 13,2 мг%/о (8,2—20,3 мг%/о); содержание же его в крови равнялось в среднем 35,5 мг%/о. Но если в суммарной таблице авторов сложить цифры, определяющие отдельное содержание в слюне мочевины с аммиаком, мочевой кислоты и остального безбелкового азота, то мы получим в среднем 15,3 мг%/о (7,3—29,9 мг%/о).

Morris and Jersey в смешанной слюне человека (при спонтанной секреции) исследовали мочевину, мочевую кислоту, креатинин и аминокислоты. Если сложить полученные ими цифровые данные, мы получаем величины, близкие к содержанию остаточного азота: 17,69—39,82 мг%/о.

Fantl und Weinmann определяют содержание остаточного азота в смешанной спонтанной слюне в пределах 4,2—25,1 мг%/о, если учесть данные, помещенные во всех таблицах этих авторов.

Поспелов и Кулеша исследовали остаточный азот в крови и в смешанной слюне по микрометоду Bang, т. е. по тому же методу, каким пользовались и мы в своей работе. У больных с различными заболеваниями (малярия, порок сердца, язва желудка, гепатит, туберкулез, гипертония и т. д.) остаточный азот в крови составлял

¹ Доложено на конференции клиники в 1937 г.

32—62 мг⁰/о, а в слюне — 16—60 мг⁰/о. У некоторых из этих больных содержание остаточного азота в крови было выше нормы; поэтому данные этих авторов не могут быть положены в основу определения нормальных величин остаточного азота в смешанной слюне у здоровых людей.

Имеются в литературе многочисленные данные о содержании мочевины в смешанной слюне человека (Gad Andresen, Hench a. Aldrich, Schmidz, Landsberg, Simmel u. Küntschner, Vldesco, Gosmann, Mayr, Barnet a. Bramkamp, Maupetit, Morris a. Jersey, Updegraff a. Lewis, Кутырин и Кононова, Зюков), но только в двух работах мы нашли указания о содержании мочевины в слюне из околоушных слюнных желез человека. Так, Barnet a. Bramkamp отметили, что в паротидной слюне, отделяющейся при раздражении растворами виннокислотной кислоты (0,05—0,5%), содержится в среднем 22,1—29,3 мг⁰/о мочевины. Позднее Bramkamp нашел в паротидной слюне 8—16 мг⁰/о мочевины, а в крови — 13—22 мг⁰/о.

У нормальных детей содержание мочевины в смешанной слюне изучали Calvin a. Isaacs, Falkenheim, Schlutz a. Ziegler.

В. Резервная щелочность. Нам известна только работа Hubbell, в которой приведены данные о резервной щелочности смешанной слюны у детей школьного возраста. Автор нашел, что в крови у детей, не имеющих кариеса зубов, содержится в среднем 52,8 см³ СО₂ на 100 см³ крови, а в слюне — в среднем 31 см³ (колебания от 20 до 45,9 см³). В слюне у детей с кариесом зубов резервная щелочность была ниже, а именно: 21,6 см³ (колебания от 8,3 до 50,9). В крови же у этих детей резервная щелочность равнялась 53 об⁰/о СО₂.

Методика

Наши исследования произведены в основном на нормальных детях, только у одного ребенка была истерия. Для исследования мы пользовались методикой, разработанной в клинике проф. Красногорского. Слюна бралась натошак непосредственно из околоушной или подчелюстных слюнных желез с помощью серебряной камеры, прикреплявшейся к слизистой оболочке рта в области выводного протока железы при помощи отрицательного давления. Паротидной слюной мы называем чистую слюну из околоушной слюнной железы, а под субмаксиллярной слюной мы понимаем смешанную слюну из подчелюстных и подъязычных слюнных желез. Спонтанная слюна собиралась без применения специальных раздражителей. В качестве раздражителей безусловной секреции слюнных желез применялись следующие вещества: 0,5% лимонная кислота — 30 см³, засахаренная клюква, хлеб, брюква, шоколад — по 20 г. Указанное количество пищи ребенок съедал в течение 3 минут при условии жевания пищи на той стороне рта, где был прикреплен аппарат для собирания слюны. Слюна собиралась в измерительный цилиндр с делениями до 0,1 см³ в течение 3 минут. Общий и остаточный азот исследовались по микрометоду Kjeldahl с небольшим видоизменением в осаждении белков слюны (смесь уксусной и трихлоруксусной кислоты). Резервная щелочность исследовалась по методу van Slyke, мочевины — по методу Hench a. Aldrich. Каждое определение азота или резервной щелочности производилось многократно, в среднем не менее 5 раз.

Экспериментальные данные

Как видно из табл. 1, в которой приведены данные о секреции слюны при различных пищевых раздражениях, содержание общего и остаточного азота зависит прежде всего от количества выделяемой слюны на те или другие раздражители. Например, наибольшее содержание общего азота было в слюне при еде клюквы (от 100,74 мг⁰/о до 134 мг⁰/о), а наименьшее — при раздражении лимонной кислотой (61,58—104 мг⁰/о). Такая же закономерность наблюдалась в содержании остаточного азота. Интересно отметить, что содержание остаточного азота в паротидной слюне при еде клюквы было выше по сравнению с остаточным азотом в крови, именно: в крови содержание остаточного азота равнялось 21,1—31,2 мг⁰/о, а в слюне у этих же детей — 35,2—54,7 мг⁰/о.

Как правило, слюна при еде клюквы была более концентрирована, чем слюна при раздражении лимонной кислотой. Ребенок М. В., 11 лет, является как бы исключением из этого правила. Качественный состав слюны у этого ребенка почти одинаков при раздражении клюквой и лимонной кислотой. Но оказывается, что у данного

Таблица 1 / (в таблице даны средние данные из нескольких определений)

Инициалы испытуемых	Возраст в годах	Количество слюны (в см ³) из gl. parotis в течение 3 мин.	Общий азот в слюне в мг ⁰ /о	Остаточный азот в слюне в мг ⁰ /о	Мочевина в слюне в мг ⁰ /о	Остаточный азот в крови в мг ⁰ /о
Клюква						
В. Л.	5	5,3	—	45,2	28,0	—
Л. К.	8	6,5	—	40,67	30,8	—
Г. К.	7	6,0	—	39,9	31,0	—
Л. О.	10	5,7	123,0	42,7	30,0	29,9
Н. Л.	9	7,1	—	37,2	28,0	21,1
В. К.	10	7,1	100,74	56,53	35,34	29,1
М. В.	11	2,6	—	35,2	—	28,9
Н. К.	11	7,0	114,0	61,9	32	—
Р. М.	15	9,8	134,0	54,7	34	31,2
К. Ч.	16	5,7	—	50,7	32,6	29,6
Шоколад						
М. В.	11	3,7	85,4	36,4	—	28,9
Л. О.	10	6,3	—	43,3	—	29,9
В. К.	10	6,1	106,3	56,3	37	29,1
Лимонная кислота						
В. Л.	5	—	66,8	17,0	—	—
Л. О.	10	3,9	68,2	34,1	—	29,9
В. К.	10	3,1	94,49	38,7	—	29,1
М. В.	11	2,4	61,58	37,9	—	28,9
Н. К.	11	1,2	104,0	57,6	—	—
К. Ч.	16	3,8	73,96	33,9	—	29,6

ребенка и количество слюны на эти раздражения также одинаково [2,6 см³ (клюква) и 2,4 см³ (лимонная кислота)].

У некоторых детей можно отметить малую реактивность слюнных желез в смысле концентрации слюны. Ярким примером этого является Н. К., 11 лет. Несмотря на большие количественные различия в слюне (1,2 см³ слюны на лимонную кислоту и 7 см³ на клюкву), качественные различия были невелики (общий азот—104 и 114 мг⁰/о, остаточный азот—57,6 и 61,9 мг⁰/о).

Так как определение остаточного азота в слюне применяется в клинике для решения вопроса о задержке мочевины в организме, то из наших данных необходимо сделать вывод, что сама методика собирания слюны (смешанная или паротидная слюна, различные возбудители секреции, различное время собирания слюны) должна быть, несомненно, учтена.

Кроме содержания азотистых веществ, мы исследовали также и резервную щелочность слюны по методу van Slyke. Ниже приводятся средние данные (табл. 2).

Таблица 2. Резервная щелочность слюны детей (средние данные)

Раздражитель	Щелочный резерв в об ⁰ /о СО ₂	Количество исследованных детей
Клюква	84,4—100,9	10
Шоколад	72,9—110,9	4
Хлеб и булка	59,5—82,5	4
Печенье	48,0—71,1	3
Брюква	41,2—46,1	4
Лимонная кислота	29,6—48,1	4

Как мы видим, в слюне на клюкву и шоколад щелочной резерв выше, чем в слюне на лимонную кислоту. Здесь опять выступает значение интенсивности работы слюнных желез.

Махтингер и Федоров показали, что с увеличением силы раздражителя, наряду с увеличением слюноотделения, повышается содержание в слюне детей сухого остатка амилазы.

Мы не ставили специальных наблюдений для решения вопроса о специфичности пищевых раздражителей в отношении качественного состава слюны. В наших исследованиях на первое место выступает значение интенсивности работы слюнных желез.

Бирюков не нашел большой разницы в химическом составе слюны (органические вещества и зола) при действии различных раздражающих веществ, как это установлено у собак. Бирюков также не наблюдал зависимости содержания амилазы в слюне от характера самого раздражителя слюноотделения. Содержание сухого остатка и амилазы в слюне более или менее одинаково в слюне на пищевые и отвергаемые вещества (Махтингер и Федоров).

Все эти факты, конечно, не исключают и специфического действия различных возбудителей слюноотделения. Специальные опыты Гольдфельд показали, что также и у детей специфичность пищевых раздражителей влияет на качественный состав слюны. В ее опытах при одинаковой интенсивности работы железы слюна на бисквит содержала больше амилазы, чем слюна на лимонную кислоту.

Мы исследовали также качественный состав слюны при гиперфункции слюнных желез. У ребенка М., 14 лет, с хроническим опуханием обеих околоушных слюнных желез было получено из правой околоушной железы 18,5—20,5 см³ слюны на 20 г клюквы в течение 3 минут и 13,5 см³ слюны на 30 см³ 0,5% раствора лимонной кислоты. Содержание общего азота в слюне на клюкву равнялось 90—110 мг%, а в слюне на лимонную кислоту — 84—100 мг%. Резервная щелочность — 110,97 об% СО₂ в слюне на клюкву и 74,8—78,6 — в слюне на лимонную кислоту.

В табл. 3 представлены данные о качественном составе спонтанной слюны, которая выделяется из слюнных желез без применения каких-либо раздражителей.

Таблица 3

Инициалы испытуемых	Возраст в годах	Количество слюны (в см ³) за 30 минут	Общий азот в мг%	Остаточный азот в мг%	Резервная щелочность в об% СО ₂
Н. М.	15	5,0	93,4	52,1	9,9
Н. М.	15	4,0	96,3	48,0	9,9
А. М.	14	4,2	110,04	68,04	9,9
В. К.	10	3,3	69,48	46,1	—
И. М.	11	4,8	79,8	—	20,2
К. Ч.	15	6,5	71,12	—	10,7

Как видно из таблицы, спонтанная слюна характеризуется весьма низкой резервной щелочностью (9,9—20,2) и относительно высоким содержанием общего и остаточного азота.

В табл. 4 приведены данные о качественном составе слюны различных слюнных желез у одного и того же ребенка.

Как видно из таблицы, слюна из подчелюстных желез содержит меньше общего и остаточного азота и имеет меньшую резервную щелочность, чем слюна из околоушных слюнных желез. Махтингер

Таблица 4.

Количество слюны (в см ³) на 30 см ³ 0,5% раствора лимонной кислоты	Общий азот в мг%	Остаточный азот в мг%	Резервная щелочность в об% CO ₂	Слюнная железа
6,8	29,95	15,79	} 22,3	Gl. submaxillaris
7,4	30,9	18,68		
7,0	26,32	15,79		
3,3	55,27	36,58	} 47,1	Gl. parotis
3,4	51,05	40,7		
3,7	56,61	40,53		

и Федоров показали, что субмаксиллярная слюна содержит значительно меньше органических веществ и амилазы, чем паротидная слюна.

Выводы

1. Сильные пищевые раздражители (клюква, шоколад) вызывают отделение более концентрированной слюны, чем слабые раздражители (лимонная кислота). При увеличении интенсивности работы слюнных желез повышается содержание в слюне и плотных веществ.

2. Содержание общего азота в паротидной слюне детей, отделяющейся при еде клюквы, составляет 100,74—134 мг%, а содержание остаточного азота—35,2—61,9 мг%. В паротидной слюне, отделяющейся на лимонную кислоту, получены более низкие цифры: для общего азота—61,58—104 мг% и для остаточного азота—17—57,6 мг%.

3. Содержание остаточного азота в паротидной слюне при еде клюквы выше, чем в крови.

4. Резервная щелочность в паротидной слюне наиболее высока в слюне при еде клюквы: 84,4—110,9 об% CO₂. Затем следует слюна при еде шоколада (72,9—110,9), хлеба (58,5—82,5), брюквы (41,2—46,1) и лимонной кислоты (29,6—48,1).

5. Спонтанная слюна из околоушной железы имеет очень низкую резервную щелочность (9,9), и в ней отмечается сравнительно высокое содержание общего и остаточного азота.

6. Слюна из подчелюстных слюнных желез у детей менее концентрирована по сравнению с паротидной слюной. Содержание общего и остаточного азота, а также резервная щелочность в субмаксиллярной слюне приблизительно в 2 раза меньше, чем в паротидной слюне.

7. Методика собирания слюны (смешанная или паротидная слюна, различные раздражители секрции, различная продолжительность собирания слюны) влияет на качественный состав слюны. Поэтому особенности методики должны строго учитываться при определении качественного состава слюны в нормальных и патологических условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Бирюков, Безусл. слюнн. рефлекс человека, Ростов н/Д, 1935.—Гольдфельд, цит. по Krasnogorski.—Забякина, цит. по Krasnogorski.—Зюков, Русск. клин., 403, 1925.—Красногорский, Развитие учения о физиолог. деятельности мозга у детей, Биомедгиз, 1935.—Кутырин и Кононова, Клин. мед., № 5, 190, 1924.—Махтингер, Тр. 2-го Всес. съезда физиологов, 1926.—Махтингер и Федоров, Арх. биол. н., 34, 587, 1934.—Махтингер, О концентр. водородн. ионов в слюне у детей,

Докл. в О-ве дет. врач. в Ленинграде, 9.V.1928.—Махтингер, Секреция слюны. желез у детей, дисс., рукопись.—Овчинников, Терап. арх., 12, вып. 5, 9, 1934.—Овчинников, Щеглова и Шаталова, Терап. арх., 13, вып. 1, 25, 1935.—Поспелова и Кулеша, Врач. газ., 750, 1926.—Andresen Gad, Bioch., Zschr., 116, 266, 1921.—Barnett a. Bramkamp, Proc. Soc. exp. biol. a med., 27, 118, 1929.—1930.—Bramkamp R., J. biol. chem., 114, 369, 1936.—Calvin a. Isaacs, Amer. j. diseases. childr., No. 1, 1925.—Falkenheim, Zschr. Kinderheilk., 41, 530, 1926.—Fantl u. Weinmann, Bioch. Zschr., 281, 37, 1935.—Gosmann, Dtsch. Arch. klin. Mediz., 162, 108, 1928.—Hench a. Aldrich, J. Amer. med. assoc., 79, 1409, 1922.—Hench a. Aldrich, J. Amer. med. assoc., 81, 1997, 1923.—Hubbell, Amer. j. physiol., 105, 436, 1933.—Krasnogorski, Erg. d. inn. Mediz. u. Kinderheilk., 39, 613, 1931.—Landsberg, Klin. Wschr., Nr. 7, 306, 1923.—Maupetit, C. r. Soc. biol., 109, 874, 1932.—Mayr, Klin. Wschr., Nr. 27, 1257, 1931.—Morris a. Jersey, J. biol. chem., 56, 31, 1923.—Schlutz a. Ziegler, Amer. j. diseases. childr., 31, 520, 1926.—Schmidz, J. labor. a. clin. medic., 8, 78, 1922.—Simmel u. Küntschner, Dtsch. mediz. Wschr., Nr. 46, 1909, 1925.—Updegraff a. Lewis, J. biol. chem., 61, 633, 1924.—Vladesco, C. r. Soc. biol., 99, 434, 1928.

ÜBER DIE QUALITATIVE ZUSAMMENSETZUNG DES SPEICHEL BEI KINDERN

W. W. Petrowa und N. R. Schastin

Aus der 1. Kinderklinik (Dir.: Prof. N. I. Krasnogorsky) des 1. Medizinischen I. P. Pawlow-Instituts, Leningrad

1. Starke Nahrungs-Reize (Moosbeeren, Schokolade) bewirken die Sekretion von konzentrierterem Speichel als schwache Reize (Citronensäure). Bei gesteigerter Intensität der Speicheldrüsenfunktion nimmt der Gehalt des Speichels an Trockensubstanz zu.

2. Der Gesamtstickstoff-Gehalt des bei Kindern beim Essen von Moosbeeren abgesonderten Parotisspeichels beträgt 100,74—134 mg%, der Reststickstoffgehalt — 35,2—61,9 mg%.

Im Parotisspeichel, dessen Sekretion durch Citronensäure ausgelöst war, wurden niedrigere Werte gefunden, und zwar, 61,58—104 mg% Gesamt-N und 17,0—57,6 mg% Rest-N.

3. Beim Genuss von Moosbeeren ist der Rest-N-Gehalt im Parotisspeichel höher als im Blut.

4. Die Alkali-Reserve des Parotis-Speichels erreicht die höchsten Werte beim Genuss von Moosbeeren (84,4—110,9 Vol.% CO₂). Dann folgt der Speichel beim Genuss von Schokolade (72,9—110,9), von Brot (58,5—82,5), von Rüben (41,2—46,1) und von Citronensäure (29,6—48,1).

5. Spontan sezernierter Parotisspeichel weist eine sehr geringe Alkali-Reserve (9,9) auf und hat einen relativ hohen Gehalt an Gesamt- und Rest-Stickstoff.

6. Der Submaxillarspeichel von Kindern ist weniger konzentriert als der Parotisspeichel. Der Gehalt an Gesamt- und Rest-N, sowie die Alkali-Reserve im Submaxillarspeichel ist etwa um die Hälfte geringer als im Parotisspeichel.

7. Die Methodik des Speichelsammelns (gemischter oder Parotisspeichel, Art der Sekretionsreize, verschiedene Dauer des Speichelsammelns) beeinflusst die qualitative Zusammensetzung des Speichels. Den methodischen Verhältnissen muss daher bei Bestimmungen der qualitativen Speichel-Zusammensetzung unter normalen und pathologischen Bedingungen streng Rechnung getragen werden.

СЛЮННЫЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ У ОБЕЗЬЯН¹*В. Я. Кряжев*Из Субтропического филиала ВИЭМ
Сухуми

Поступила в редакцию 17.VIII.1939 г.

Исключительная трудность свободного обращения с обезьянами являлась основным препятствием для изучения высшей нервной деятельности их по классическому методу условных рефлексов. Необходима была какая-то особая форма иммобилизации обезьян для того, чтобы можно было с ними работать. Нам удалось сконструировать особый иммобилизационный станок, в котором обезьяна занимает наиболее выгодное биологическое положение (в зависимости от вида — поза сидения или стояния). При помещении обезьяны в станок снаружи находятся только голова и передние конечности (руки), которыми обезьяна может свободно манипулировать.

Станок представляет собой пирамидальной формы ящик с расширенным основанием (рис. 1). Его пол (а) вставной, а потолок (b) — автоматически открывающийся. В потолке имеется отверстие (с) для головы. Расстояние между полом и потолком находится в соответствии с величиной обезьяны и может регулироваться вторым

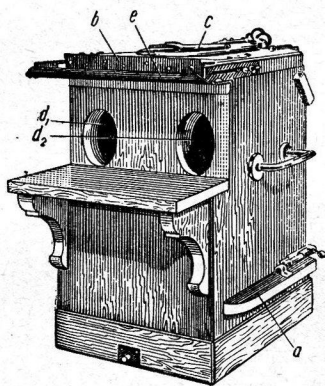


Рис. 1. Иммобилизационный станок для изучения условных и безусловных слюнных рефлексов у обезьян

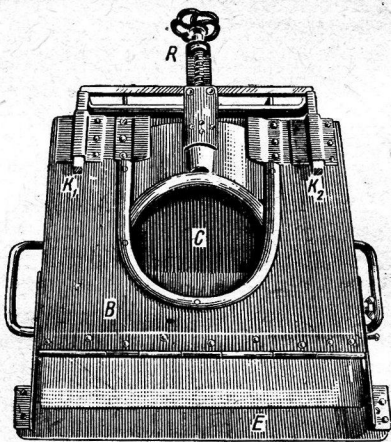


Рис. 2. Автоматический потолок иммобилизационного станка для обезьян

полом. Это расстояние соответствует примерно расстоянию от плечевого пояса обезьяны до седалищных бугров. Благодаря этому сидящая в станке обезьяна не может встать, не может поместить в станок голову и вследствие этого не может сорвать слюнную боронку. Для верхних конечностей в передней стенке станка сделано два отверстия (d_1 , d_2). В эти отверстия обезьяна может просовывать

¹ Доложено в 1938 г. на научной конференции лаборатории условных рефлексов отдела органов чувств ВИЭМ (Москва) и на научной конференции Субтропического филиала ВИЭМ.

