

П - 1

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ИМЕНИ И. М. СЕЧЕНОВА



Том XXXIII, № 5

СЕНТЯБРЬ—ОКТАБРЬ



1947

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ ОБЩЕСТВО ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ И ФАРМАКОЛОГОВ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР им. И. М. СЕЧЕНОВА

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

Редактор академик Л. А. ОРБЕЛИ

Редакционная коллегия:

К. М. Быков, Г. В. Гершуни, С. М. Дионесов, К. Х. Кекчеев,
Х. С. Коштоянц, Н. И. Михельсон, Л. А. Орбели, И. П. Разенков,
А. В. Тонких, В. А. Энгельгардт

Миб. 14.

К ВОПРОСУ О ЛОКАЛИЗАЦИИ ИЗМЕНЕНИЙ В ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ПРОЦЕССАХ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА КРОЛИКА ПРИ СТАНОВЛЕНИИ ОБОРОНИТЕЛЬНОГО УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА НА РИТМИЧЕСКИЙ РАЗДРАЖИТЕЛЬ

М. Н. Ливанов и А. М. Рябиновская

Электрофизиологическая лаборатория Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. акад. И. П. Павлова

В статье Ливанова и Полякова (1945) были описаны электрические изменения, наблюдавшиеся в коре головного мозга кролика при становлении оборонительного условного рефлекса на ритмический световой раздражитель.

Результаты этой работы вкратце могут быть сведены к следующему:

1) При монополярном отведении ЭЭГ от одной и той же точки моторной зоны коры головного мозга кролика, после ряда сочетаний световых мерцаний (как условного раздражителя) с болевым раздражением, наносимым на заднюю контралатеральную конечность и идущим в строго синхронном ритме со световым раздражителем, возникают биоэлектрические ритмы, сохраняющиеся впоследствии.

2) Эти ритмы у различных индивидуумов возникают с различной легкостью и иногда могут быть отчетливо выражены уже после 5-го—10-го сочетаний. Во всяком случае, ритмы в ЭЭГ появляются задолго до внешнего проявления моторной условно-рефлекторной реакции. Возникающие биоэлектрические ритмы имеют частоту или близкую к частоте раздражений, или кратную ей и часто совпадающую с частотой дыхания животного.

3) По мере выработки условного рефлекса ритмы начинают доминировать в ЭЭГ даже вне нанесения раздражений (в спонтанных записях). Вероятно, помещение животного в экспериментальную обстановку является достаточной причиной для возникновения ритма. Это — фаза генерализации во времени электрических изменений, связанных с возникновением условного рефлекса. В разгаре этих изменений впервые появляется моторная условно-рефлекторная реакция. Существенно, что движение всегда оказывается связанным с появлением в коре ритма, соответствующего частоте раздражений, а до и после движения в коре могут протекать кратные биоэлектрические ритмы.

4) По мере дальнейшего укрепления условной реакции описанные ритмы постепенно исчезают из спонтанных записей и становятся видимыми лишь во время действия условного раздражителя, и именно в момент моторной условной реакции (фаза концентрации электрической деятельности коры).

5) Пользуясь появлением этих ритмов, было прослежено действие на электрическое состояние коры: а) посторонних раздражителей, б) дифференцировочного торможения, в) угасательного торможения, г) сонного состояния, и сделан существенный вывод, что если моторная условная реакция животного сопряжена с появлением и усилением соответствующих (биоэлектрических) ритмов в коре, то в типичных случаях внутреннего торможения интенсивность электрических процессов в коре резко падает, амплитуды снижаются и ритмы исчезают.

По мере углубления фазы концентрации, как уже указывалось, ритмы становятся видимыми лишь на короткое время, связанное с появлением моторной условной реакции, или иногда исчезают из исследуемой точки коры почти нацело.

Возник вопрос: исчезают ли резко видимые электрические изменения из коры вообще, или же они сохраняются, концентрируясь в какой-либо иной ее точке? Кроме этого, нас интересовало поведение описанных биоэлектрических ритмов в различных кортикальных полях. Эти вопросы,

нам казалось, должны представлять собою существенный интерес для проблемы локализации вообще и локализации условно-рефлекторных связей в частности.