руки и свободно доставать ими пищу. Для того чтобы обезьяна не могла сорвать руками слюнную воронку, у передней стенки над отверстием для рук сделан особый регулятор (е). Этот регулятор может передвигаться и устанавливаться на таком расстоянии, что обезьяна может достать руками только лишь до своего рта. Потолок (В) устроен следующим образом (рис. 2): сверху находится отверстие для головы обезьяны (С), регулятор для рук (Е), запор потолка (К₁, К₂) и регулятор для отверстия головы (R). При помощи этого регулятора головное отверстие может увеличиваться или уменьшаться. Для посадки обезьяны в иммобилизационный станок имеется особая клетка. К этой клетке ставится в горизонтальном положении станок и запирается. После этого открывается люк в этой клетке, и обезьяна переходит в станок, просовывая в отверстие потолка голову, а руки — в отверстие передней стенки станка. Затем вставляется пол и станок ставится на подставку. После этого производится наклеивание слюнной воронки. Это возможно лишь при полной иммобилизации рта. Для этого с помощью съемной рукоятки на морду обезьяны надевают особую маску (рис. 3), фиксируемую на голове. После того как маска надета, обращение с обезьяной становится совершенно безопасным; вся остальная процедура с наклеиванием слюнной воронки производится так же просто, как и у собак, с помощью менделеевской замазки. Слюнная воронка сделана из резины; она удобна для наклеивания и очень практична. Слюна собирается в стеклянный баллончик, надеваемый на воронку. После наклеивания слюнной воронки маску снимают, и обезьяна свободно может есть даваемую ей пищу. На рис. 4 изображена подопытная обезьяна Братишка с наклеенной слюнной воронкой; в баллончике видна

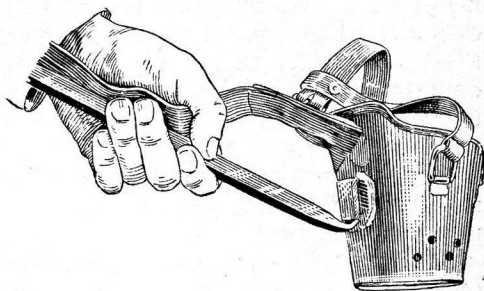


Рис. 3. Иммобилизационная маска для обезьян



Рис. 4. Опытная обезьяна павиан-гамадрил Братишка в иммобилизационном станке с наклеенным слюнным баллончиком

слюна. После окончания опытов обезьяну уносят в том же иммобилизационном станке в клетку. Из станка обезьяну выпускают через открывающийся автоматически потолок.

Операция выведения слюнного протока околоушной железы у обезьяны Братишки была произведена в 1936 г. акад. Л. А. Орбели и проф. А. В. Тонких.

Основной задачей нашего исследования являлось экспериментальное обоснование возможности применения на обезьянах (в условиях иммобилизации) условно-секреторного метода. Для этой цели

были поставлены опыты с выработкой у опытной обезьяны Братишки слюнного условного рефлекса. В первый день опыта (11.IV.1938) с трудом удалось посадить Братишку в имобилизационный станок. В станке обезьяна вела себя крайне возбужденно. Она грызла станок, металась, необычно кричала и совершенно ничего не ела; иногда обезьяна брала в руки пищу, например, сахар, подносила его ко рту, но затем с большой силой бросала сахар в сторону. Примерно через 20 минут после посадки обезьяна стала кусать сахар, однако, откусив немного, тутчас же с большой агрессивностью бросала сахар в сторону. У обезьяны во время опыта была одышка и дефекация. Через 30 минут опыт был прекращен и обезьяна была высажена.

На второй день опыта (14.IV) агрессия была уже значительно меньше: обезьяна иногда брала рукой пищу и ела; реже бросала пищу в сторону.

На третий день (15.IV) агрессия у обезьяны почти прекратилась. Обезьяна вела себя довольно спокойно: охотно принимала пищу и ела. В дальнейших опытах поведение обезьяны изменилось настолько, что она стала иногда самостоятельно из клетки заходить в станок и с жадностью ела даваемую ей пищу¹. После этого у Братишки стал вырабатываться на стук ударов метронома [120 в 1 минуту (М—120)] секреторный и двигательный условный рефлекс. Процедура выработки рефлекса была аналогична той, которая обычно применяется на собаках. Величина рефлекса измерялась каплями выделявшейся из протока слюны. Точно проследить скорость образования слюнного условного рефлекса пока не удалось, так как эти предварительные опыты велись одновременно с разработкой самой методики и с приучением обезьяны к станку. Удалось лишь предварительно отметить скорость образования двигательных компонентов условного рефлекса (в виде поворота головы в сторону кормушки, движения рук и потирания одной руки другой). Образование такого рода сложных двигательных условных реакций на стук ударов метронома (120) у Братишки наступило очень быстро. Приблизительно уже со 2-го сочетания наблюдалась ориентировочная реакция; примерно при 5—6-м сочетании наблюдалась условная двигательная реакция: при звуке метронома обезьяна повертывала голову в сторону кормушки, стучала по кормушке руками или манипулировала руками, производя потирание одной руки другой.

Через 3 недели удалось получить первые данные о характере слюнного условного рефлекса у обезьян. Как правило, латентный период двигательных компонентов был во много раз короче латентного периода секреции. При условном сигнале почти мгновенно появлялась общедвигательная реакция; затем обезьяна поворачивала голову в сторону кормушки, начинала стучать руками по кормушке, и лишь спустя 3—5, а иногда и 20 секунд после начала действия условного сигнала у обезьяны наступало слюноотделение (табл. 1).

Образованный условный слюноотделительный рефлекс был крайне лабильным. Размеры слюноотделения за равный промежуток изолированного действия условного раздражителя всегда резко колебались; рефлекс иногда совершенно исчезал при двигательном возбуждении обезьяны. Двигательные компоненты пищевого рефлекса (в виде поворота головы, манипуляции руками и т. п.) были более

¹ Однако полностью агрессия у обезьяны не исчезла. Эта агрессия удерживается и до настоящего времени, обнаруживаясь спорадически.

Таблица 1

Время	Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия условного раздражителя в секундах	Латентный период рефлекса в секундах	Величина рефлекса в каплях	Безусловный раздражитель	Примечание
Опыт 8.VI.1938 г.						
9 час. 30 мин.	M — 120	30	5	3	Мушмала	Через 1 секунду после начала условного сигнала потирает руки. Ест с жадностью
9 » 37 »	M — 120	60	17	5	То же	
9 » 42 »	M — 120	30	20	2	» »	
9 » 48 »	M — 120	5	20	0	» »	
9 » 55 »	M — 120	5	20	0	» »	
Опыт 10.VI.1938 г.						
8 час. 55 мин.	M — 120	60	15	3	Мушмала	Начала двигать руками через 1 секунду после дачи сигнала. Ест с жадностью
9 » 01 »	M — 120	5	—	0	То же	
9 » 07 »	M — 120	5	—	0	» »	
9 » 18 »	M — 120	60	20	2	» »	
9 » 18 »	M — 120	5	—	0	» »	
9 » 24 »	M — 120	60	10	3	» »	
Опыт 11.VI.1938 г.						
9 час. 00 мин.	M — 120	30	5	4	Мушмала и изюм	Движение руками сейчас же после дачи условного сигнала. Ест с жадностью. Большое слюноотделение в последствии
9 » 05 »	M — 120	60	10	5	То же	
9 » 12 »	M — 120	30	20	1	» »	
9 » 24 »	M — 120	5	—	0	» »	
9 » 30 »	M — 120	5	—	0	» »	

стабильны; однако и они иногда совершенно внезапно исчезали при агрессивном возбуждении обезьяны. Наблюдались вообще крайне резкие и совершенно внезапные переходы и переключения одного вида возбуждения в другое: пищевое возбуждение резко сменялось бурным двигательным возбуждением. Это особенно часто наблюдалось в тех случаях, когда, например, подкрепление условного сигнала отставлялось на более длительный срок (табл. 2).

Очень часто при безусловном раздражении наблюдалась негативная двигательная пищевая реакция с внезапной агрессивностью в конце: вместо того чтобы брать пищу, обезьяна отворачивалась в сторону; но стоило экспериментатору взять пищу обратно, как обезьяна мгновенно хваталась за кормушку и начинала ее грызть или схватывала пищу, откусывала и бросала ее в сторону. Что же касается образования дифференцировки (табл. 2), вырабатывавшейся на стук метронома [60 ударов в минуту (M—60)], то в первые опытные дни наблюдалась лишь генерализованная реакция; вслед за этим появлялась дифференцировка, затем вновь наблюдался срыв дифференцировки и т. д.

На основании описанных фактов можно сделать следующие предварительные выводы.

1. Классический метод условных рефлексов, разработанный на собаках, вполне пригоден для работы на обезьянах при соответствующей иммобилизации последних.

Таблица 2

Время		Условный раздражитель	Продолжительность изолированного действия условного раздражителя в секундах	Латентный период рефлекса в секундах	Величина рефлекса в каплях	Безусловный раздражитель	Примечание
Опыт 15.VI.1938 г.							
9 час.	51 мин.	М — 120	60	11	2	Мушмала	Ест хорошо
9 »	57 »	М — 120	5	—	0	То же	Агрессивна, грызет станок, кричит
10 »	03 »	М — 120	5	—	0	» »	
10 »	09 »	М — 120	30	—	0	» »	
10 »	15 »	М — 60	30	—	0	» »	
10 »	19 »	М — 120	30	15	1	—	
Опыт 22.VI.1938 г.							
9 час.	44 мин.	М — 120	5	—	0	Мушмала	Агрессивна, при изолированном действии положительно-го условного сигнала мечется, грызет станок
9 »	49 »	М — 120	30	15	1	То же	
9 »	55 »	М — 60	30	—	0	—	
10 »	00 »	М — 120	30	—	0	Мушмала	
10 »	05 »	М — 120	5	—	0	То же	

2. Образующиеся у обезьян слюнные условные рефлексы, очевидно, крайне лабильны, легко тормозимы при всяком двигательном возбуждении.

3. Двигательные компоненты слюнного условного рефлекса более стабильны и образуются значительно быстрее, чем слюноотделительный рефлекс.

4. Двигательный условный рефлекс у обезьян нередко имеет негативный характер, причем в конце наблюдается резко агрессивное поведение обезьяны.

5. Наблюдаются очень резкие и внезапные переходы одного вида возбуждения в другое (в частности, пищевого возбуждения в двигательное).

Против применения на обезьянах классического метода условных рефлексов был сделан ряд теоретических возражений. Указывалось, что механическое перенесение на обезьян метода, разработанного на собаках, едва ли целесообразно и вряд ли может дать что-либо новое и ценное по сравнению с тем, что получено на собаках, и что к изучению высшей нервной деятельности обезьян как высокоорганизованных животных необходимо применить более сложные и адекватные методы (в частности, двигательный метод, метод проб и ошибок и т. п.). Далее указывалось, что в условиях иммобилизации может быть резко нарушена не только высшая нервная деятельность обезьян, но и все основные жизненные процессы, как, например, обмен, пищеварение, кровообращение и т. д. Указывалось, наконец, что трудно найти такую форму иммобилизации, при которой обезьяна не могла бы нарушить все условия опыта.

Годовой опыт разработки этого вопроса доказал возможность применения на обезьянах классического метода условных рефлексов. То обстоятельство, что обезьяны являются высокоорганизованными

животными и что их конечности исключительно развиты и обезьяны способны совершать ими самые разнообразные действия, позволяет на обезьянах, как ни на одном другом животном, блестяще сочетать классический секреторный метод с изучением двигательных компонентов поведения обезьян. Применяемая нами иммобилизация обезьян не является особенно большим препятствием для выявления сложных двигательных процессов обезьяны и, следовательно, выявления сложных координационных корковых импульсов, так как к такой иммобилизации обезьяна привыкает и приспосабливается.

Таким образом, изучение высшей нервной деятельности обезьян с помощью классического метода условных рефлексов при одновременном исследовании двигательных компонентов вполне возможно и целесообразно. Такое комплексное изучение будет новым вкладом в учение об условных рефлексах.

BEDINGTE SPEICHELREFLEXE BEI AFFEN

W. J. Krjashew

Subtropische Filiale des WIEM, Suchumi

Zur Untersuchung der höheren Nerventätigkeit von Affen nach der Methodik der bedingten Reflexe wurde ein spezielles Immobilisierungs-Gestell konstruiert. Im Gestell wird der Affe in der für die betreffende Art biologisch natürlichsten Stellung (sitzend oder stehend) fixiert, so dass nur der Kopf und die Vorderextremitäten (Arme) frei beweglich aus dem Gestell herausragen.

Beim Versuchsaffen «Bratischka» wurde ein bedingter Speichelreflex auf 120 Metronomschläge pro Minute ausgearbeitet. Der erste Versuchstag bereitete grosse Schwierigkeiten. Es gelang nur mit grosser Mühe, den Affen ins Immobilisierungs-Gestell zu bringen. Im Gestell war der Affe äusserst erregt: er biss ins Gestell, schrie, tobte und ass kein Futter; zuweilen nahm der Affe Futter, hielt es an den Mund, warf es so dann aber äusserst aggressiv von sich. So dauerte es mehrere Tage. In den späteren Versuchen wurde der Affe ruhiger; er frass gierig und trat manchmal freiwillig ins Gestell, aber das aggressive Verhalten liess sich nicht vollständig beseitigen. Erst jetzt wurde zur Ausbildung des bedingten Speichelsekretions-Reflexes vorgeschritten.

Es konnte festgestellt werden, dass die klassische, an Hunden ausgebaute Methode der bedingten Reflexe mit gutem Erfolg für Affen anwendbar ist, falls die Tiere zweckgemäss immobilisiert sind. Die bei Affen auftretenden bedingten Speichelreflexe sind ausserordentlich labil und leicht hemmbar bei motorischer Erregung, besonders wenn letztere aggressiver Art ist. Die motorischen Komponenten des bedingten Speichelreflexes sind stabiler und werden viel rascher ausgebildet als der eigentliche Speichelreflex.

Der motorische Reflex ist bei Affen häufig negativer Art, mit ausgesprochen aggressiven Äusserungen zum Schluss. Es werden sehr plötzliche Umschaltungen von einer Erregungsart zu einer anderen beobachtet (z. B. von alimentärer Erregung zu aggressiver motorischer). In Anbetracht der hochentwickelten Lokomotion der Extremitäten sind Affen sehr geeignet für die gleichzeitige Anwendung der motorischen und der sekretorischen Methode der bedingten Reflexe.

О РОЛИ НЕРВНОГО И ГУМОРАЛЬНОГО МЕХАНИЗМОВ РЕГУЛЯЦИИ НЕПРЕРЫВНОЙ СЕКРЕЦИИ СЫЧУЖНЫХ ЖЕЛЕЗ

Д. Я. Криницын

Из кафедры нормальной физиологии
(зав. — проф. Д. Я. Криницын) Омского
ветеринарного института

Поступила в редакцию 19.II.1940 г.

Вопрос о регуляции непрерывной секреции околоушной железы и желез сычуга у жвачных освещен еще очень мало.

За последний период времени в лаборатории кафедры физиологии Омского ветеринарного института ряд исследований был направлен на выяснение роли нервной системы и гуморально-химических факторов в регуляции непрерывной секреции околоушной железы и сычуга.

В данное время можно сказать, что непрерывность в деятельности околоушной железы у жвачных, повидимому, обусловлена составными частями корма, непрерывно всасывающимися в кишечнике.

Исходя из представлений И. П. Павлова и его школы о механизме регуляции деятельности желудочных желез у собак, мы должны предположить, что и в регуляции сычужной секреции у жвачных принимает участие нервная система и гуморально-химические факторы, т. е. должны были бы предполагать наличие у жвачных двух фаз в сычужной секреции: рефлекторной и гуморально-химической.

Прежними нашими исследованиями было установлено, что рефлекторная фаза в секреции сычуга не выражается повышением уровня непрерывного сокоотделения. Дразнение животного видом и запахом корма, акт еды, жвачка не вызывают повышения секреции, а в зависимости от уровня сокоотделения либо обуславливают на короткое время снижение секреции, либо не вызывают со стороны секреции никаких изменений.

Дальнейшему выяснению вопроса об удельной роли нервной системы и гуморально-химических факторов в непрерывной секреции сычуга и посвящена данная работа, как часть задуманного ряда работ этого направления в нашей лаборатории.

Методика

В нашем распоряжении было 2 телят в возрасте 4—8 месяцев. У одного из них с кличкой Маруся был изолированный по Павлову желудочек. В дальнейшем, по ходу опытов, мы произвели у данного теленка отделение изолированного желудочка от большого в области мостика (по Орбели) и, наконец, в заключительной части исследований у одного теленка произвели перерезку стволов блуждающего нерва в области средней трети шеи, вначале на одной стороне, а затем на другой.

У второго теленка с кличкой Зорька был видоизмененный гайдентайновский желудочек: изолированный отрезок сычуга был тщательно отделен от сальника и связь желудочка с органами брюшной полости осуществлялась только через два сосуда: левую желудочно-сальниковую артерию и одноименную вену.

Имея намерение полностью лишить изолированный желудочек нервных связей, мы для этой цели левую желудочно-сальниковую артерию и вену тщательно отпрепарировали и на протяжении 2 см детально просмотрели и произвели соскабливание поверхности адвентиция.

Такого рода методика операций позволила на теленке Марусе выяснить при последовательном выключении нервных связей изолированного отрезка сычуга удельное значение нервной системы в регуляции непрерывной секреции. Изолированный отрезок сычуга у теленка Зорьки уже вначале был разобщен от нервной системы.

По ходу исследований мы производили введение под кожу телятам атропина, пилокарпина и адреналина. Растворы готовились всегда *ex tempore*. Опыт начинался утром. Теленок до опыта не получал корма в течение 18—16 часов. Животное помещали в станок, вставляли дренаж и отмечали отделяемое количество сока каждые 15 минут. Часовые порции собирались в отдельные пробирки для анализа кислотности и переваривающей способности. Всего поставлено 140 опытов.

Результаты исследований

У теленка Маруси изолированный по Павлову желудочек работал нормально. Уже на 10-й день после операции мы наблюдали непрерывное сокоотделение. Сок имел выраженную кислую реакцию и переваривающую способность.

Поставленные в большом количестве предварительные опыты подкрепили факт, установленный нами ранее, что акт еды и жвачные периоды не оказывают влияния на непрерывную секрецию сычуга.

С целью подтверждения ранее полученных нами данных относительно влияния атропина, пилокарпина и адреналина, а также и для того, чтобы иметь исходный материал для дальнейших исследований, мы поставили на наших животных ряд опытов с введением под кожу теленку указанных веществ на фоне спонтанной секреции.

Полученные результаты подтвердили наши прежние выводы о влиянии этих веществ на сычужную секрецию, а именно, что атропин снижает секрецию, но не прекращает отделения, пилокарпин

Протокол № 51. 20.V.1939 г. Инъекция атропина. Теленок Маруся поставлен в станок в 8 час. 10 мин. Вставлен дренаж. Регистрация сокоотделения началась в 8 час. 15 мин.

Время	Количество сока в см³ за 15 минут	Количество сока в см³ за 1 час	Общая кислот- ность и свобод- ная HCl в ‰	Перева- ривающая сила по Метту в мм	Примечание
8 час. 30 мин.	5,0	15,2	$\frac{0,146}{0,219}$	4,0	В 11 час. 15 мин. инъекция под ко- жу 2 см³ 1‰ ат- ропина
8 » 45 »	4,2				
9 » 00 »	2,0				
9 » 15 »	4,0				
9 » 30 »	4,0	12,4	$\frac{0,175}{0,321}$	5,0	
9 » 45 »	2,8				
10 » 00 »	2,0				
10 » 15 »	3,6				
10 » 30 »	2,8	12,8	$\frac{0,116}{0,146}$	5,0	
10 » 45 »	3,0				
11 » 00 »	3,4				
11 » 15 »	3,6				
11 » 30 »	2,2	8,5	$\frac{0,014}{0,073}$	3,0	
11 » 45 »	3,4				
12 » 00 »	1,5				
12 » 15 »	1,4				
12 » 30 »	1,4	6,8	$\frac{0,014}{0,073}$	3,0	
12 » 45 »	1,8				
1 » 00 »	1,8				
1 » 15 »	1,8				
1 » 30 »	1,2	9,2	$\frac{0,014}{0,058}$	3,0	
1 » 45 »	2,0				
2 » 00 »	2,4				
2 » 15 »	3,6				

вызывает кратковременное повышение секреции, а адреналин не обуславливает закономерных изменений.

Сопоставляя материал данной серии опытов с материалом ранее выполненной работы, мы нашли подтверждение нашему предположению об участии блуждающего нерва в деятельности желез сыгуча.

Для большей уверенности мы у теленка Маруси произвели разобщение изолированного желудочка от сыгуча на уровне мостика.

После операции у теленка Маруси уровень непрерывной секреции снизился до 10—15 см³ за 1 час и в последующем держался на этих величинах.

Необходимо было установить, остались ли еще нервные связи у изолированного желудочка после произведенной операции. С этой целью мы поставили опыт с введением под кожу атропина и пилокарпина.

Приводим по одному опыту данной серии (протоколы № 51 и 67).

Протокол № 67. 19.VI.1939 г. Инъекция пилокарпина. Теленок Маруся поставлен в станок в 8 час. 45 мин. Вставлен дренаж. Регистрация сокоотделения началась в 9 часов

В р е м я	Количе- ство сока в см ³ за 15 мин.	Количе- ство сока в см ³ за 1 час	Общая кислот- ность и свобод- ная НСl в %	Перева- ривающая сила по Метту в мм	Примечание
9 час. 15 мин.	2,5	8,0	$\frac{0,022}{0,073}$	4,0	В 11 часов инъекция под ко- жу 2 см ³ 1% пи- локарпина
9 » 30 »	2,0				
9 » 45 »	2,0				
10 » 00 »	1,5				
10 » 15 »	2,0	10,0	$\frac{0,022}{0,073}$	4,0	
10 » 30 »	2,5				
10 » 45 »	2,0				
11 » 00 »	—				
11 » 15 »	4,5	12,1	$\frac{0,043}{0,102}$	—	
11 » 30 »	3,2				
11 » 45 »	2,6				
12 » 00 »	1,8				
12 » 15 »	2,6	9,6	$\frac{0,014}{0,029}$	4,5	
12 » 30 »	3,0				
12 » 45 »	2,0				
1 » 00 »	2,0				
1 » 15 »	2,0	9,0	$\frac{0,014}{0,073}$	3,5	
1 » 30 »	2,3				
1 » 45 »	3,0				
2 » 00 »	1,7				

Представленный материал показывает, что изолированный желудочек после его отделения от большого желудка еще не утратил нервных связей. Как атропин, так и пилокарпин оказывали влияние на изолированный желудочек и изменяли, правда, в слабой степени, уровень непрерывной сыгучной секреции. Очевидно, изолированный желудочек после его отделения от большого сохранил нервные связи через сальник.

Чтобы лишить изолированный желудочек парасимпатической иннервации, мы у теленка Маруси произвели перерезку обоих стволов блуждающего нерва в области средней трети шеи. Симпатические ветви, наличие которых можно было предполагать, удалить оперативным путем у теленка Маруси не представлялось возможным.

У другого теленка Зорьки мы получили изолированный желудочек, по нашему мнению, лишенный всех нервных связей. Методика операции изолированного отрезка сыгуча у теленка Зорьки допускала сохранение ветвей чревного нерва по ходу левой желудочно-сальниковой артерии и одноименной вены. Тщательная очистка на протяжении 2 см поверхностного слоя адвентиция артерии и вены, надо думать, лишила изолированный желудочек и этих предполагаемых нервных веточек.

Сравнительные данные количества сычужного сока, выделяющегося из изолированного желудочка до и после перерезки стволов блуждающего нерва

Часы	Количество сока в см ³ до перерезки блуждающего нерва	Количество сока в см ³ после пере- резки блуждающего нерва
1	7,0	4,4
2	8,2	6,1
3	7,2	5,6
4	5,2	7,0
5	6,0	6,6
	31,6	29,7

Перерезка у теленка Маруси правого и левого стволов блуждающего нерва вызвала незначительное снижение секреции. Сопоставляя материалы опытов, поставленных до и после денервации, можно заметить несущественную разницу в секреции. Так, в опыте до денервации за 5 часов из желудочка выделилось 31,6 см³ сока, после же денервации за тот же период времени выделилось 29,7 см³ (табл.).

Перерезка стволов блуждающего нерва на уровне средней трети шеи не прекратила секреции. На 5-й и последующие дни наблюдалось снижение секреции, но отнести это снижение за счет денервации изолированного желудочка нельзя. Такое снижение вполне объясняется тем обстоятельством, что перерезка стволов блуждающего нерва на шее вызвала остановку движения преджелудков и прекратила тем самым переход содержимого из преджелудков в сычут и кишечник. Вызвано было, таким образом, вынужденное голодание. В кровь поступало из кишечника все меньше и меньше химических продуктов корма; концентрация их в крови падала, что повело к снижению уровня непрерывной секреции.

Атропин после перерезки стволов блуждающего нерва не вызывает снижения секреции. Сокоотделение после инъекции атропина осталось на том же уровне, что и до инъекции.

Это хорошо иллюстрирует следующий опыт (протокол № 91).

Пилокарпин, введенный после перерезки стволов блуждающего нерва, также не вызвал изменения уровня секреции. Такие же результаты получены и при введении адреналина.

Все изложенное указывает на то, что после сравнительно полной денервации секреция изолированного желудочка не прекратилась. Уровень секреции после денервации был сравнительно высоким. Только со временем, вследствие прекращения движений преджелудков, в период так называемого вынужденного голодания, уровень секреции стал постепенно снижаться.

Последнее обстоятельство, как и весь материал исследования, дает право сделать предварительный вывод о возбудителях, под-

Протокол № 91. 30.IX.1939 г. Теленок Маруса поставлен в станок в 8 час. 50 мин.
Вставлен дренаж. Регистрация сокоотделения началась в 9 часов

Время	Количество сока в см³ за 15 минут	Количество сока в см³ за 1 час	Общая кислотность и свободная HCl в %	Переваривающая сила по Метту в мм	Примечание
9 час. 15 мин.	1,0	4,6	0,00 0,58	2,0	В 11 часов инъекция под кожу 2 см³ 1% раствора атропина
9 » 30 »	1,2				
9 » 45 »	1,0				
10 » 00 »	1,4				
10 » 15 »	1,0	5,0	0,058	2,0	
10 » 30 »	1,4				
10 » 45 »	1,0				
11 » 00 »	1,6				
11 » 15 »	0,4	6,1	0,058	2,0	
11 » 30 »	2,0				
11 » 45 »	1,0				
12 » 00 »	2,7				
12 » 15 »	1,2	6,2	0,058	2,0	
12 » 30 »	1,0				
12 » 45 »	1,6				
1 » 00 »	2,4	5,0	0,058	2,0	
1 » 15 »	0,8				
1 » 30 »	1,4				
1 » 45 »	1,8				
2 » 00 »	1,0				

держивающих непрерывность в сычужной секреции. Такого рода возбудители надо искать в продуктах расщепления корма, всасывающихся в кишечник и гуморально осуществляющих свое влияние на сычужный секреторный аппарат.

Подтверждением изложенного могут послужить данные, полученные нами на теленке Зорьке.

Мы выше указывали, что у Зорьки изолированный желудочек был лишен нервных связей.

У Зорьки сокоотделение из изолированного желудочка мы наблюдали уже на следующий день после операции. Правда, этот сок был слизистый и имел щелочную реакцию. Кислая реакция сока нами была обнаружена лишь через 45 суток со дня операции.

Переход щелочной реакции в кислую происходил постепенно. Вначале мы наблюдали кислую реакцию только в первых двух часовых порциях сока, остальные же порции сока имели нейтральную или щелочную реакцию. Такое явление наблюдалось в течение 7—8 дней. За этим периодом на протяжении всего опыта сок имел выраженную кислую реакцию.

Отмеченное обстоятельство говорит о том, что в денервированном желудочке железы, вырабатывающие кислоту, требуют для восстановления деятельности большего периода времени. Потребовалось 45 дней для полного восстановления деятельности изолированного желудочка, тогда как при сохранении иннервации этот период равен 8—10 дням.

Вполне допустимо, что на восстановление функции клеток, вырабатывающих кислоту, требуется меньший период времени. Удлинение периода могло произойти за счет продукции слизи, которую вырабатывает в большом количестве травмированная слизистая сычужа. Слизь имеет щелочную реакцию. Щелочная реакция слизи могла нейтрализовать слабую кислотность сока, вырабатываемого восстановившими уже давно свою деятельность сычужными железами.

Представляем ряд протоколов отдельных опытов, поставленных на теленке Зорьке на протяжении 3 месяцев.

Протокол № 4. 15.VI.1939 г.			Протокол № 6. 19.VI.1939 г.			Протокол № 25. 28.VII.1939 г.		
Количество сока в см ³ за 1 час	Общая кислотность и свободная HCl в ‰	Переваривающая сила по Метту в мм	Количество сока в см ³ за 1 час	Общая кислотность и свободная HCl в ‰	Переваривающая сила по Метту в мм	Количество сока в см ³ за 1 час	Общая кислотность и свободная HCl в ‰	Переваривающая сила по Метту в мм
10,5	0,102 0,146	1,5	7,0	0,043 0,085	2,2	17,0	0,191 0,189	2,2
10,0	0,014 0,043	2,2	10,0	0,014 0,073	2,2	12,0	0,175 0,219	2,0
9,0	0,0	2,0	9,0	0,043 0,085	2,1	14,2	0,085 0,146	2,3
7,5	0,0	1,5	8,4	0,043 0,085	2,2	10,5	0,043 0,073	2,5
—	—	—	—	—	—	10,5	0,014 0,883	2,8

За длительный период времени денервированный изолированный желудочек у телянка Зорьки прекрасно осуществлял свою деятельность.

Уровень непрерывной секреции колебался в значительных пределах как в отдельных опытах, так и в течение одного опыта. Можно было установить зависимость количества выделяемого сока от состава корма, его количества. Например, переход животного на грубый, но хорошего качества корм вызывал значительное увеличение секреции.

Если же лишить животное корма на ряд дней, то уровень секреции по мере голодания постепенно понижается. Это можно иллюстрировать опытными данными. За 5-часовой период до голодания мы собирали из желудочка 120,7 см³, 104 см³, 107 см³ сока. На 2-й день голодания за тот же период времени из желудочка выделялось 44 см³, на 3-й день — 33 см³, на 4-й день — 28,3 см³.

Таким образом, денервированный желудочек сравнительно чутко реагирует на те изменения, которые происходят в желудочно-кишечном тракте со стороны количества и качества его содержимого.

Для контроля полной денервации изолированного желудочка у телянка Зорьки мы поставили опыты с введением под кожу животному атропина, пилокарпина и адреналина.

Материал этих опытов подтвердил наше мнение о произведенной полной денервации изолированного желудочка.

Заключение

На основании предварительных исследований о регуляторах непрерывной сычужной секреции мы приходим к заключению, что гуморально-химическим факторам принадлежит основная роль в регуляции непрерывной секреции.

Нервная система принимает участие в регуляции секреторной деятельности сычуга, но это участие, пожалуй, второстепенное.

На основании, правда, еще небольшого материала данной работы и выполненных ранее работ, мы предполагаем, что блуждаю-

щий нерв для сычужных желез не является непосредственно секреторным, по нашему мнению, он выполняет секреторно-трофическую функцию.

На основании какого экспериментального материала мы блуждающий нерв для сычужных желез называем секреторно-трофическим?

Прежде всего потому, что атропин как вещество, снижающее влияние блуждающего нерва на периферии, вызывает не только снижение секреции, но и ведет к уменьшению переваривающей способности белкового фермента. Наоборот, пилокарпин как вещество, повышающее парасимпатическую возбудимость, вызывает повышение переваривающей способности белкового фермента на более длительный период, чем повышение секреции.

До денервации и до введения атропина кислотность значительно выше, чем после денервации и введения атропина. Пилокарпин повышает кислотность на короткий период времени; это повышение кислотности обычно совпадает с усилением секреции.

Атропин и пилокарпин, введенные под кожу телянка после перерезки стволов блуждающего нерва, не изменяют кислотности сока.

Следует подчеркнуть, что у телянка Зорьки мы не замечали той зависимости, которую наблюдаем у телянка Маруси. Это обстоятельство еще в большой мере укрепляет наши соображения о секреторно-трофической функции блуждающего нерва.

У телянка Маруси установленные закономерности резко выражены потому, что блуждающий нерв или в действии, или он только что выключен, а поэтому между оставшимся налицо регуляторным механизмом и периферическим секреторным аппаратом еще не могло за короткий период времени установиться новое соотношение, обеспечивающее правильную работу секреторного аппарата. Другое дело у телянка Зорьки. У данного животного после денервации, после полного выключения нервного механизма регуляции, новое соотношение между оставшимся гуморальным механизмом регуляции и периферическим секреторным аппаратом еще не установилось, а отсюда в первый период после операции мы находим пониженную кислотность сока и слабо выраженную переваривающую способность белкового фермента (протокол № 4, 6, 25). Спустя 2 месяца, очевидно, между периферическим секреторным аппаратом и оставшимся после денервации гуморальным механизмом регуляции установилось новое соотношение, и это явление нашло свое отражение в том, что и кислотность, и переваривающая сила фермента достигли обычных величин, свойственных нормально работающему секреторному аппарату.

Выводы

1. Денервация изолированного отрезка сычуга не прекращает непрерывной секреции.
2. Необходимо считать основным механизмом регуляции непрерывной сычужной секреции гуморально-химический.
3. Блуждающий нерв для сычужных желез является секреторно-трофическим. В этом смысле и надо понимать его участие в регуляции деятельности сычужных желез.

ÜBER DIE ROLLE NEURALER UND HUMORALER MECHANISMEN IN DER REGULIERUNG DER UNUNTERBROCHENEN SEKRETION DER LABMAGENDRÜSEN

D. J. Krinitzin

Aus dem Laboratorium f. Physiologie (Vorst.: Prof. D. J. Krinitzin) der Tierärztlichen Hochschule, Omsk

Die Frage über den Mechanismus der Regulation der sekretorischen Tätigkeit der Verdauungsdrüsen bei landwirtschaftlichen Nutztieren ist noch wenig erforscht.

Besonders mangelhaft untersucht ist die Frage nach der Regulation der Parotis- und Labdrüsensekretion bei Wiederkäuern.

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit bestand darin, den relativen Anteil des Nervensystems und der humoralen chemischen Faktoren bei der ununterbrochenen Sekretion des Labmagens klarzustellen.

Es wurden 140 Versuche an 2 Kälbern mit kleinem isoliertem Labmagen durchgeführt.

Die Versuchsergebnisse rechtfertigen den Schluss, dass die ununterbrochene Labsekretion offenbar durch Abbauprodukte des Futters bedingt ist, die fortwährend in den Blutstrom resorbiert werden, über das Blut den Drüsenapparat des Labmagens beeinflussen und auf diese Weise die anhaltende Labsekretion aufrechterhalten.

Durch das Nervensystem und insbesondere den Vagus werden die Stoffwechselvorgänge in den Zellen der Labdrüsen bei ihrer Tätigkeit unter dem Einfluss humoraler chemischen Faktoren in günstiger Weise gesteuert. Auf diese Weise wirkt der Vagus, unseres Erachtens, als sekretorisch-trophischer Nerv für die Labdrüsen.

Zusammenfassung

1. Denervierung des isolierten Labmagens-Abschnitts bringt die ununterbrochene Sekretion nicht zum Stillstand.

2. Der humorale chemische Mechanismus ist als der Hauptmechanismus für die Regulation der ununterbrochenen Labsekretion zu betrachten.

3. Der Vagus wirkt für die Labdrüsen als sekretorisch-trophischer Nerv. In diesem Sinne ist seine Beteiligung an der Regulierung der Labdrüsentätigkeit zu beurteilen.

О ТЕРМИНАЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЕРДЦА

А. И. Смирнов

Из кафедры физиологии (зав.— проф. А. И. Смирнов) Московского областного клинического института Медвуза

Поступила в редакцию 3.VI.1940 г.

О терминальной деятельности сердца у человека можно судить исключительно по электрическим явлениям, и поэтому наблюдения такого рода начинаются после введения Эйнтховеном в физиологический эксперимент и в клинику высоко чувствительного к биотокам струнного гальванометра. В физиологическом эксперименте терминальную деятельность сердца уже давно изучали, пользуясь визуальными наблюдениями при вскрытой грудной клетке, но только применение электрокардиографа дало возможность объективно зарегистрировать функциональное состояние сердца во время длительной или краткой агонии.

Первые электрокардиографические исследования при умирании людей были произведены в 1912 г. Robinson и Heyler. Heyler на 2 умирающих не мог установить никакой закономерности между функциональным состоянием предсердий и желудочков в это время. Robinson на 7 людях через 35 минут после клинической смерти еще получил электрические явления, причем в 4 случаях желудочки сердца оставались деятельными до конца наблюдения, в 2 случаях предсердия сокращались дольше желудочков и в 1 случае наступило одновременное прекращение деятельности предсердий и желудочков сердца. В 2 случаях на фоне медленных сокращений желудочков автор отметил фибрилляцию их.

Все исследователи, производившие в дальнейшем электрокардиографические наблюдения над умирающими людьми и животными, указывают на различные проявления терминальной деятельности сердца, так как в одних случаях последние электрические явления регистрировались с желудочков (ORS зубец и T), в других — с предсердий (зубец P) (Schellong, Фогельсон, Martini и Skell, Laubry и Degas, Iwasaki, Misao, Maeda, Tanaki, Noma и Itoh). Случаи фибрилляции желудочков сердца на фоне узлового ритма также отмечали в своих наблюдениях на умирающих людях и животных Halsley, Deinde и Davidson, Haessling Schellong, Фогельсон, Martini и Skell, Penati, Iwasaki, Bisao, Maeda, Tanki, Noma и Itoh. Schellong на основании 20 наблюдений над умирающими, имевшими неодинаковые заболевания, приходит к выводу, что характер терминальной деятельности сердца зависит от состояния сердечной мышцы. Так, он считает, что у умирающих с фибрилляцией предсердий при органическом поражении миокарда желудочков проявляется постепенное угасание образования возбуждения в сердце, а у умирающих с диабетической комой при увеличении автоматического возбуждения специфической мускулатуры в узле Ашоф-Тавара наступает фибрилляция желудочков сердца. Способность к гетеротопной автоматии проявляется при раздражении п. vagi и подавлении при этом возбуждения специфической мускулатуры в узле Кейт-Фляка.

По Фогельсону, различные протекания угасания процессов в сердце как в клинике, так и в эксперименте зависят от рода смерти, от состояния миокарда, проводникового пути и состояния вегетативной нервной системы.

Meneses Hoyes, Iorge считают, что суждения о смерти без электрокардиограммы (ЭКГ) вообще невозможны. Так как при полном отсутствии сокращений сердца еще можно получать электрические явления, то, по автору, они могут зависеть от переживания специфической мускулатуры, которую он наблюдал в деятельном состоянии 15—60 минут после проявления клинической смерти. На ЭКГ наблюдается при этом удвоенный зубец P, большей частью правограмма QRS, уменьшение или исчезновение зубца T и постепенное уплотнение всей ЭКГ.

При рассмотрении литературы по вопросу о терминальной деятельности сердца оставался неясным вопрос, почему при умирании людей и животных проявляются различные нарушения в функции сердца как гетерогенной возбудимой системы.

Собственные исследования

Опыты с изучением терминальной деятельности сердца производились на собаках, так как исследования сердечной деятельности показали, что функциональные особенности сердца у взрослых собак в значительной мере приближаются к особенностям сердца у человека. Здесь имеется в виду не только самое сердце как гетерогенная возбудимая система, но и все влияния на него со стороны экстракардиальной нервной системы и гуморальных факторов. Экспериментально у собак можно получить различные формы аритмической деятельности, чрезвычайно сходные с функциональными аритмиями сердца у человека. Они могут быть обратимы или заканчиваться, как и у человека, проявлением терминальной фибрилляции желудочков сердца.