Наконец, попутно мы попытаемся осветить, с точки зрения наших электрофизиологических данных, взаимоотношения коры и стволовых вегетативных центров при становлении оборонительного условного рефлекса. Этим вопросам посвящается предлагаемая статья.

Современные представления о локализации функций и о структуре коры головного мозга приводят к признанию того, что хотя головной мозг в целом „несет ответственность“ за выполнение даже простой функции, тем не менее роль и значение отдельных его участков совершенно различны. В связи с этим уместно вспомнить корковую мозаику, о которой говорил Павлов. Распределение возбужденных и заторможенных участков в коре нельзя считать стабильными даже в процессе осуществления одной функции. Еще Monakow (1914), а затем Dusser de Barenne (1934), Ухтомский (1936) и др. указывали на то, что активные участки в коре меняются от одной фазы выполняемой функции к другой. В то же время очевидно, что моторные и сенсорные центры, играющие роль „входных“ и „выходных“ ворот на периферию, при реализации эффекторных реакций должны быть вовлекаемы в процесс постоянно и обязательно. Какова бы ни была „кайма“, обрамляющая основную деятельность, все равно центры, необходимые и незаменимые для выполнения данной функции, будут играть главную роль. В случае простого оборонительного условного рефлекса, выражающегося во флексии конечности, нужно думать, что „выходные ворота“, к которым конвергируют импульсы, возникающие в разных корковых точках, будут в основном одни и те же.

Можно думать, что в начале становления условного рефлекса, когда моторная реакция еще отсутствует, возбуждение широко иррадирует по коре, а потому условный раздражитель связывается со многими формами деятельности. Когда же условный рефлекс приобрел специфичность, отношения должны приобретать некоторое постоянство. В соответствии с этим и локализация повторно выполняемой функции должна приобретать стереотипность. Локализация меняется по мере реализации функции, но эти изменения должны быть сходны во всех повторениях.

В полном согласии со сказанным, в начале выработки условного рефлекса возникшие в коре ритмы генерализованы. Они видны в разных участках коры головного мозга, а возникновение их происходит очень легко. Помещение кролика в экспериментальную обстановку оказывается достаточным для вспыхивания ритма (хотя последние сочетания могли быть сделаны еще накануне). Всевозможные индифферентные раздражения в этот период могут вести к усилению ритмической активности. Следовательно, процесс генерализуется не только в смысле распространения его по коре, но и во времени. Можно ли указать системы, которые особенно легко захватываются иррадирующим возбуждением? Вероятно, вначале в процесс вовлекаются кортикальные и субкортикальные вегетативные центры. У большинства кроликов первые электрические изменения возникающие при становлении условного рефлекса на ритмические раздражители, сводятся к появлению в коре ритмов, соответствующих дыханию животного. Ритмы, усиливающиеся при раздражении п. vagi в лобной области коры кошек, были описаны Bailey и Bremer (1938). Это согласуется и с данными Vogt (1919), Smith (1938) и Fulton (1938) о наличии вегетативного представительства в лобных долях коры. Наши наблюдения совпадают с этими указаниями.

Можно полагать, что новая ситуация, вызывая у животного рефлекс „что такое“, создает установку организма на готовность к самозащите, на готовность к выполнению усилий. Естественно, что дело начинается

с вовлечения в реакцию важнейших вегетативных систем, как то: дыхательной, сердечно-сосудистой и т. д. Так как в первой фазе становления рефлекс не специфичен и действие условного раздражителя почти не отличается от случайных раздражений, то и первые изменения в коре не специфичны и связаны с теми системами, которые при всех случаях вовлекаются в реакцию. Это, прежде всего, системы вегетативных центров. Отсюда понятна легкость, с которой появляются дыхательные ритмы в коре. Понятно и то, что иногда они возникают вне выработки условного рефлекса. Всякий раздражитель может быть сигналом к новой ситуации, к новому условному рефлексу. Все они способны связываться с дыхательной системой и вызывать ритмы в коре. При выработке условного рефлекса, в отличие от случайных раздражителей, дело идет о постоянной связи условного раздражителя с данной ситуацией, что, в случае оборонительного рефлекса, должно способствовать закреплению связей с дыхательной системой.