Для опытов служили взрослые собаки. Применялся морфинно-хлороформный наркоз, в отдельных опытах наблюдения велись при хлороформном наркозе или без него.

Регистрировались дыхательные движения, кровяное давление и ЭКГ.

Дыхательные движения записывались на кимографе вместе с кровяным давлением и ЭКГ. Широкая игла вставлялась в трахею собаки и соединялась с капсулой Марей.

Кровяное давление в *a. carot. comm.* или *a. femor.* регистрировалось с помощью ртутного манометра.

ЭКГ снималась во втором отведении (правая передняя и левая задняя конечности) электрокардиографом с катодным усилителем типа «малый Сименс».

Клиническая смерть вызывалась у собак: 1) хлороформированием, 2) кровопусканием из *a. carot. comm.*, 3) асфиксией, 4) пережатием коронарных сосудов сердца, 5) инъекцией адреналина при слабом хлороформном наркозе.

Опыты проведены на 50 взрослых собаках и на 5 щенках.

I серия опытов — премортальная деятельность сердца (дыхательные движения и тоны сердца).

II серия опытов — терминальная деятельность сердца во время агонии: а) *pp. vagi* интактны, б) *pp. vagi* перерезаны.

Премортальная деятельность сердца

Начальные изменения в ЭКГ в премортальный период главным образом отражаются на величине комплексов *QRS* и зубца *T*, причем последний увеличивается в позитивном или негативном направлениях; иногда зубец *P* увеличивается или уменьшается и может даже временно исчезать. Отсутствие изменения в ширине *QRS* указывало на то, что не наступало замедления в проведении возбуждения по желудочкам сердца. Изменение величины комплекса *QRS* должно выражать уменьшение или увеличение интенсивности процессов возбуждения в специфической мускулатуре желудочков сердца, тогда как величина и направленность зубца *T* указывают на характеристику восстановительных процессов, протекающих в миокарде желудочков сердца, после того как все части миокарда были охвачены возбуждением. Увеличение негативного или позитивного направления зубца *T* показывает, что при выпуске крови, хлороформировании или при асфиксии в крови развивается кислородная недостаточность, при которой восстановительный процесс в миокарде протекает дольше, чем при нормальных условиях, и неодинаково для основания и верхушки сердца. Однако кислородная недостаточность тканей не сказывается одинаково на форме ЭКГ, так как различный возраст животных и индивидуальные особенности организма, проявляющиеся во время опыта, отражаются также и на функциональном состоянии сердца. Сохранение зубца *P*, если дыхательные движения не прекращаются, и отсутствие каких-либо заметных нарушений в проведении возбуждения из предсердий в желудочки (*PQ*) и в самых желудочках (*QRS*) указывают на то, что падение кровяного давления и изменение дыхательных движений в премортальной стадии, а также связанная с этим кислородная недостаточность тканей не ведут еще к таким глубоким расстройствам обмена веществ в сердце, чтобы оно

перестало проявлять себя как взаимно настроенная возбудимая гетерогенная система (рис. 1 и 2).

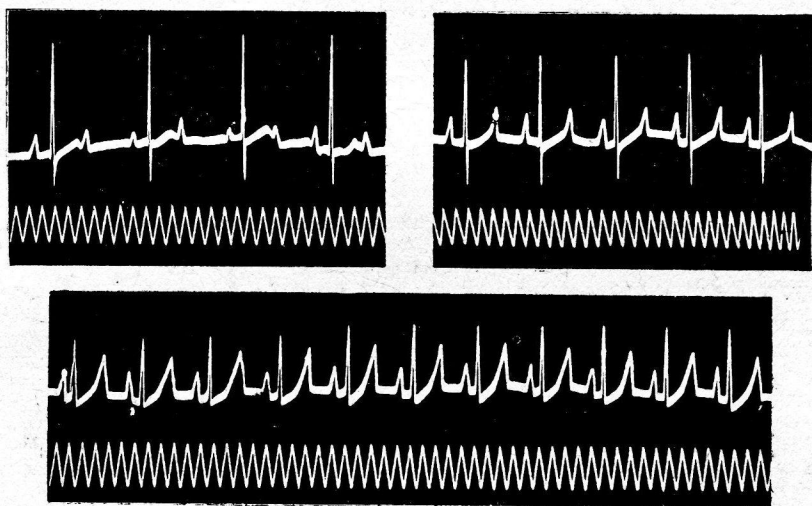


Рис. 1. Опыт 23.I.1937 г.

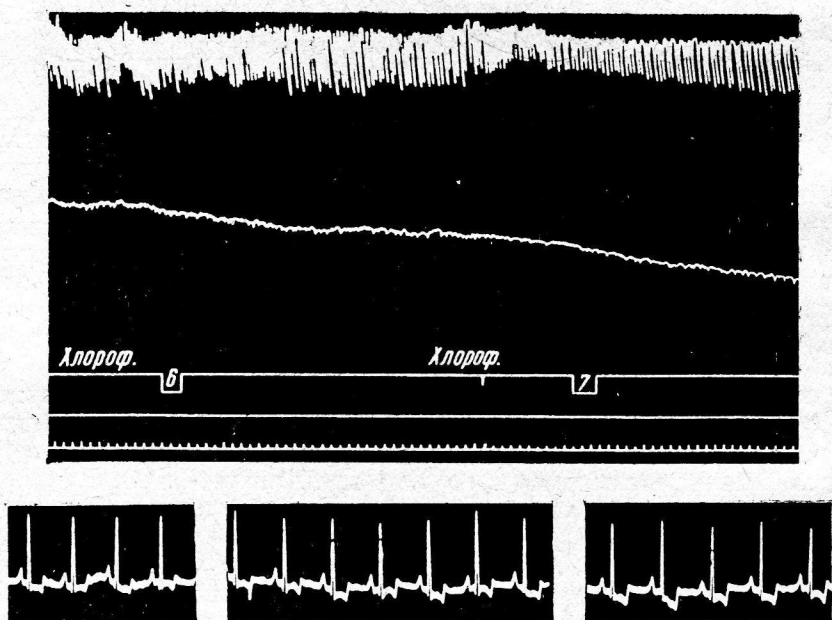


Рис. 2. Опыт 25.II.1937 г.

Терминальная деятельность сердца во время агонии

После прекращения нагнетательной деятельности сердца и исчезновения дыхательных движений грудной клетки и диафрагмы можно говорить уже о терминальной деятельности сердца. Она изучалась в лаборатории на протяжении нескольких лет как во время длительной агонии, так и при весьма кратко протекающей агонии в условиях внезапной сердечной смерти.

Наблюдения за физиологическим состоянием сердца во время агонии велись с помощью ЭКГ и состояли из двух серий опытов: 1) у собак до выпуска крови, асфиксии или хлороформирования перерезались nn. vagi, 2) nn. vagi сохранялись интактными.

I серия опытов: nn. vagi перерезаны. Привожу отдельные опыты из этой серии.

Опыт 23.III.1938 г. Собака весом в 12 кг. Морфинно-хлороформный наркоз. Оба nn. vagi перерезаны. Выпущено 650 см³ крови. Последние электрические явления — зубец P; комплекс QRS исчез значительно раньше.

Опыт 31.I.1938 г. Собака весом в 20 кг. Морфинно-хлороформный наркоз. Оба nn. vagi перерезаны. Выпущено 1 200 см³ крови. Последние электрические явления предсердий — зубец P в течение 17 минут.

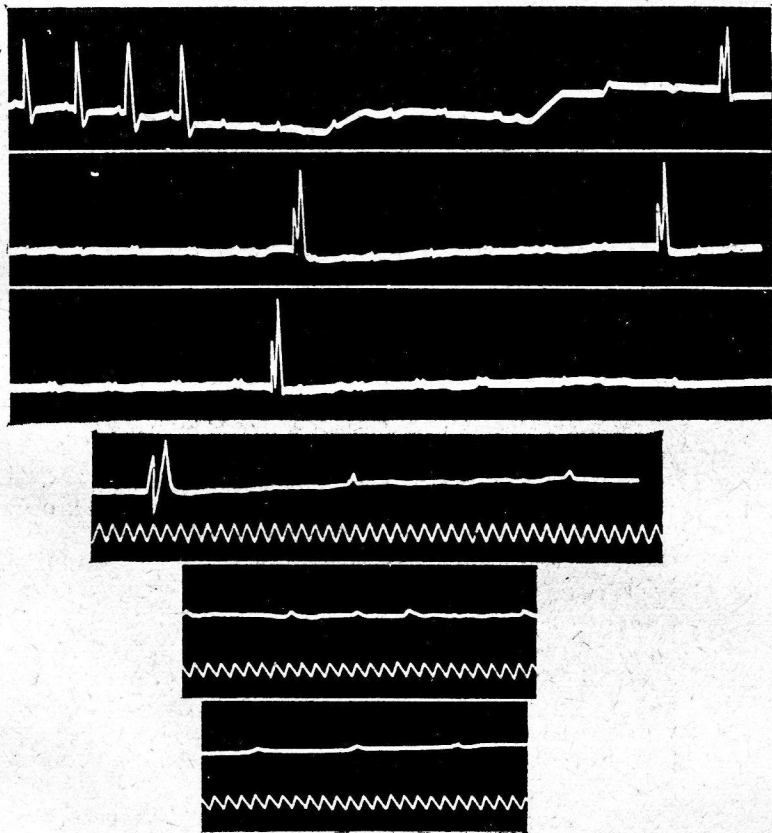


Рис. 3. Вверху — опыт 22.II.1937 г. Внизу — опыт 31.I.1938 г.

Опыт 22.II.1937 г. Собака весом в 15 кг. Морфинно-хлороформный наркоз. Оба nn. vagi перерезаны. Хлороформирование до остановки дыхания и прекращения гемодинамики.

Последние электрические явления — частые P и одиночные QRS и T.

В большинстве опытов этой серии зубец T и комплекс QRS исчезали раньше зубца P или одновременно с ним отмечались очень редкие комплексы QRS и зубец T (рис. 3).

II серия опытов. Привожу отдельные опыты из этой серии.

Опыт 19.II.1937 г. Собака. Морфинно-хлороформный наркоз. Оба nn. vagi интактны. Хлороформирование до остановки дыхания и прекращения гемодинамики. Последние электрические явления — QRS и T (правограмма).

Опыт 7.I.1937 г. Собака весом в 17 кг 400 г. Морфинно-хлороформный наркоз. Оба пп. vagi интактны. Выпускание крови до прекращения дыхания и гемодинамики. Последние электрические явления — QRS и T (левограмма).

Опыт 2.XII.1936 г. Собака. Морфинно-хлороформный наркоз. Оба пп. vagi интактны. Выпускание крови до прекращения дыхания и гемодинамики. Последние электрические явления — QRS и T.

Опыт 19.XII.1936 г. Собака весом в 18 кг. Морфинно-хлороформный наркоз. Оба пп. vagi интактны. Выпущено 900 см³ крови до прекращения дыхания и гемодинамики.

Последние электрические явления — QRS и T (левограмма) (рис. 4).

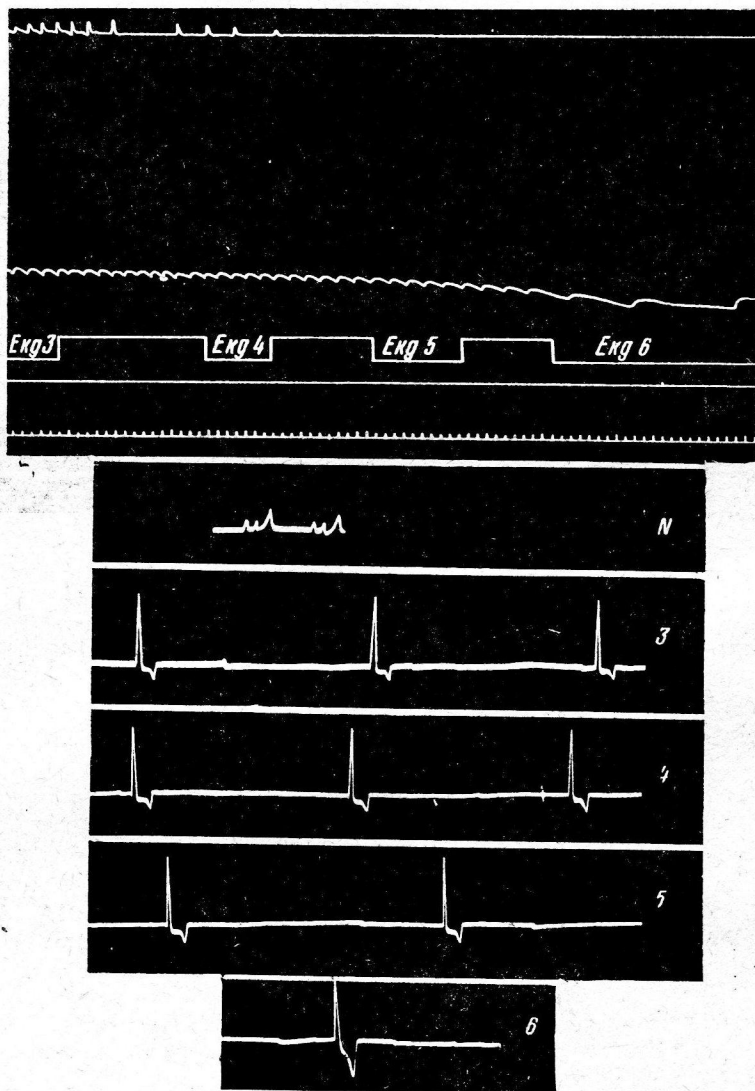


Рис. 4. Хлороформирование. Опыт 19.II.1937 г.

Все опыты этой серии показывают, что при сохраненных пп. vagi довольно скоро после прекращения дыхательных движений исчезает зубец P и длительно сохраняется автоматия желудочков.

Необходимо отметить, что как в премортальной, так и в терминальной стадии сердечной деятельности резкие изменения в ЭКГ

претерпевает зубец *T*. В терминальной стадии сердечной деятельности при асфиксии зубец *T* увеличивается еще больше, и ЭКГ становится монофазной, как это видно из приводимых ниже опытов.

Опыт 1930 г. Собака. Асфиксия. Зубец *P* отсутствует, комплекс *QRS* сливается с зубцом *T*.

Опыт 15.VI.1938 г. Щенок 12 дней. Асфиксия. Зубец *P* сохраняется, комплекс *QRS* постепенно сливается с зубцом *T*, давая монофазную кривую.

Опыт 5.XI.1938 г. Собака. Асфиксия. Зубец *T* постепенно увеличивается и, наконец, сливается с комплексом *QRS*.

Такого рода изменения в ЭКГ во время агонии у человека и собаки указывают на ухудшение метаболизма в миокарде желудочков сердца благодаря тому, что аноксия ведет к резкому нарушению восстановительных процессов в желудочках сердца. Здесь в особенно резкой форме подчеркивается связь между электрической динамикой зубца *T* и изменениями в миокарде после возбуждения, когда проходит крайне ответственный восстановительный процесс, обеспечивающий в обычных условиях развития очередного возбуждения в желудочках. Вместе с тем эти наблюдения указывают, что величину зубца *T* нельзя связывать с инотропными свойствами желудочков, так как в терминальной стадии сокращения желудочков сердца весьма слабы или даже отсутствуют (Straub, Lautenbacher) (рис. 5).

В вышеприведенных двух сериях опытов терминальная деятельность заканчивалась проявлением электрических явлений с предсердий или желудочков, причем они быстро или сравнительно медленно исчезали. Но при умирании собак можно было в терминальной стадии наблюдать и внезапное переключение ЭКГ на частый ритм электрических осцилляций, характерных для фибрилляции желудочков сердца. Происходило это в тех опытах, когда зубец *P* отсутствовал и проявлялись только электрические явления с желудочков сердца или когда пауза между зубцом *P* и комплексом *QRS* резко увеличивалась.

Опыты 26.III.1938 г. Собака. Перерезаны оба nn. vagi и удалены оба gangli. stellati; вводился адреналин. Выпускалась кровь до остановки дыхания и прекращения гемодинамики. Постепенно увеличивалось замедление в проведении возбуждения из предсердий в желудочки сердца. После длительной паузы между зубцами *P* и *Q* проявилась фибрилляция желудочков.

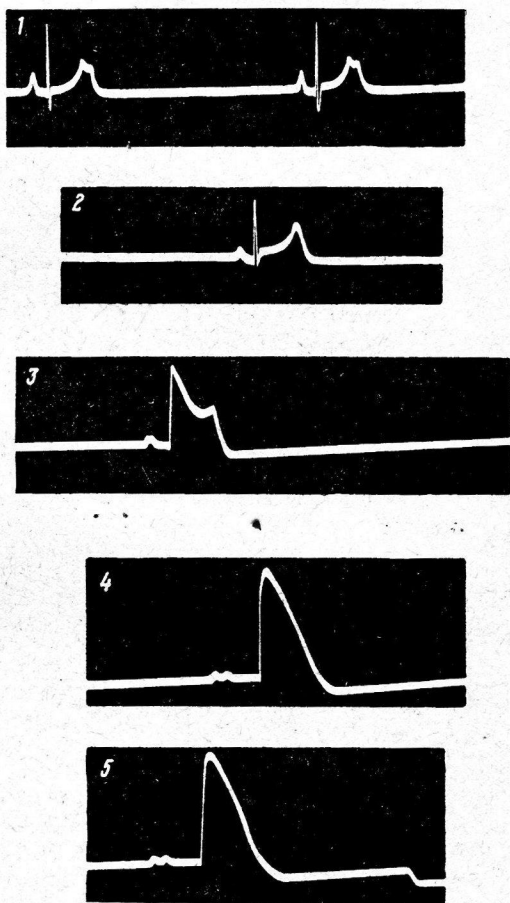


Рис. 5. Опыт 15.VI.1938 г.

Опыт 26.XII.1938 г. Собака. Перерезаны оба пп. vagi. Асфиксия. Остановка дыхания и прекращение гемодинамики. *PQ* сильно удлинено, зубец *T* положительный, увеличен и альтернирует. Внезапный переход к фибрилляции желудочков сердца.

Опыт 16.V.1937 г. Собака. Оба пп. vagi перерезаны. Асфиксия. Остановка дыхания и гемодинамики. Автоматическая деятельность желудочков сердца (левограмма). Внезапный переход к фибрилляции желудочков.

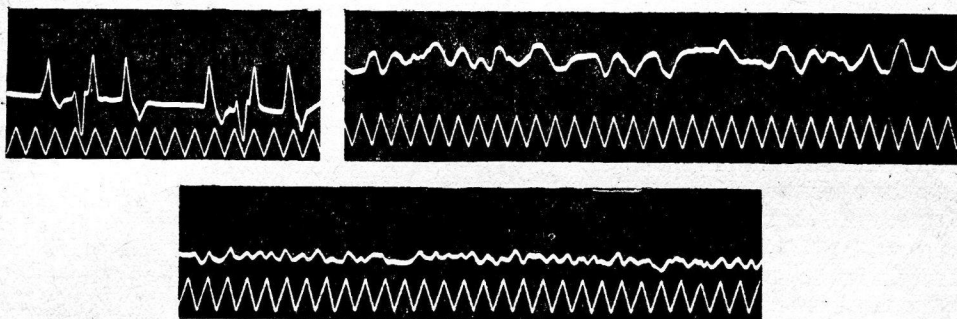


Рис. 6. Опыт 11.I.1938 г. (2.XII.1937 г. удалена кора левого полушария)

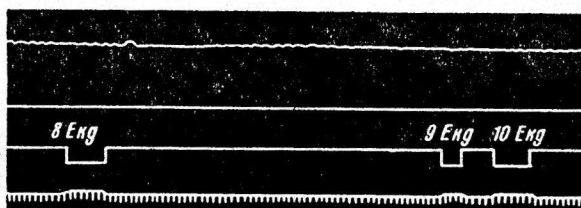


Рис. 7. Опыт 26.III.1938 г.

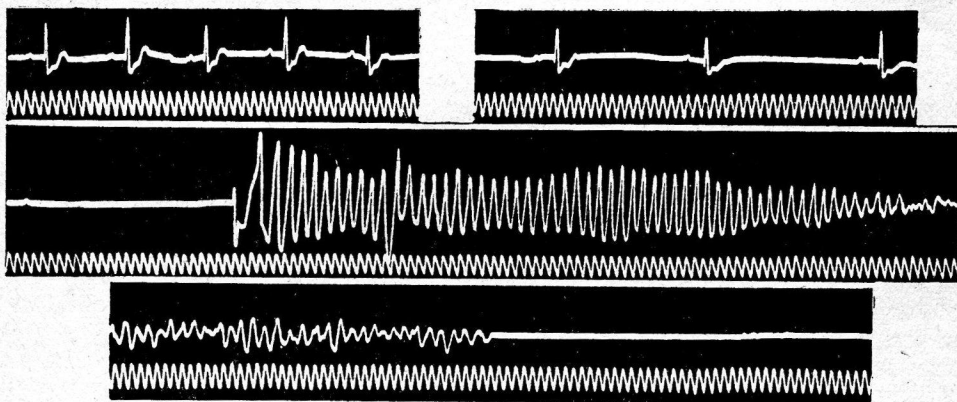


Рис. 8. Опыт 26.III.1938 г.

Опыт 11.I.1938 г. Собака. 2.XII.1938 г. удалена кора мозга левого полушария. До 11.I здорова, оживлена, хорошо ест. 11.I внезапное учащение дыхания, тахикардия. Затем останавливается дыхание, исчезают тоны сердца — клиническая смерть. На ЭКГ после остановки дыхания — желудочковая автоматия. Зубец *P* отсутствует. Внезапный переход в фибрилляцию желудочков сердца.

Опыты, приведенные на рис. 6, 7 и 8, весьма близки к тем, в которых фибрилляция желудочков сердца вызывалась механическим

прикосновением или массажем желудочков сердца во время проявления автоматической деятельности желудочков; или инъекцией адреналина при хлороформном наркозе или при перерезанных nn. vagi (Смирнов).

Как в одном, так и в других случаях переходу желудочков сердца к фибрилляции предшествует нарушение функциональной связи между предсердиями и желудочками сердца и даже исчезновение возбуждения в узловом образовании КФ специфической мускулатуры предсердия.

Анализируя приведенный выше экспериментальный материал, можно считать, что в терминальной стадии сердечной деятельности развивается аноксия, что ведет к увеличению концентрации водородных ионов в крови и в тканях. Увеличение кислотности возбуждает клетки центра n. vagi в продолговатом мозгу, несмотря на то что гемодинамика резко падает или совершенно прекращается.

Таким образом, наряду с нарастающей аноксией тканей сердца, оно получает слабые тонические импульсы из центра n. vagi. Повидимому, у млекопитающих животных узел Кейт-Фляка становится достаточно чувствительным к недостатку кислорода в терминальной стадии сердечной деятельности, так как возникающее в нем возбуждение легко подавляется импульсами из n. vagi. Частичное или полное подавление образования возбуждения в узле Кейт-Фляка ведет к проявлению атрио-вентрикулярной блокады или к автоматии желудочков сердца при исчезновении импульсов в узле Кейт-Фляка. Вместе с тем при интактных nn. vagi автоматическая деятельность желудочков сердца продолжается дольше, чем при перерезанных.

Таким образом, становится понятным, что при умирании людей и животных терминальная деятельность сердца может быть различной длительности, и, наряду с этим, имеются неодинаковые электрические явления с сердца. Если специфическая мускулатура узла Кейт-Фляка адаптирована к приему субминимальных импульсов из центра n. vagi, то при кислородном голодании в ней исчезает образование возбуждения, тогда как в специфической мускулатуре желудочков сердца периодически развивается возбуждение. Вместе с тем, наряду с подавлением возбуждения в узле Кейт-Фляка, происходит повышение возбудимости узла Ашоф-Тавара со всеми его разветвлениями. Об этом можно судить по автоматической деятельности желудочков сердца в терминальной стадии при сохранных nn. vagi, а также потому, что автоматическая деятельность желудочков сердца может внезапно переходить к фибрилляции желудочков при механическом и других раздражениях специфической мускулатуры желудочков сердца.

В тех случаях, когда при кислородном голодании тканей в терминальной стадии сердечной деятельности выключены импульсы по n. vagi или узел Кейт-Фляка на адаптирован к их приему, автоматическая деятельность желудочков сердца не проявляется или исчезает скорее, чем сокращения предсердий.

Различные формы ЭКГ при умирании людей должны найти объяснение в функциональном состоянии сердца и экстракардиальной нервной системы еще в премортальной стадии, когда нарастает кислородная недостаточность тканей. В премортальной стадии происходят уже значительные изменения в метаболизме человека или животного, что на фоне различных болезненных состояний ведет к определенному изменению возбудимости специфической мускулатуры сердца и отражается на распространении возбуждения, а также на восстановительных процессах в миокарде. С другой стороны, центры

экстракардиальных нервов при разных состояниях организма посылают импульсы возбуждения различной интенсивности, которые могут быть приняты или отклонены сердцем в зависимости от его физиологического состояния в премортальной стадии.

Терминальная стадия сердечной деятельности является результирующей того состояния, которое развивается в премортальном периоде. Поэтому прав Schellong, указывая, что анатомически и физиологически интактное сердце в терминальной стадии обнаруживает еще хорошо выраженную способность к гетеротопной автоматии, которая выявляется при возбуждении узла Ашоф-Тавара и при подавлении узла Кейт-Фляка специфической мускулатуры сердца. Наши эксперименты это хорошо подтверждают. Они подтверждают также положение, высказанное мной раньше, что импульсы возбуждения, возникающие в узле Кейт-Фляка специфической мускулатуры, регулируют возбудимость специфической мускулатуры желудочков сердца, так как, ритмически поступая в узел Ашоф-Тавара, предохраняют его от повышения возбудимости. Изучение сердечной деятельности в терминальной стадии дает возможность видеть уже нарушения во взаимно настроенной возбудимой гетерогенной системе сердца. Однако и в этой стадии сердечной деятельности возможно обратимое состояние сердца, необходимо только увеличить подвоз к тканям сердца кислорода и адреналина при посредстве циркулирующей крови. Даже фибрилляция желудочков сердца не является препятствием для восстановления нагнетательной деятельности сердца, так как фибрилляция легко подавляется инъекцией в коронарные сосуды раствора KCl, а после инъекции CaCl₂ восстанавливается синцитиальная деятельность миокарда желудочков сердца.

Эксперименты подтвердили еще раз, что тонические импульсы из центра п. vagi повышают возбудимость специфической мускулатуры желудочков сердца, причем вполне возможно, что повышение возбудимости происходит не только через подавление возбуждения в узле Кейт-Фляка, но и путем прямого воздействия на специфическую мускулатуру желудочков. Мной экспериментально доказана возможность прямого действия п. vagi на желудочки сердца собаки, так как при автоматической деятельности желудочков, когда отсутствуют импульсы из узла Кейт-Фляка, раздражение п. vagi фарадическим током вызывает замедление и остановку сокращений желудочков.

Из опытов также вытекает, что во время терминальной деятельности сердца возбуждение специфической мускулатуры предсердий легче подавляется субминимальными импульсами из центра п. vagi, чем в специфической мускулатуре желудочков. Если же nn. vagi перерезаны или сердце не адаптировано к приему импульсов из п. vagi, то периодически возникает возбуждение в узле Кейт-Фляка и роли перемещаются, так как последние электрические явления проявляются с предсердий, а не с желудочков.

В ы в о д ы

Нет особых оснований предполагать, что специфическая мускулатура предсердий и желудочков имеет различную стойкость в отношении кислородной недостаточности, так как в терминальной стадии деятельность предсердий и желудочков в значительной мере определяется наличием или отсутствием тонических импульсов из центра п. vagi. Торможение узла Кейт-Фляка сопровождается повышением возбудимости узла Ашоф-Тавара, и на этом фоне развивается более или менее интенсивное периодическое возбуждение специфической

мускулатуры желудочков, что может вести даже к проявлению фибрилляции их как форме максимального возбуждения специфической мускулатуры желудочков. В этих случаях терминальная деятельность сердца заканчивается электрическими явлениями из правого или левого желудочков (правограмма и левограмма) или фибрилляцией желудочков.

Если торможения узла Кейт-Фляка не наступает, то не будет повышаться и возбудимость узла Ашоф-Тавара.

В этих случаях терминальная деятельность сердца заканчивается электрическими явлениями с предсердий с весьма редкими проявлениями возбужденного состояния желудочков. При таких состояниях фибрилляции желудочков сердца не наступает.

ЛИТЕРАТУРА

1. Heyler, Münch. med. Wschr., S. 2894, 1912.—2. Robinson, J. exp. medic., 16, 291, 1912.—3. Halsley, Heart, 6, 67, 1915.—4. Jamoda, цит. по Фогельсону Л. И.—5. Deinde u. Davidson, Arch. int. Med., 28, 663, 1921.—6. v. Hoesslin, Klin. Wschr., 1, 15, 1923.—7. Scheilong, Zschr. exper. Med., 36, S. 297, 1923.—8. Bohnenkamp, Klin. Wschr., S. 1829, 1923.—9. Kahn u. Goldstein, Amer. j. med. sc., 3, 1924.—10. Фогельсон Л. И., Медико-биол. журн., 6, 3—14, 1928.—11. Martini u. S. Ckell, Dtsch. Arch. klin. Med., 158, 5/6, 350, 1928.—12. Turner, Amer. heart j., 6, 743, 1931.—13. Penati, Klin. Wschr., 32, 1933.—14. Schrader u. Schlomku, Dtsch. Zschr. gerichtl. Med., 20, 351, 1933.—15. Laubry a. Degas, Rev. med., 51, 530, 1934.—16. Iwasaki, Klin. Wschr., 39, 1397, 1935.—17. Misao, Maeda, Tanaka, Nome Itoh, Zschr. klin. Med., 130, 332, 1936.—18. Meneses Hoyos, Jorge, Presse méd., 11, 1420, 1937.—19. Straub, Zschr. Biol., 53, 106, 1910.—20. Lautenbacher, Presse méd., 11, 1031, 1937; Arch. mal. coeur, 30, 376, 1937.—21. Traube, Ges. Beitr. z. Pathol. u. Physiol., 1, S. 382, 1864.—22. Konow u. Stenbeck, Skand. Arch. f. Physiologie, 1, S. 414, 1889.—23. Brown-Sequard, цит. по Tigerstedt.—24. Meltzer u. Joseph, Physiol. d. Kreislaufes, 11.—25. Смирнов А. И. Советская клиника, № 83/84, 1931; Клиническая медицина, № 7. 1937.

ÜBER DIE TERMINALE HERZTÄTIGKEIT

A. I. Smirnow

Vom Lehrstuhl f. Physiologie (Vorst.: Prof. A. I. Smirnow) d. Medizinischen Hochschule am
Klinischen Institut d. Moskauer Gebiets

Es liegen keine besonderen Anhaltspunkte vor dafür, dass die Resistenz der spezifischen Muskulatur der Vorhöfe und der Herzkammern gegenüber Sauerstoffmangel verschieden sei, da die Tätigkeit der Vorhöfe und Kammern im terminalen Stadium weitgehend durch das Vorliegen oder Fehlen tonischer Impulse aus dem Vaguszentrum bestimmt wird. Hemmung des KF-Knotens geht einher mit Steigerung der Erregbarkeit des AT-Knotens. und auf diesem Hintergrund entwickelt sich eine mehr oder weniger intensive periodische Erregung der spezifischen Ventrikelmuskulatur; dies kann sogar das Auftreten von Kammerflimmern herbeiführen, als einer Äusserung maximaler Erregung der spezifischen Ventrikelmuskulatur. In diesen Fällen kommt die terminale Herztätigkeit mit elektrischen Phänomenen vom rechten oder linken Ventrikel (Dextrogramm oder Laevogramm) zum Abschluss.

Falls keine Hemmung des KF-Knotens eintritt, so nimmt auch die Erregbarkeit des AT-Knotens nicht zu.

In diesen Fällen endet die terminale Herztätigkeit mit elektrischen Erscheinungen von den Vorhöfen, bei sehr seltenen Äusserungen von Ventrikel-erregung. Bei solchen Zuständen tritt kein Herzflimmern auf.

О СОСТОЯНИИ ВОЗБУЖДЕНИЯ СЕРДЦА ПО ДАННЫМ ХРОНАКСИМЕТРИИ В УСЛОВИЯХ ОПЫТА СТАННИУСА

Н. А. Шошина

Из физиологической лаборатории
II Ленинградского медицинского института

Поступила в редакцию 21.II.1940 г.

Прекращение автоматической деятельности сердца при наложении первой лигатуры Станниуса связано с двумя моментами. С одной стороны, лигатура, нарушая физиологическую целостность препарата, выключает нижележащие отделы сердца из-под влияния импульсов, возникающих в венозном синусе. С другой стороны, сдавливание при наложении лигатуры является сильным механическим раздражителем, при действии которого нервная система сердца должна притти в состояние длительного возбуждения [Вериго (1)]. Взгляд, что остановка является результатом тормозного влияния на узел Биддера, был глубоко распространен среди физиологов, признающих наличие в области предсердий узла Людвига. Heidenhain (2, 3) и Langendorff (4) рассматривали прекращение сердечной деятельности при наложении лигатуры как результат торможения. Engelmann (5) указывает на признаки тормозного состояния не только предсердий и желудочка, но иногда и венозного синуса в результате раздражающего действия лигатуры. Он предполагает, согласно представлениям Heidenhain, что тормозное влияние связано с одновременным раздражением задерживающих ветвей блуждающего нерва. По данным Hofmann (6), частичная перерезка или перевязка стенок предсердия остановки не вызывает, хотя в этих условиях волокна *p. vagi* также должны были бы подвергнуться раздражению, а перерезка стенок при сохранении нервов перегородки действует так же, как лигатура Станниуса. Отрицая значение механического раздражения интракардиальных ветвей блуждающего нерва, Hofmann (7) считает, что остановка после первой лигатуры Станниуса все же является результатом торможения автоматии желудочка. Rothberger (8, 9) указывает, однако, на обоснованность противоположного мнения, отрицающего тормозную природу остановки. В современном представлении нервные ганглии сердца холоднокровных животных представляют диффузную цепь нервных клеток, рассеянную по миокарду. Каждый участок этой системы в большей или меньшей степени способен превратиться в источник автоматических импульсов. Eckard (10), Engelmann (11), Karlewieser описали место возникновения ведущих импульсов в стенке венозной воронки в *ostium* сердца лягушки. Граменицкий (12) предполагает наличие особого центра предсердий, кроме автоматического центра синуса, по линии *ostio-basale septi*. Этот центр при наложении классической лигатуры Станниуса разобщается. При этом наличие остановки и отсутствие ее зависят, по мнению Граменицкого, от характера отделения или перевязки.

Наличие тормозного состояния после наложения первой лигатуры по Станниусу отчетливо выявлено в нашей совместной работе с Шерешевским (13); о торможении мы судим по изменению сократительного ответа на внешние раздражения разной интенсивности, частоты и характера, приложенные непосредственно к сердечной мышце в области верхушки желудочка.

В наших опытах функциональное состояние сердечной мышцы после станниусовой перевязки постепенно менялось. Это заставило ожидать отражения этих изменений в хронаксиметрических данных. Ряд авторов, в том числе и мы (14), получили противоречивые результаты при определении хронаксии в условиях раздражения *p. vago-sympathici*. Равным образом Field и Brücke (15) получили подобные же результаты при прекращении автоматической деятельности сердца от наложения лигатуры Станниуса. В 6 опытах (из 10) они наблюдали укорочение, в 2 опытах — удлинение и в 2 опытах — отсутствие изменений хронаксии.

По Ascher и Nowinsky (16), хронаксия желудочка при станниусовой лигатуре укорачивается так же, как при раздражении *p. vagi*, реобазы же может не меняться.

Жуков и Гуркин (17) наблюдали при раздражении *p. vago-sympathici* укорочение хронаксии, а при наложении лигатуры Станниуса (в марте — апреле) — укорочение, сменяющееся легким удлинением. При этом редкие искусственные ритмические раздражения вызвали удлинение хронаксии, а при учащении ритма раздражений наблюдалось укорочение; дальнейшее уменьшение интервала между раздражениями до 0,8 секунды вновь вызвало удлинение. Жуков и Гуркин подчеркивают динамич-

ность хронаксии под влиянием раздражений. На укорочение хронаксии под влиянием раздражений указывают Field и Brücke. Авторы приписывают удлинение хронаксии прекращению естественных раздражений, поступающих из синуса, т. е. переходу к покою; возвращение же к обычной укороченной хронаксии они приписывают переходу к деятельному состоянию под влиянием искусственных ритмических раздражений.

Как известно, сердце, остановленное различными способами (лигатура Станниуса, раздражение *p. vagi*, действие хлоралгидрата), способно иногда возобновлять свою ритмическую деятельность. Это возобновление автоматии связано с предварительным видоизменением функционального состояния сердечной ткани, о чем можно судить по сдвигам отдельных показателей (хронаксии, реобазы, лабильности и др.), обнаруженным в наших опытах (13, 14); изменения в состоянии функционального уровня сердца протекают самостоятельно, независимо от внешних воздействий и вызываемых ими сдвигов. Поэтому мы считаем, что остановленное сердце находится в состоянии стационарного возбуждения, испытывающего фазные колебания, а спонтанное возобновление работы сердечной ткани связано с изменением уровня стационарного возбуждения.

Исходя из указанных предположений, мы в предыдущей работе проследим сдвиги функционального состояния сердца, остановленного раздражением *p. vagi* (14).

Хронаксия в течение остановки не оставалась одинаковой — она испытывала закономерные чередующиеся фазные колебания. Укорочение хронаксии сменялось удлинением, удлинение опять укорочением, иногда достаточно резким. Реобаза менялась значительно меньше. Решающее значение приобретала длительность раздражающего стимула. Появлению спонтанных сокращений предшествовало обычно укорочение хронаксии еще несокращающегося сердца. Различные сдвиги и длительность протекания отдельных фаз зависели от условий прекращения автоматии; при раздражении изолированных волокон блуждающего нерва фаза удлинения продолжалась дольше и была выражена ярче; при раздражении общего ствола *p. vago-sympathici* чаще удавалось уловить фазу укорочения. Глубина изменений зависела от функционального состояния препарата, от неодинаковой силы агента, вызывающего остановку.

В данной работе исследования были проведены на сердце, остановленном наложении первой лигатуры Станниуса. Условия определения хронаксии и реобазы оставались теми же, что и при раздражении *p. vagi* (14). Для определения реобазы и хронаксии мы пользовались хронаксиметром типа Bourguignon; реобаза определялась постоянным током. Раздражался препарат обычным псевдоуниполярным способом; диффузный электрод помещался в рот, игольчатый втыкался в верхнюю треть желудка. Хронаксия до наложения лигатуры определялась по экстрасистоле, во время остановки — по первому ответному сокращению. Опыты велись на зимних лягушках, в декабре, в наиболее благоприятное время для длительного прекращения автоматии при станниусовской перевязке. При прекращении автоматии в опыте Станниуса изменения хронаксии носят фазный характер аналогично тому, что имеет место при остановке сердца раздражением *p. vagi*.

Кратковременное и сравнительно редко улавливаемое укорочение хронаксии сменялось хорошо выраженным удлинением, а затем вновь укорочением, предшествующим появлению спонтанных сокращений. В отличие от опытов с раздражением *p. vagi* здесь отчетливо выявляется замедление в сдвигах хронаксии. Особенно отчетливо проявляется затягивание фазы удлинения хронаксии при сравнительно

устойчивой реобазе. В 90% исследований хронаксия удлинялась. Из 14 опытов в 4 хронаксия сдвигалась выше 30—40 σ на 20—30 минут. На рис. 1 приведен типичный случай такого резкого удлинения хронаксии.

В 3 случаях при сравнительно неглубоких изменениях хронаксии с 4 σ до 12—13 σ последняя очень медленно возвращалась к первоначальным величинам, удерживаясь на уровне 6 σ в течение 30—60 минут; в 4 опытах кратковременное удлинение хронаксии (свыше 20 σ) резко изменялось в сторону уменьшения ее до величины, вдвое короче исходной. На рис. 2 приведен случай, когда после небольшого удлинения хронаксии наблюдалось длительное укорочение ее (в три раза по сравнению с ис-

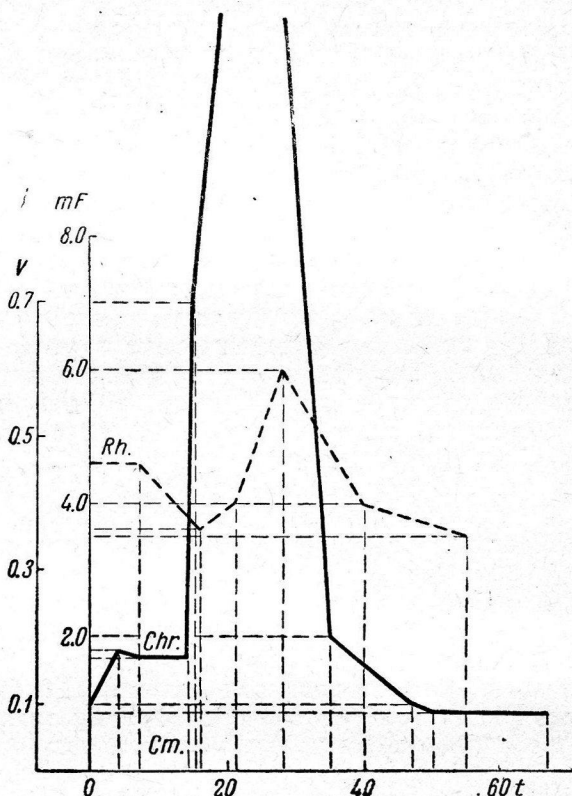


Рис. 1. Изменения хронаксии после наложения первой лигатуры по Станниусу. Буквами *См.* обозначен момент наложения лигатуры Станниуса, *С* — начало спонтанных сокращений, *t* — время в минутах

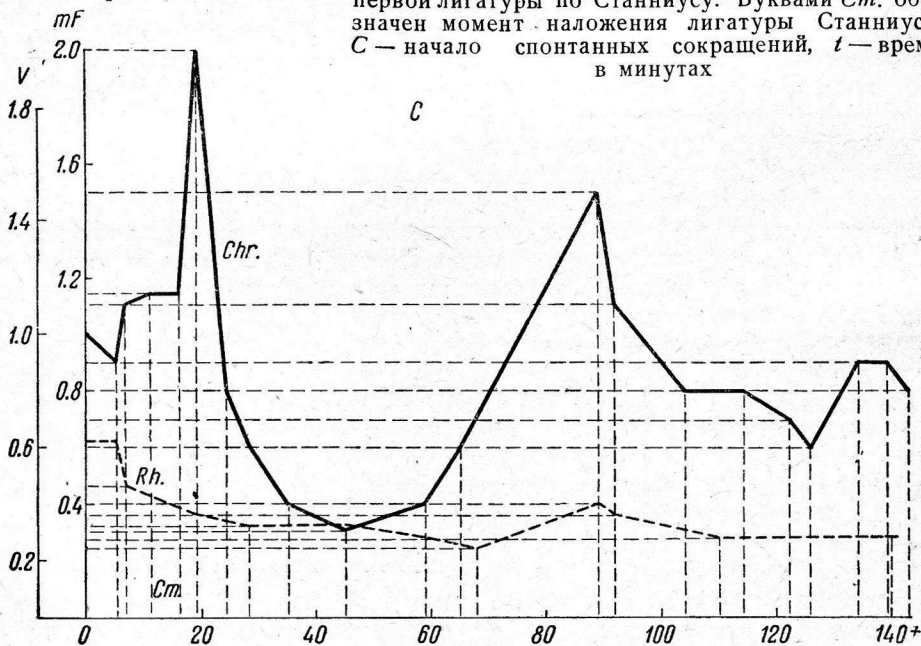


Рис. 2. Укорочение хронаксии сердца, остановленного лигатурой Станниуса. Буквами *См.* обозначен момент наложения лигатуры Станниуса, *С* — начало спонтанных сокращений, *t* — время в минутах

ходной величиной) при отсутствии спонтанных сокращений. Появление спонтанных сокращений вызывало легкое удлинение хронаксии.

В 2 случаях хронаксия после наложения лигатуры Станниуса оставалась без изменений или колебалась очень незначительно. В одном опыте удалось уловить отмеченное в работе Жукова и Гуркина легкое укорочение хронаксии, предшествующее удлинению ее.

Реобазы испытывала меньшие колебания: в некоторых опытах она слегка увеличивалась, но в большинстве случаев (60%) проявлялось характерное колебание реобазы, начиная с момента остановки сердца: в фазе удлинения хронаксии реобазы в первые минуты остановки уменьшалась, а затем вновь увеличивалась.

Таким образом, при остановке сердца, вызванной наложением лигатуры Станниуса, фазные изменения хронаксии отчетливо выражены. Увеличение хронаксии при этом более длительное, чем при остановке от раздражения п. vagi, и всегда сменяется фазой укорочения хронаксии; эта фазность изменений хронаксии наступает, несмотря на отсутствие внешних раздражений. Во вторую фазу хронаксия становится короче хронаксии нормально сокращающегося сердца; лишь постепенно удлиняясь, она достигает величины хронаксии нормально сокращающегося сердца, а иногда, особенно с возникновением спонтанных сокращений, временно даже превышает ее, т. е. так же, как и в опытах с раздражением п. vagi, началу спонтанных сокращений предшествует укорочение хронаксии.

Упорное повторение фазных колебаний хронаксии выявляет закономерность периодичных колебаний функциональных свойств остановленного сердца. Разнообразие же результатов при любом способе прекращения автоматии, вероятно, зависит от глубины тормозных процессов и от того, что мы измеряем хронаксию не самого тормозного очага, а хронаксию прилежащих отделов сердца, лишь резонирующих на сдвиги стационарного возбуждения обычно ведущих отделов сердца.

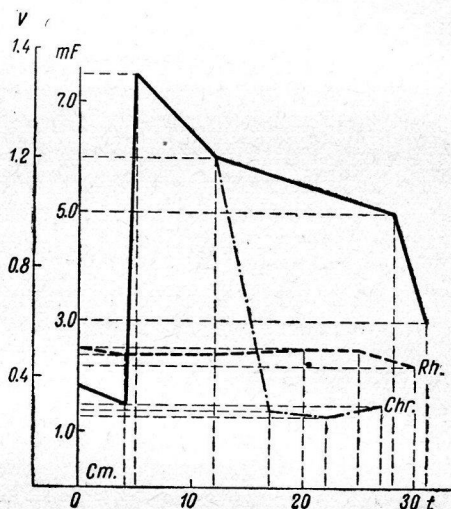
Возможно, что тормозные процессы в проводящей системе в области синуса и предсердий наподобие электротонических и периэлек-

Сдвиги хронаксии сердца при первой и третьей лигатуре Станниуса

Время	Реобазы	Хронаксия	Примечание
	V	mF	
12 час. 20 мин.	0,5	2,0	Наложена первая лигатура Станниуса
12 » 24 »	—	1,8	
12 » 30 »	0,48	2,3	
12 » 35 »	—	—	
12 » 36 »	—	1,5	
12 » 38 »	—	7,5	Наложена лигатура на верхнюю треть желудочка. Определения на разобщенной от основания верхушке сердца
12 » 43 »	—	6,0	
12 » 48 »	—	—	
12 » 52 »	0,5	1,45	
12 » 53 »	0,48	1,5	
13 » 00 »	0,48	5,0	Раздражающий электрод перенесен на основание желудочка, сохранившего связь с предсердиями
13 » 03 »	0,44	3,0	

тротонических влияний распространяются на отдельные части сердца. Для выяснения значения этих влияний на остановленном сердце по совету проф. Ю. М. Уфлянда была поставлена серия опытов с наложением во время стадии удлинения хронаксии третьей лигатуры по Станниусу. Эта лигатура разобщает, выключает верхушку сердца из сферы возможных влияний тормозного очага (таблица и рис. 3 и 4).

Рис. 3. Влияние первой и третьей лигатуры Станниуса на хронаксию верхушки сердца. Буквами *См.* обозначен момент наложения первой лигатуры по Станниусу. Сплошная черта — хронаксия сердца. Сложная пунктирная кривая — хронаксия отделенной верхушки



Действительно, хронаксия верхушки сердца при наложении третьей лигатуры Станниуса резко укорачивается и удерживается на этих уменьшенных величинах, в то время как хронаксия основания желудочка, не разобщенного с предсердиями и с очагом предполагаемых тормозных процессов, показывает продолжающееся удлинение.

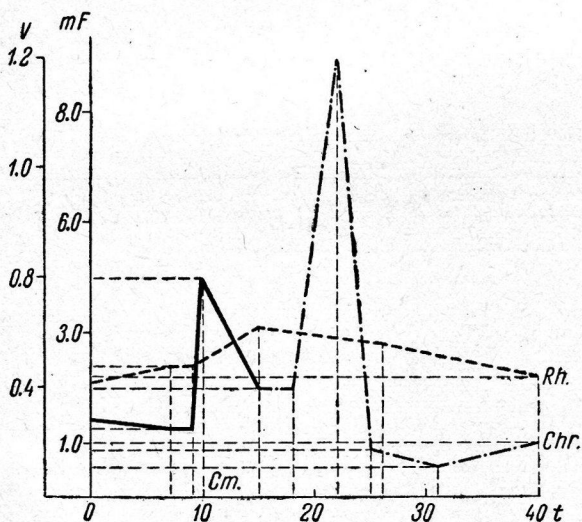


Рис. 4. Изменения хронаксии при первой лигатуре Станниуса и при механическом раздражении проводящей системы. Буквами *См.* обозначен момент наложения первой лигатуры Станниуса. Сложная пунктирная кривая — изменения хронаксии после механического раздражения проводящей системы сердца при наложении лигатуры на верхнюю треть желудочка

Регулярность наблюдаемых фактов несомненно доказывает, что изменения хронаксии сердца в условиях прекращения его автоматической деятельности наложением первой лигатуры по Станниусу зависят от распространения влияний из области основания сердца. Наложение же лигатуры на уровне атриовентрикулярной границы или

верхней трети желудочка, т. е. механическое раздражение любой части проводящей системы, может вызвать в нижележащем отделе сердца ту же последовательность изменений хронаксии, которую мы наблюдаем при наложении первой лигатуры Станниуса или раздражении п. vagi. Обычно в этих условиях наблюдается удлинение хронаксии, сменяющееся ее укорочением.

Желая убедиться в активном изменении функционального состояния сердца при наложении лигатуры Станниуса, мы воспользовались хлоралгидратом для прекращения автоматии сердца. В этих условиях исключалось влияние самого перехода от деятельного состояния к «покою» и избегались сдвиги, вызываемые выключением динамического влияния автоматических импульсов.



Для остановки сердца хлоралгидратом мы пользовались методикой, которая применялась в школе Л. А. Орбели, Ten-Katé, Тонких и Михалевой (16). Относительно хлоралгидрата известно, что он вызывает ослабление сердечной деятельности в результате постепенно развивающегося паралича моторных ганглиев и самой мышцы. Наши опыты показали, что хронаксия сердца, прекратившего автоматическую деятельность под влиянием хлоралгидрата, испытывает далеко не всегда однозначные изменения. Наряду со случаями укорочения хронаксии можно наблюдать и картину, весьма напоминающую фазные колебания хронаксии, которые получаются в опытах с наложением лигатуры Станниуса и при раздражении п. vago-sympathici. Результаты одного из экспериментов приведены на рис. 5.

На рис. 5 видно, что лигатура Станниуса, накладываемая на остановленное хлоралгидратом сердце на фоне уже наступившего укорочения хронаксии, вызывает обычные фазные колебания хронаксии и реобазы.

Если в условиях отравления хлоралгидратом наступало резкое укорочение хронаксии, то при наложении лигатуры дальнейшего укорочения не наблюдалось, а наступало, наоборот, удлинение хронаксии. Очевидно, при этом важную роль играет исходное состояние препарата.

На основании вышеизложенного мы пришли к следующим выводам.

1. Сердце, остановленное наложением лигатуры Станниуса, испытывает фазные колебания возбудимости. Эти изменения возбудимости, наступающие при механическом раздражении любой части проводящей системы сердца, а также и при отравлении хлоралгидратом, аналогичны изменениям, вызванным раздражением п. vagi.

2. При длительной остановке сердца, вызванной наложением лигатуры Станниуса, в 90% наших опытов хронаксия испытывала резкое удлинение (до 30—40 σ и выше). Фаза удлинения хронаксии при этом протекает значительно дольше, чем при раздражении п. vagi.

3. Сдвиги реобазы в этих условиях значительно слабее сдвигов хронаксии. При наложении лигатуры Станниуса в 60% случаев реобаза испытывала кратковременное уменьшение, которое сменялось на фоне продолжающегося удлинения хронаксии увеличением и постепенным возвращением к норме.

4. Резкие изменения хронаксии и фазные колебания ее указывают на тормозную природу прекращения автоматической деятельности сердца.

Источником этих тормозных влияний, очевидно, являются нервные клетки, в которых местное стационарное возбуждение под влиянием сильного раздражения достигает определенного уровня.

5. Фазные колебания возбудимости и хронаксии сердца, прекратившего автоматические сокращения в результате наложения лигатуры или раздражения п. vagi, нельзя отнести за счет выпадения динамического влияния импульсов и перехода ткани из деятельного состояния в покойное. Не отрицая сильного динамического влияния раздражений, особенно во время остановки, данные показывают существование более длительных изменений функционального состояния сердца независимо от наличия или отсутствия спонтанных сокращений.

6. Опыты с дополнительной лигатурой на верхней трети желудочка доказывают, что наблюдаемые изменения возбудимости при воздействии агентов, прекращающих ритмическую деятельность, связаны с нервными влияниями. Хронаксия отделенной верхушки резко отличается от хронаксии той части сердца, которая находится в связи с основанием сердца.

Передачу этих влияний можно представить себе аналогично распространению электротонических и периелектротонических сдвигов, распространяющихся от парабриотического очага, лежащего в области основания сердца, по типу субординационных сдвигов в центральной нервной системе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вериго, Основы физиологии, I, 817, 1905.— 2. Heidenhain, Inaug. Diss., Berlin, 1854.— 3. Heidenhain, Müller's Arch., 479, 1858.— 4. Langendorff, Erg. d. Physiol., 341, 1902.— 5. Engelmann, Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiolog. Abteil., 505, 1903.— 6. Hofmann, Pflüg. Arch., 60, 139, 1895.— 7. Hofmann, Zschr. Biol., 72, 229, 1920.— 8. Rothberger, Bethes Hdb., 7, 532, 1926.— 9. Rothberger, Erg. d. Physiol., 32, 1931.— 10. Eckhard, Beiträge a. Anat. und Physiol., I, 147, 1858.— 11. Engelmann, Pflüg. Arch., 63, 115, 1897.— 12. Граменицкий М. И., Тр. II Ленингр. мед. ин-та, вып. VII, 66, 1935.— 13. Шерешевский и Шошина, Учен. зап. Ленингр. гос. ун-та, вып. 10, 45, 1939.— 14. Шошина, О состоянии возбужд. сердца по данным хронаксиметрии при раздражении п. vagi, 1936 (в печати).— 15. Field u. Brücke, Pflüg. Arch., 213, 1926.— 16. Ascher u. Nowinsky, цит. по Rothberger, Erg. d. Physiol., 32, 1931.— 17. Жуков и Гуркин, Усвоение ритма на сердце, 1937 (в печати).— 18. Михалева, Физиол. журн. СССР, 18, 348, 1935.

ÜBER DEN ERREGUNGSZUSTAND DES HERZENS AUF GRUND CHRONAXIMETRISCHER BEFUNDE UNTER DEN BEDINGUNGEN DES STANNIUS'SCHEN VERSUCHS

N. A. Schoschina

Aus dem Physiologischen Laboratorium des 2.
Medizinischen Instituts, Leningrad

Viele Autoren (Heidenhain, Langendorff, Engelmann, Hofmann, Rothberger, Gramenitzky u. a.) haben die Anschauung geäußert, dass der Herzstillstand bei Anlegen der ersten Stannius'schen Ligatur durch Hemmung verursacht ist. In Zusammenarbeit mit L. M. Schereschewsky hat Verf. Änderungen des Funktionszustands des Herzens nach Anlegen der 1. Ligatur nach Stannius und phasische Schwankungen dieses Zustands während der ganzen Dauer des Stillstands nachgewiesen. Auf diese phasischen Schwankungen ist offenbar die Buntheit der chronaximetrischen Befunde (Field u. Brücke, Ascher u. Nowinsky, eigene Beobachtungen) zurückzuführen.

Unsere Versuche wurden an Winterfröschen angestellt, zu der für anhaltende Unterdrückung der Automatie günstigen Zeit. Es wurden während der ganzen Versuchszeit Messungen der Chronaxie und der Rheobase des Ventrikels ausgeführt, und zwar am normal schlagenden Herzen und nach Anlegen der 1. Stannius'schen Ligatur — vom Beginn des Stillstands bis zu dessen Abschluss.

Es wurden folgende Feststellungen erhoben:

1. Anlegen der 1. Stannius'schen Ligatur führt zu phasischen Änderungen der Chronaxie, gewöhnlich (in 90% unserer Versuche) nach seiten ihrer Verlängerung, manchmal bis auf 30—40 σ. Die Phase der Verlängerung der Herzchronaxie dauert bei dieser Art vom Herzstillstand viel länger an als beim Stillstand nach Vagusreizung. Die Verlängerungsphase wird durch eine Verkürzungsphase abgelöst.

Vor dem Auftreten spontaner Kontraktionen verkürzt sich die Chronaxie mitunter um mehr als das dreifache gegenüber dem Anfangswert.

2. Die Rheobase wies geringere Schwankungen auf. Gewöhnlich erfuhr sie noch während der Verlängerung der Chronaxie eine geringe Änderung; nach einer Verminderung in den ersten Minuten des Stillstands begann sie wieder zuzunehmen.

3. In vielen Versuchen schritt die Verkürzung der Chronaxie der Erneuerung spontaner Kontraktionen voran.

Auf grund dieser Befunde meinen wir, dass die starken Änderungen der Chronaxie und die phasischen Schwankungen des Funktionszustands die Annahme bestätigen, dass der Herzstillstand auf Hemmung beruht. Den Herd der hemmenden Einflüsse stellen offenbar Nervenzellen dar, in denen unter dem Einfluss der starken Reizung die dauernde stationäre lokale Erregung eine gewisse Höhe erreicht und periodische phasische Schwankungen durchmacht, abgesehen von eventuellen dynamischen Verschiebungen unter dem Einfluss von Reizen. Die Ausbreitung dieser Einflüsse auf das Ventrikelgebiet kann man sich nach Art der Ausbreitung elektrotonischer und perielektrotonischer Einflüsse denken.

Zur Klarstellung dieser Fragen wurde eine neue Versuchserie durchgeführt:

1. Nach Stilllegung des Herzens durch 1. Stannius'sche Ligatur wurde während der Phase der Chronaxieverlängerung die Herzspitze durch Anlegen der dritten Stannius'schen Ligatur der Einwirkung der vermutlichen Einflüsse seitens des Hemmungsherds entzogen. Die Chronaxie der abgetrennten Herzspitze zeigte eine steile Verkürzung und verblieb

auf den herabgesetzten Werten bei fortdauernder Verlängerung der Chronaxie im Gebiet der Ventrikelsbasis, die mit den Vorhöfen und dem Herd der vermutlichen Hemmungsvorgänge in Verbindung blieb.

2. Durch Anlegung einer Ligatur an der Atrioventrikulargrenze oder am oberen Drittel des Ventrikels, d. h. durch mechanische Reizung eines beliebigen Teils des Fortleitungssystems lässt sich an einem durch die erste Stannius'sche Ligatur bereits zum Stillstand gebrachten Herzen in den tiefergelegenen Abschnitten wieder dieselbe Reihenfolge von Chronaxieänderungen auslösen.

3. Anlegen der ersten Stannius'schen Ligatur auf ein durch Chloralhydrat zum Stillstand gebrachtes Herz rief gleichfalls Änderungen der Chronaxie hervor, von ähnlicher Art wie gewöhnlich. Nur liess sich hier fast immer und in ausgeprägter Form eine sonst sehr rasch ablaufende und selten erfasste anfängliche Phase verkürzter Chronaxie beobachten.

In jenen Fällen, wo das durch Chloralhydrat stillgelegte Herz verkürzte Chronaxie aufwies, verursachte die Ligatur nach Stannius eine Verlängerung ohne vorangehende Verkürzung.

4. Chloralhydrat, das die automatische Tätigkeit des Herzens aufhebt, verursacht selbst phasische Schwankungen der Chronaxie, die den oben erörterten analog sind.

Aus diesen Befunden und den Ergebnissen unserer vorangehenden Arbeit folgt, dass die Natur des Stillstands der automatischen Herzkontraktion bei Anlegen der Ligatur oder Reizung des gemeinsamen Vago-sympathikusstamms und einzelner Vagusfasern, sowie bei Vergiftung mit Chloralhydrat, ein und dieselbe ist. Die eintretenden Änderungen erinnern an das Bild der Zustandsverschiebungen bei Parabiose. Was die verschiedentliche Tiefe und Dauer der Einzelphasen betrifft, so hängt sie weniger von den spezifischen Eigenschaften des Agens ab, durch welches der Stillstand verursacht wird, als hauptsächlich vom Ausgangszustand des Herzens und von der Intensität der angewendeten Eingriffe.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

ВЛИЯНИЕ ЧАСТИЧНОГО УДАЛЕНИЯ МОЗЖЕЧКА НА РАБОТОСПОСОБНОСТЬ НЕРВНО-МЫШЕЧНОГО АППАРАТА

И. С. Страх

Из кафедры физиологии (зав.— проф.
П. М. Каплан) II Харьковского медицин-
ского института

Поступила в редакцию 14.IX.1939 г.

Нашей задачей было исследовать, каково влияние частичного (половинного) удаления мозжечка на работоспособность нервно-мышечного аппарата в условиях длительного его раздражения. С этой целью мы провели три серии исследований: первую — для установления нормы; вторую — для установления влияния половинного удаления мозжечка на работоспособность нервно-мышечного аппарата при раздражении его через периферический конец перерезанного п. *ischiadicus*, третью — тоже при раздражении нервно-мышечного аппарата через неперерезанный п. *ischiadicus*.

Было поставлено 47 опытов. Из них 6 на собаках, а остальные на кроликах. Из всех 47 опытов 21 опыт был поставлен на животных без операции на мозжечке, 19 — после предварительного (через 2—7 дней) удаления половины мозжечка; 7 опытов было контрольных.

Собаки обездвиживались с помощью морфинно-эфирно-хлороформного наркоза, а кролики с помощью 10% хлоралгидрата.

Объектом для раздражений были оба полуизолированных nn. *gastrocnemii* с сохраненным кровообращением, раздражаемые одновременно через nn. *ischiadici*.

Раздражение мышц, отягощенных 200 г каждая, производилось фарадическим током одного и того же индукционного аппарата, питаемого 4-вольтовым аккумулятором, при постоянном сопротивлении в сети. Расстояние вторичной катушки от первичной равнялось 12 см. Раздражение производилось с частотой 30 раз в минуту от 2 до 4 раз подряд, длительностью по 30—60 минут каждое, с интервалом между ними в 5—10 минут.

Результат в виде кривых сокращений мышц записывался на барабане кимографа. По высотам амплитуд сокращений и грузу определялась работа мышц в г/см.

Выводы

1. В нормальных условиях (без удаления половины мозжечка) работоспособность нервно-мышечного аппарата правой стороны почти во всех случаях выше работоспособности аппарата левой стороны.

2. Удаление правой или левой половины мозжечка влечет за собой снижение сокращений мышцы с оперированной стороны в подавляющем большинстве случаев, т. е. влияет на работоспособность нервно-мышечного аппарата в сторону резкого ее снижения с оперированной стороны.

THE EFFECT OF PARTIAL EXTIRPATION OF THE CEREBELLUM ON THE WORKING CAPACITY OF THE NEURO-MUSCULAR APPARATUS

I. S. Strakh

Chair of Physiology (Head — P. M. Kaplan) of the
2nd Medical Institute, Kharkov

К ВОПРОСУ О СЕКРЕЦИИ СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗ У ТЕЛЯТ¹

Д. А. Фомин

Из кафедры физиологии (зав. — проф.
Н. П. Тихомиров) Новочеркасского зооветеринарного института имени I Конной
армии

Поступила в редакцию 13.VI.1939 г.

Несмотря на значительное количество опубликованных в литературе исследований о деятельности слюнных желез жвачных животных, все же в этом вопросе имеется еще много неясностей. Данные авторов часто имеют противоречивый характер, встречается и неправильное толкование полученных фактов. Эти противоречия особенно резко выступают в немногочисленных исследованиях, касающихся своеобразной работы околоушных слюнных желез телят. В частности, вопрос относительно условно-рефлекторной секреции околоушной железы телят до последнего времени оставался открытым.

Исходя из этого, мы поставили задачей изучить некоторые неясные стороны безусловных и условных слюноотделительных реакций околоушных и слезистых желез у телят.

Работа была проведена на 6 телятах разного возраста — от 20 дней до 1 года 8 месяцев. У 2 телят были выведены наружу протоки околоушных желез. У остальных 4 опытных телят имелись хронические слюнные фистулы околоушных и слезистых желез. В ежедневный пищевой рацион телят входила дача NaHCO_3 с целью компенсации потери щелочей со слюной. В весеннее и летнее время животные пользовались выпасом. Собираение и учет слюны проводились обычным способом. При выработке условных рефлексов в качестве искусственного условного раздражителя был использован звуковой раздражитель — метроном.

Полученный нами экспериментальный материал вскрывает ряд новых, до сих пор неизвестных в литературе фактов. По некоторым же вопросам деятельности слюноотделительного аппарата телят наши исследования в одних случаях подтвердили литературные данные, в других — коренным образом разошлись с ними.

Непрерывная секреция околоушных желез, столь характерная для взрослых жвачных, отсутствует у телят в ранний (молочный) период их жизни, когда у них еще не развиты преджелудки; с возрастом же, в связи с переходом животных на грубую растительную пищу, околоушная железа обнаруживает нарастающую спонтанную секрецию. Полученные экспериментальные данные на телятах разного возраста не идут в разрез с толкованием некоторых авторов, объясняющих непрерывную секрецию околоушных желез жвачных как следствие постоянно действующего рефлекса со стороны преджелудков.

¹ Доложено в Новочеркасской физиологической группе 23.X.1938 г. и на VIII Кавказском съезде физиологов, биохимиков и фармакологов, Баку, 30.I.1939 г.

Заслуживают особого внимания подробно обследованные нами факты закономерного понижения непрерывной секреции околоушных желез телят при внезапном раздражении различных рецепторов (зрения, слуха, обоняния, кожного чувства). При частом повторении одного и того же экстренного раздражителя последний постепенно утрачивает тормозящее действие на непрерывную секрецию околоушной железы.

Дефекация, а также мочеиспускание у телят всегда ведут к снижению непрерывной саливации околоушных желез.

Вскрытые нами впервые в условиях суточного опыта факты, когда сон животного чрезвычайно резко снижал непрерывную секрецию околоушной железы, говорят не только о том, что торможение слюноотделительного центра происходит рефлексорным путем, но и о том, что это торможение может быть и центрального происхождения.

Раздражение слизистой рта различными веществами пищевого и отвергаемого характера показало более сложные отношения: одни вещества (сено, трава, отруби, ячменная мука, свекла, виннокислотная кислота, Na_2SO_4 и др.) увеличивают непрерывную секрецию, другие (0,5% HCl) почти не изменяют ее, третьи (вода в количествах, только смачивающих слизистую рта, и до 3—5 л при выпивании животным, болтушка из муки, молоко, растворы NaHCO_3 , песок и др.), как правило, всегда понижают ее.

Пережевывание жвачки, а также поедание грубого растительного корма телятами всегда вызывают у них увеличение непрерывной секреции околоушной железы, притом в большей мере, когда жевание происходит на стороне, соответствующей исследуемой железе, и в меньшей мере, если животное жует на противоположной стороне.

Среди испытанных нами пищевых средств наибольшим слюногонным действием обладало сено, трава, свекла, сравнительно меньшим — жмых, отруби и ячменная мука.

При постановке суточного опыта на теленке в возрасте 1 года 8 месяцев мы наблюдали выделение из одной околоушной железы за сутки больше 12 л щелочной слюны, что соответствует потере этим животным за указанное время свыше 100 г щелочи.

Околоушная слюна телят, полученная на различные раздражители, не обнаруживает больших колебаний в своем составе (сухой остаток, вода, щелочность).

Подкожная инъекция пилокарпина в количестве 0,4—0,5 мг на 1 кг живого веса теленка резко увеличивает непрерывное слюноотделение околоушной железы, а у молодых телят в молочный период питания, когда у них еще отсутствует спонтанная секреция околоушной железы, пилокарпин вызывает длительное (больше часа) отделение слюны.

Атропин в такой же дозе, значительно снижая непрерывный фон секреции околоушной железы, все же не вызывает полного прекращения этой секреции.

В связи с обследованными особенностями секреции околоушной железы у телят нами были изучены приемы для выработки и обнаружения условных рефлексов на эту железу.

Условно-рефлекторное раздражение (подразнивание кормом) оказывает двойное действие на функцию околоушной железы телят: при условии высокого фона непрерывного слюноотделения показывание корма снижает непрерывную секрецию, при низком же фоне, наоборот, повышает ее.

Выработка искусственного условного рефлекса на секрецию околоушной железы проходит через три последовательные фазы: в первой фазе выбранный искусственный раздражитель (звучание метронома) вызывает понижение непрерывной секреции, во второй фазе не оказывает никакого влияния на секрецию и в третьей фазе неизменно вызывает повышение непрерывной секреции.

Эти наши данные коренным образом расходятся с данными физиологической лаборатории Омского сельскохозяйственного института. При проведении наших опытов и просмотре соответствующей литературы нам пришлось ознакомиться с положением, выдвигаемым проф. Кринициным и его сотрудниками Хруцким, Павловым, Еловских и др., по вопросу об условно-рефлекторном слюноотделении околоушной железы у телят. В сборнике докладов VI Всесоюзного съезда физиологов, биохимиков и фармакологов авторы пишут следующее (стр. 760): «Условно-рефлекторная реакция на непрерывно секретирующих (!) околоушных железах в отличие от прерывно секретирующих (!) соответствующих желез у плотоядных животных и человека выражена не увеличением секреции, а, наоборот, снижением уровня секреции, а иногда и полным ее прекращением».

Мы были в недоумении, о каких условных рефлексах авторы вели речь, и только опубликованная (в «Физиологическом журнале СССР», т. XXV, стр. 495, 1938) работа Ф. С. Павлова в свете наших наблюдений показала нам источник ошибочного толкования данного вопроса указанными авторами. Ф. С. Павлову якобы удалось в согласии с этим толкованием выработать у телят искусственный условный рефлекс на свет и звонок с последующим угасанием и дифференцировкой его. Но приведенные в работе данные являются мало убедительными.

Во-первых, автор не объясняет, почему безусловным пищевым раздражителем выбрано было молоко. Может быть, потому, что молоко, находясь в ротовой полости теленка, тем самым оказывает тормозящее влияние на спонтанную секрецию околоушной железы?

Нам непонятно, почему не были взяты другие пищевые вещества, которые повышают секрецию, как, например, овес, служивший ему для поддразнивания. Во-вторых, автор ни словом не упоминает об испытании изолированного действия на секрецию околоушной железы индифферентных раздражителей — света и звонка до начала сочетания указанных раздражителей с питьем молока. Видимо, такие проверочные пробы не делались. Отсюда и становятся понятными те поспешно сделанные выводы о молниеносном образовании условной связи у бычка Красный, которые были получены автором в результате опыта от 13.X.1936 г., когда уже после второго сочетания пищевого и искусственного раздражителей (питье молока + свет электрической лампочки в 100 W) искусственный раздражитель (свет электрической лампочки) «приобрел» активное условно-рефлекторное действие, выразившееся в понижении непрерывной секреции околоушной железы.

Наш экспериментальный материал показал, что тот же свет (лампочка в 100 W) и звонок, примененные как впервые, так и в ряде последующих проб без сочетания с каким-либо безусловным пищевым раздражителем, снижали спонтанную секрецию *parotis* у телят и, таким образом, не являлись индифферентными раздражителями.

Дальше автор указывает на полученное им угасание «условного рефлекса», образованного на свет.

В наших опытах мы получили при повторении таких экстренных раздражителей, как звонок, свет, чесание расческой и др., угасание

обычного тормозящего действия последних, что мы уподобляем явлению гаснущего тормоза.

Полученная автором «дифференцировка» на синий свет (электрической лампочки в 40 W) на наш взгляд также неубедительна. Этот раздражитель сам по себе является настолько слабым, что в наших опытах с первой же пробы он не обнаруживал никакого тормозящего действия.

Не входя в дальнейшее рассмотрение цитированной работы, мы считаем необходимым отметить, что представление автора об индифферентных раздражителях, об условном рефлексе и его выработке, об угасании его и пр. не совпадает с тем учением, которое создано акад. И. П. Павловым и его школой.

Что же касается слизистых слюнных желез (подчелюстные и подъязычные) телят, мы отмечаем, что они выделяют слюну только в связи с раздражением ротовой полости как пищевыми, так и отвергаемыми веществами и в связи с условно-рефлекторными раздражителями.

Если деятельность околоушных слюнных желез телят чрезвычайно резко отличается от деятельности околоушной железы собаки, слизистые железы телят, не представляя большого отличия от работы таких же желез собаки, все же имеют некоторые особенности; например: питье воды телятами вызывает у них значительную секрецию из этих желез. Несколько неожиданным является тот факт, что пережевывание жвачки почти не оказывает слюногонного действия из слизистых желез.

Вязкость слюны слизистых желез резко колеблется в зависимости от качества введенного в рот раздражителя. Наибольшую вязкость имеет слюна, полученная на молоко; сравнительно высокой вязкостью также обладает слюна, выделенная на молочную сыворотку и на воду; меньшую вязкость имеет слюна, полученная на траву, сено, жмых и т. д.

Искусственный условный рефлекс на слизистые слюнные железы телят образуется легко и быстро.

ON THE SECRETION OF THE SALIVARY GLANDS IN THE CALF

D. A. Fomin

The Chair of Physiology (Head — Prof. N. P. Tikhomirov) of the Institute of Zootechnics and Veterinary Medicine, Novocherkassk

О РОЛИ БЛУЖДАЮЩЕГО НЕРВА В СЕКРЕТОРНОЙ И МОТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖЕЛУДКА У ЛОШАДЕЙ

И. А. Троицкий

Из отдела физиологии (зав. — проф. И. А. Троицкий) Всесоюзного института экспериментальной ветеринарии

Поступила в редакцию 5.IX.1940 г.

В литературе нет экспериментальных данных о роли блуждающего нерва в секреторной и моторной деятельности желудка у лошадей. В то же время выяснение данного вопроса, помимо теоретиче-

ского значения в сравнительной физиологии, имеет и практический интерес.

Применение фармакологических ваготропных веществ (Гуревич, Егоров, Полтырев и Чередков, Троицкий), давая материал для суждения о роли блуждающего нерва, все же не разрешает окончательно вопроса, почему мы применили перерезку блуждающих нервов у двух жеребят, имевших желудочную фистулу, и вели наблюдения как за секреторной, так и моторной деятельностью желудка.

Была сделана двусторонняя ваготомия двум жеребятам — одному с кличкой Шатура, имевшему предварительно наложенную простую фистулу желудка, и другому гастрозофаготомированному, с кличкой Мальчик.

Техника операции наложения желудочной фистулы и эзофаготомии у лошадей описана совместно с А. А. Кудрявцевым в специальной работе. Операция ваготомии производилась без наркоза. В верхней трети шеи сбрасывали шерсть, делали разрез длиной в 5—6 см, немного отступя от средней линии. После разреза кожи и подкожной клетчатки тупым путем проникали между трахеей и пищеводом (слева) или мышцами (справа). Находили сосудисто-нервный пучок и отпрепаровывали блуждающий нерв тупым путем. У лошади блуждающий и симпатический нервы проходят в одном стволе (Schmaltz); симпатический нерв отпрепаровывали и брали на лигатуру, периферический конец блуждающего нерва брали на лигатуру и пересекали его ножницами.

Ввиду того что у лошади существует непрерывная секреция желудочных желез, мы вели общее наблюдение за ходом секреции на фоне пустого желудка без раздражения блуждающего нерва и без кормовых раздражителей. В желудочном соке определялась кислотность и переваривающая способность, а также определялся удельный вес.

Результаты наших исследований показали, что односторонняя перерезка блуждающего нерва в первое время вызывает понижение кислотности желудочного сока, понижение переваривающей способности, повышение количества связанной соляной кислоты и повышение удельного веса. Наряду с понижением секреторной деятельности желудочных желез происходит увеличение выделения слизи, вследствие чего и увеличивается количество связанной соляной кислоты и повышается удельный вес.

Постепенно состав желудочного сока восстанавливается.

Перерезка обоих блуждающих нервов уже через час приводит к прекращению секреции, которая не восстанавливается в течение 48 часов. Переваривающая способность желудочного сока исчезает и не восстанавливается даже через 48 часов. Реакция желудочного содержимого щелочная.

Полученные данные позволяют заключить, что блуждающий нерв, находящийся постоянно в тонусе, является секреторным нервом желудочных желез.

Одновременно важно было выяснить роль блуждающих нервов и в моторной деятельности желудка, так как процессы секреторные и моторные протекают взаимосвязанно — нарушение моторных функций влечет за собой нарушение секреторных функций.

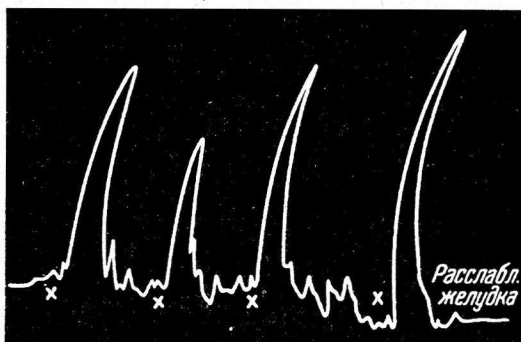
Мы изучали на двух жеребятах движения желудка по графическому методу, т. е. записывали на кимографе колебания давления в манометре под влиянием сокращения желудка.

Раздражение периферического конца блуждающего нерва производилось индукционным током, отрывистыми раздражениями при расстоянии спиралей на 5 см.

Опыты велись на фоне пустого желудка. Во время раздражения блуждающего нерва — жевательные движения и дрожание мышц. Мощные сокращения желудка при раздражении блуждающего нер-

ва иногда вызывали просачивание желудочного содержимого через фистульную пробку.

На второй день после перерезки одного блуждающего нерва был произведен первый опыт раздражения периферического конца блуждающего нерва тремя короткими включениями с интервалами. Получена следующая кимограмма (см. рисунок).



Кимограмма движения желудка после раздражения блуждающего нерва (второй день)

Анализ кимограммы показывает, что раздражение индукционным током блуждающего нерва вызывает мощные сокращения желудка, а через несколько повторных раздражений происходит перевозбуждение нерва и расслабление мышц желудка.

Следующий опыт, произведенный 23.IV.1937 г., дал аналогичную картину сокращений желудка после раздражения. В этом опыте мы перерезали симпатический нерв и заметных отклонений в моторике желудка не заметили.

Затем перерезанный нерв теряет свое функциональное значение и раздражение его не вызывает сокращений желудка.

Перерезка обоих блуждающих нервов у жеребенка Мальчика вызвала резкое нарушение моторных функций желудка, и желудочное содержимое не эвакуировалось в двенадцатиперстную кишку. За период наблюдения (4 суток после перерезки второго блуждающего нерва) моторные функции желудка не восстановились.

Таким образом, моторная деятельность желудка лошади подчинена импульсам, идущим из блуждающего нерва: раздражение электрическим током вызывает сокращения желудка, перерезка обоих блуждающих нервов прекращает моторику желудка.

ÜBER DIE ROLLE DES VAGUS BEI DER SEKRETORISCHEN UND MOTORISCHEN TÄTIGKEIT DES PFERDEMAGENS

I. A. Troizky

Abteilung f. Physiologie (Vorst.: Prof. I. A. Troizky)
des Instituts f. experimentelle Tierheilkunde, Moskau

ИЗМЕНЕНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЕРДЦА ПОД ВЛИЯНИЕМ СЕРОВОДОРОДА ПО ДАННЫМ ЭЛЕКТРОКАРДИОГРАФИИ

Г. Е. Сорокин и Н. М. Ольшанская

Из экспериментальной лаборатории (зав.—
проф. И. А. Пигалев) Государственного цент-
рального института курортологии

Поступила в редакцию 25.XII.1939 г.

Работами сотрудников Института им. Сталина в Мацесте Ойвина и Гуниной было установлено, что в крови больных, принимающих сероводородные ванны, находится свободный сероводород.

Этот факт представляет большую важность, так как ставит вопрос о возможности воздействия на тот или иной процесс путем введения сульфидной воды в кровеносное русло.

В клинической практике такой метод еще не применяется, но не исключено, что при некоторых заболеваниях он может найти свое место, тем более что в этом направлении имеются экспериментальные данные, свидетельствующие об эффективности подобного рода мероприятий.

Мы поставили себе задачей выяснить влияние внутривенного введения искусственной мацестинской воды на сердечную деятельность. При этом нас интересовало, во-первых, время наступления изменений со стороны сердечной деятельности, продолжительность их в зависимости от дозы вводимой воды и концентрации свободного сероводорода и, во-вторых, характер изменения реактивности сердца при повторных введениях сульфидной воды.

Опыты были проведены на кроликах. Искусственная мацестинская вода вводилась в количестве от 1 до 7,5 см³ в ушную вену. Концентрация сероводорода общего — 265 мг/л, свободного — 180 мг/л. Скорость введения воды, как мы установили в предварительных опытах, оказывает влияние на характер изменений сердечной деятельности, а именно, быстрое введение ведет к более резким сдвигам со стороны работы сердца. Поэтому во всех исследованиях мы придерживались одной и той же методики: вливание производилось равномерно, введение 5 см³ длилось 5 секунд. Показателем действия сульфидной воды служили электрокардиографические данные. Электрокардиограмма снималась до опыта, во время введения сульфидной воды и после введения (через 5, 15, 30, 45 секунд, 1, 2, 3 и более минут).

В результате произведенных исследований мы получили следующие данные. При введении 1,2—2,5 см³ (0,25—0,5 мг свободного сероводорода) отмечается замедление ритма сердечной деятельности.

При увеличении количества вводимой воды до 3, 5, 5 и 7 см³, т. е. до 0,7—1,2 мг свободного сероводорода, число сокращений сердца еще более уменьшается и доходит до 80—100 сокращений в 1 минуту вместо 250—300 сокращений до опыта. По окончании вливания замедление ритма держится некоторое время, затем число сокращений сердца начинает вновь нарастать и приходит через 1—2, иногда и через 3 минуты к доопытной частоте (см. таблицу).

Замедление ритма происходит за счет резкого удлинения паузы между двумя систолами, т. е. за счет удлинения диастолы сердца. Отдельные зубцы электрокардиограммы при этом значительно изменяются. У некоторых кроликов отмечается в начале вливания резкое увеличение желудочкового зубца *T* (рис. 1).

При введении от 5 до 7,5 см³ воды (свободного сероводорода 0,8—1,2 мг) зубец *T* снижается и может даже исчезнуть вовсе (гипосистолия и асистолия желудочков). Иногда при этом наступает временная тахикардия. Зубец *T* восстанавливается в большинстве случаев через 30—40 секунд после вливания. Еще более резкое влияние оказывает свободный сероводород на зубец *P*, который уже после

Изменение сердечной деятельности при внутривенном введении 5 см³ искусственной мацестинской воды

Время измерений	Число сокращений сердца в 1 минуту	Высота зубца <i>T</i> в мм	Высота зубца <i>P</i> в мм
До вливания	295	5	6
В середине вливания (2,5 см ³)	130	7	5
В конце вливания (5 см ³)	140	7	4
После вливания через 5 секунд	215 (гипосистолия)	0	0
» » » 30 »	100	3,5	0
» » » 60 »	110 (гипосистолия)	5	4
» » » 3 минуты	280	5	6

введения 1,25—2,5 см³ искусственной сероводородной воды (т. е. 0,2—0,5 свободного сероводорода) резко снижается. Введение 2,5—5 см³ сероводородной воды (т. е. 0,5—1 мг свободного сероводорода) давало полное сглаживание зубца *P*. Восстановление зубца *P* идет более медленно, чем зубца *T*, примерно через 45—60 секунд после вливания, а в некоторых опытах и через 2—4 минуты.

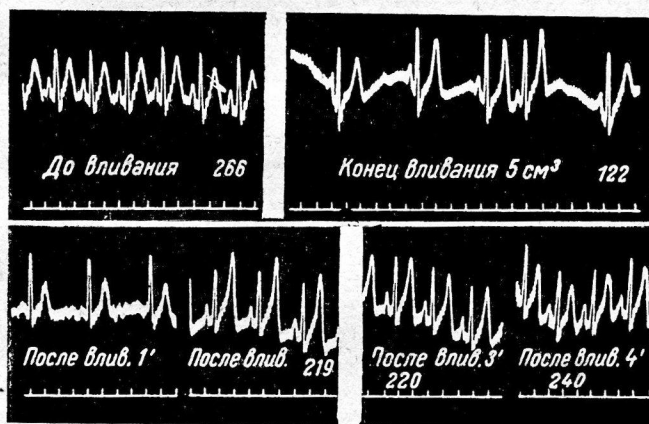


Рис. 1. Электрокардиограмма. Кролик № 69. Внутривенно введено 5 см³ искусственной мацестинской воды, 265 мг общего, 180 мг свободного H₂S. Тотчас после вливания резкое увеличение зубца *T*, замедление ритма и аритмия. Замедление держится до 2 минут. Увеличение зубца *T* вскоре после вливания исчезает. Через 2 минуты оно появляется снова. Зубец *T* восстанавливается полностью через 4 минуты

У некоторых кроликов после введения 5 см³ искусственной мацестинской воды появляются экстрасистолы из предсердий и из желудочков сердца.

При введении сероводородной воды дробными порциями (по 2—2,5 см³ с промежутками в 2—3 минуты) замедление ритма менее выражено и даже может вовсе не наступить.

Менее концентрированная сероводородная вода (150 мг/л общего и 90 мг/л свободного сероводорода), введенная в количестве 5, 10 и 15 см³, не дает замедления ритма и описанных изменений зубцов электрокардиограммы или эти изменения бывают выражены слабо.

Результаты опытов с искусственной мацестинской водой аналогичны результатам, полученным при введении в кровь естественной мацестинской воды, поэтому можно полагать, что механизм действия на сердце той и другой воды одинаков.

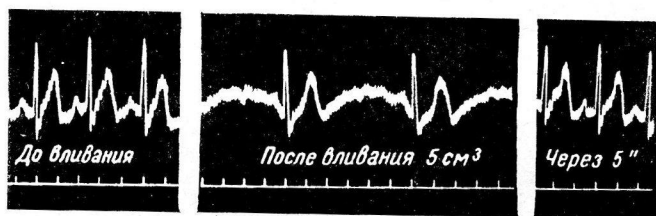


Рис. 2. Электрокардиограмма. Кролик № 69. Замедление ритма после повторных вливаний держится 2 секунды. Увеличения зубца *T* нет

Для выяснения вопроса о влиянии на сердце многократных введений сульфидной воды мы провели несколько опытов на кроликах, которым вводилась искусственная мацестинская вода концентрации 180 мг/л свободного сероводорода в количестве 5 см³ каждые 4—5 дней в течение 1—1½ месяцев и более. Некоторым кроликам последние 10—15 дней вливания делались ежедневно. Электрокардиограмма снималась каждые 4—5 дней, иногда чаще. В итоге мы отметили, что описанные выше изменения сердечной деятельности с каждым последующим введением сероводорода уменьшались: замедление ритма наступало, но не в такой резкой степени, как при первом введении мацестинской воды, ритм сердечной деятельности восстанавливался более быстро — уже через 5—10 секунд, а не через 1—2 минуты, как это было при первых вливаниях. Зубцы электрокардиограммы не изменялись так резко. Возвращение к доопытному состоянию высоты и форм зубцов электрокардиограммы наступало более быстро (рис. 2).

Таким образом, при повторных, многократных введениях сульфидной воды у кролика развивается своеобразное привыкание, и со стороны сердечной деятельности уже не отмечается тех резких колебаний, которые наблюдаются после первого вливания. Но такая пониженная реактивность непродолжительна. Через 10—15 дней после прекращения вливаний сероводородной воды на повторное введение кролик снова реагировал так же, как и при первом, а иногда даже и сильнее. При этом интересно, что замедление ритма сердечной деятельности и снижение зубцов появляются иногда не во время вливания, а через 5—6 секунд и держится довольно долго после вливания.

ÄNDERUNGEN DER HERZTÄTIGKEIT UNTER DEM EINFLUSS VON SCHWEFELWASSERSTOFF, NACH ELEKTROKARDIOGRAPHISCHEN BEFUNDEN

G. E. Sorokin und N. M. Olschanskaja

Aus dem experimentellen Laboratorium (Vorst.: Prof. A. I. Pigalew) des Staatlichen Zentral-Instituts f. Baderkunde

ВЛИЯНИЕ МАЦЕСТИНСКОЙ ВОДЫ РАЗЛИЧНОЙ КОНЦЕНТРАЦИИ НА АКТИВНОСТЬ МЕРЦАТЕЛЬНОГО ЭПИТЕЛИЯ

И. Т. Дорошенко

Из клинического научно-исследовательского института им. Сталина, Сочи-Мацеста

Поступила в редакцию 4.IX.1940 г.

Функция мерцательного эпителия представляет большую важность для очищения дыхательных органов от пыли, мокроты, бактериальной флоры и других вредных агентов. Задачей настоящей работы являлось изучение влияния на активность мерцательного эпителия сероводородной воды различной концентрации, применяющейся на курорте Сочи-Мацеста для ингаляционной терапии. Опыты были поставлены на лягушках. Слизистая оболочка нёба или пищевода лягушки разрезалась на несколько равных лоскутов, на которые пипеткой наносились капли сероводородной воды различной концентрации и для контроля капли пресной водопроводной воды. Активность мерцательного эпителия устанавливалась по скорости движения крупинки истолченного древесного угля, наблюдаемого под микроскопом. В результате произведенных исследований было установлено следующее.

1. Скорость прохождения частичек угля через поле зрения микроскопа при орошении слизистой оболочки мацестинской сероводородной водой средней концентрации (содержание H_2S — 96,6 мг/л, $pH = 7$) больше, чем при орошении той же водой слабой (содержание H_2S — 33,8 мг/л, $pH = 7,2$) или повышенной (содержание H_2S — 148,7 мг/л, $pH = 6,9$) концентрации. При орошении слизистой мацестинской водой средней концентрации наблюдается также наиболее интенсивное и наиболее продолжительное мерцание эпителия. Аналогичные данные были получены также при определении скорости продвижения по слизистой пищевода комочка канифоли при помощи записи соответствующих кривых на кимографе. Мацестинская вода средней концентрации вызывала значительное ускорение движения эпителия, в то время как вода повышенной концентрации обуславливала резкое торможение этого движения. Для выяснения вопроса о том, не зависит ли ускорение движения эпителия при орошении слизистой мацестинской водой средней концентрации от солей, содержащихся в этой воде, были поставлены специальные опыты, в которых производилось сравнительное определение влияния раствора Рингера, по составу солей приближающегося к мацестинской воде, и раствора Рингера, насыщенного сероводородом до средней концентрации. Оказалось, что раствор Рингера, насыщенный сероводородом, оказывает гораздо более сильное влияние на активность эпителия, чем раствор Рингера без сероводорода. Растворы Рингера, а также растворы, полученные при растворении в воде солей, полученных при выпаривании мацестинской воды, усиливали активность эпителия по сравнению с дистиллированной водой. Таким образом, факторами, обуславливающими усиление активности эпителия при орошении мацестинской водой средней концентрации, является сероводород и соли, содержащиеся в этой воде; главное значение имеет содержание сероводорода.

EINFLUSS VERSCHIEDENER KONZENTRATIONEN DES MAZESTA-WASSERS AUF DIE AKTIVITÄT DES FLIMMER-EPITHEL

I. T. Doroschenko

Aus dem Stalin-Institut f. klinische Forschung, Sotschi-Mazesta

О ГОМЕОСТАТИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ ПЕЧЕНИ В ОТНОШЕНИИ САХАРА КРОВИ

С. Г. Генес

Из отдела патофизиологии (зав.— проф. С. Г. Генес) Украинского центрального института эндокринологии и органотерапии

Поступила в редакцию 13.V.1940 г.

Гомеостатической реакцией по предположению Саллон называется способность органа к регуляции содержания в организме тех или иных веществ. В настоящей статье мы излагаем некоторые данные, полученные нами при исследовании гомеостатической функции печени в отношении содержания сахара в крови. Опыты были поставлены на собаках, причем кровь для определения сахара бралась почти одновременно из воротной и печеночной вен. Сахар в крови определялся по методу Hagedorn-Jensen. Опыты, поставленные на здоровых собаках, подвергавшихся действию эфирно-хлороформного наркоза или лапаротомии, показали, что высокое содержание сахара в крови в этих случаях понижается благодаря тому, что отдача сахара печенью уменьшается, причем имеется определенная зависимость между высотой содержания сахара в крови и степенью отдачи или задержки сахара печенью. В таблице приведены цифры, иллюстрирующие это положение.

Количество сахара, выделяемое печенью в связи с количеством его, притекающим к ней

№ собаки	Число исследований ¹	Средний уровень сахара в притекающей к печени крови в мг%	Среднее количество сахара, выделяемое печенью в кровь, в мг%
14	а) 8	80	37
	б) 9	88	20
13	а) 7	71	32
	б) 8	101	24
16	а) 9	97	4
	б) 8	82	14
18	а) 8	81	35
	б) 9	106	20

¹ а — исследования первой половины опыта, б — второй.

Аналогичные данные были получены при алиментарной нагрузке собак сахаром. В преобладающем большинстве случаев увеличение содержания сахара в крови, притекающей к печени после алиментарной нагрузки, сопровождалось уменьшением отдачи или даже задержкой сахара в печени. Отдельные исключения, вероятно, объясняются особенностями состояния печени к моменту опыта. При введении собакам инсулина было установлено, что печень не уменьшает выделения сахара в кровь. По мере уменьшения сахара в крови, притекающей к печени, отдача сахара печенью после введения инсулина даже несколько увеличивалась. То же самое наблюдалось и у депанкреатизированных собак. При алиментарной нагрузке сахаром депанкреатизированных собак было установлено, что по мере увеличения содержания сахара в крови печень также начинает в преобладающем числе случаев задерживать сахар. Приведенные данные, таким обра-

зом, показывают, что способность печени регулировать содержание сахара в крови сохраняется и у депанкреатизированных собак. Опыты, поставленные на собаках, у которых удалялись оба надпочечника или же перевязывались все сосуды надпочечников, показали, что введение инсулина этим собакам вызывает значительно уменьшенную отдачу сахара печенью, чем это имеет место у здоровых собак. Все же и в отсутствии надпочечников печень не теряет полностью своей способности выделять сахар при понижении его содержания в крови. Все приведенные выше данные позволяют заключить, что клетки печени действительно обладают гомеостатической функцией.

ON THE HOMEOSTATIC REACTION OF THE LIVER WITH REGARD TO BLOOD SUGAR

S. G. Genes

Dept. of Pathophysiology (Head — Prof. S. G. Genes) of the Ukrainian Central Institute of Endocrinology, Kharkov

МАТЕРИАЛЫ К ХИМИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ЦЕРЕБРОСПИНАЛЬНОЙ ЖИДКОСТИ В НОРМЕ У ОБЕЗЬЯН (ПАВИАНЫ И МАКАКИ)

*С. Д. Каминский, А. И. Минцев
и Г. А. Лебединская*

Из лаборатории патофизиологии
(зав. — проф. С. Д. Каминский)
Сухумского филиала ВИЭМ

Поступила в редакцию 10.IX.1939 г.

В процессе специальных исследований, которые велись в лаборатории Сухумского филиала ВИЭМ, попутно был накоплен материал, дающий представление о количественном содержании некоторых химических ингредиентов, главным образом электролитов, в ликворе нормальных обезьян. Литература по этому вопросу весьма скудна. В ликворе определялись следующие ингредиенты: сахар (Hagedorn-Jensen), хлор (Bang), калий (Cramer, Tisdal), кальций (de Waard) и магний (Cadient). Бралась также кровь одновременно с жидкостью для установления коэффициента ликвор/кровь. Исследования производились на 19 обезьянах, из них было 14 гамадрилов, 3 лапундра и 2 резуса. Для учета возрастных отношений мы исследовали ликвор обезьян различного возраста, начиная от 1½ до 15 лет. Жидкость бралась постоянно в одно и то же время с утра натощак, вначале под морфинным наркозом, затем по мере усовершенствования фиксации без всякого наркоза. У каждой обезьяны (за исключением трех) ингредиенты исследовались по 2—3 раза (за исключением 2 опытов). Результаты, полученные нами, сведены в табл. 1.

Из этой таблицы видно, что ликвор и у обезьян обладает наиболее характерными чертами, присущими человеческой жидкости, — довольно значительной концентрацией солей при относительной бедности белками и сахаром. Из этой таблицы видно также большое постоянство химического состава ликвора у обезьян, по крайней мере

Т а б л и ц а 1. Средние данные для каждой обезьяны с учетом средней ошибки в мг%

Кличка	Порода	Возраст	Удельный вес	Сахар	Хлор	Калий	Кальций	Магний
Сокол . .	Гамадрил	1½ года	1 006	76±6,9	507±26,4	15,5±0,5	5±0,15	3,7±0,6
Глафира .	»	1½ »	1 006	77±9,9	468±23	13,5±0,5	—	2,4±0,1
Феликс . .	»	2 »	—	71±3	530±21	13,7±6,6	7,3±13	4,4±6,4
Карп . . .	»	2 »	—	80	518	—	—	—
Чара . . .	»	2½ »	—	56±5,3	528±18	13±0,0	6±0,0	3,4
Марианна .	»	2½ »	—	62±1	518±22	13,5±0,8	6,5±0,3	3,4
Катя . . .	»	2½ »	—	67±7	497±16	12,9±0,6	6,5±0,2	3,8±0,9
Барон . . .	»	3 »	1 006	72±3	479±9	13,3±0,4	4,7±0,6	2,6
Фауст . . .	»	3 »	—	65±2	499±12	13,3±1,1	5,6±6,5	5,6±0
Герман . . .	»	3 »	—	69±5	505±17	19,8±0,8	5,8±0,1	3,6±0,2
Яков II . .	»	3 »	1 006	67±3	476±9	13,5±0,2	7,2±0,8	4,0±0,9
Босьяк . . .	»	3 »	1 006	58±6	488±22	12,9±69	7,1±1,0	9,3±0,2
Фирс . . .	»	4 »	—	80	548	13,8	5,8	4,4
Том	»	15 лет	—	72,1±5	458±9	13,4±0,7	6,8±0,4	3,9±0,7
Звездочка .	»	15 »	—	71±6	513±39	13,7±0,4	6,6±1,6	3,5±0,4
Яков III .	Лапундр	4 года	—	57	517	14,3	4,7	3,4
Лоби	»	7 лет	—	46	530	—	5	5
Пат	»	—	—	53±1	506±22	—	6	2,9±0,0
Валя	Резус	2 года	1 006	62±5,3	501±20	13,7±0,5	6,1±0,2	2,5±0,2
Юля	»	2 »	1 005	53±1	506±22	14,2±0	6,6±0,1	5,6±0,1

Все цифры в табл. 1 сведены по формуле Бесселя для вариационной статистики; $\pm$ означает пределы средней квадратичной погрешности (вероятные отклонения составляют только около $\frac{2}{3}$ приведенных после знака $\pm$ чисел). Расчеты произведены по способу гипотенуз Ю. Л. Поморского и по таблицам Беспалова.

В отношении исследования ингредиентов. В последнее время придается большое значение исследованию крови наряду с жидкостью и вычислению коэффициента ликвор/кровь. У 10 обезьян одновременно с жидкостью бралась кровь для определения коэффициента, который вычислялся из средних данных для ликвора и крови (табл. 2).

Т а б л и ц а 2. Средние данные и коэффициент ликвор/кровь для всех обезьян

	Сахар	Хлор	Калий	Кальций	Магний
Ликвор	67±1,4	500±5,5	13,5±0,14	6,3±0,2	3,8±0,2
Кровь	93,8±25	380±7,1	18,4±0,4	10,5±0,3	4,1±0,2
Коэффициент ликвор/кровь	0,72±0,03	1,32±0,04	0,73±0,62	0,60±0,03	6,98±0,094

Содержание сахара, кальция и калия в среднем у обезьян совпадает с соответствующими данными у людей и отличается от содержания этих веществ у собак. Содержание хлора в ликворе обезьян выше, чем в ликворе человека.

MATERIALIEN ZUR CHEMISCHEN CHARAKTERISTIK DER CEREBROSPINALFLUSSIGKEIT NORMALER AFFEN (PAVIANE UND MAKAKEN)

S. D. Kaminsky, A. I. Mintzev u. G. A. Lebedinskaja

Aus dem Laboratorium f. Pathophysiologie (Vorst.: Prof. S. D. Kaminsky) der Subtropischen Filiale des WIEM, Suchumi