МЕТОДИКА

Регистрация электроэнцефалограмм (ЭЭГ) производилась с помощью реостатно-конденсаторного 4-каскадного усилителя с полным питанием от сети переменного тока и с шлейфным осциллографом на выходе.¹ Одновременно с ЭЭГ на той же фотопленке регистрировалась пневмограмма животного и механограмма движений раздражаемой конечности.

В качестве условного раздражителя были использованы мерцания одной и той же яркости и постоянной частоты около 2.5 мерцаний в секунду.

Безусловным раздражителем служили электрокожные раздражения, наносимые от индукционной катушки Du Bois-Reymond через серебряные пластинчатые электроды на очищенную поверхность кожи в области бедра. Первичная спираль катушки питалась городским переменным током, пропущенным через понижающий трансформатор и имеющим напряжение в 6 V. В первичной цепи катушки находился контакт, замыкающий ток на короткое время в моменты мерцаний. Таким образом, электрокожные раздражения наносились строго синхронно с мерцаниями света.

На время эксперимента животное привязывалось к операционному столику и помещалось в изолированную, абсолютно темную и почти звуконепроницаемую экранированную камеру, где адаптировалось в течение 5—10 мин.

Отведение ЭЭГ производилось у некоторых кроликов через небольшие трепанационные отверстия в кости черепа, сделанные над моторной, зрительной и парietальной областями коры и поддерживаемые под разрезом кожи в течение всего хронического эксперимента (1—2 месяца). Отведение в этом случае производилось непосредственно с *dura mater*, с помощью небольших серебряных электродов, укрепляемых на голове, по краям раневой поверхности.

Мы полагали, что значительных болевых раздражений во время эксперимента с условным рефлексом животному не наносилось, так как не было почти никакого хирургического вмешательства.

У других кроликов отведение ЭЭГ производилось через кость черепа. Серебряные электроды в этом случае накладывались на поверхность кости через тонкий слой влажной ваты.

Животное фиксировалось на операционном столике путем привязывания лапок. При этом конечность, на которую наносились электрокожные раздражения, фиксировалась слабее прочих и могла совершать ограниченные движения. Голова с укрепленными на ней электродами оставалась свободной.

После 5-минутного интервала и одновременно темновой адаптации животному давались световые мерцания, к которым через 30 сек. от начала присоединялись электрокожные раздражения. Совместное действие обоих раздражителей продолжалось 10 сек., затем следовал очередной 5-минутный интервал.

Таких сочетаний в каждый опытный день производилось от 10 до 20.

Отведение ЭЭГ производилось с различных полей коры, но главное внимание обращалось на следующие точки: 1) зрительную зону (поле 17 по Rose), 2) парietальные поля, 3) задний участок сенсомоторного поля (поле 4 по Rose) и 4) передний отдел того же поля. Для отведения ЭЭГ мы пользовались униполярным методом отведения. Индифферентный электрод помещался на кость или на кожу несколько вперёд от *bulbus olfactorius*.

¹ Установка пропускала частоты от 2 герц и выше.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Орбели и Кунстман (1924); а в последнее время Винокуров (1945) показали, что возбуждение, возникающее в дыхательном центре, легко иррадирует по центральной нервной системе. Отражения дыхательной ритмики должны иметь место и в коре головного мозга. Это создает благоприятные условия для установления связей между процессами, вызываемыми в коре условным раздражителем, и деятельностью дыхательной системы. Для анализа создающихся отношений мы располагаем лишь одной индикацией — это темпами и сроками деятельности. Интенсивность электрической активности слишком сильно зависит от различных причин, чтобы она могла служить надежным средством суждения. Возможно, и на это имеются веские указания, что именно ритмы определяют собою возникновение тех или иных констелляций в коре головного мозга. Об этом говорил еще А. А. Ухтомский.

Здесь существенно то, что ритмы, возникающие в коре кролика, после сочетаний ритмических мерцаний с ритмическими болевыми раздражениями, носят характер, не только отражающий ритм дыхания, но и подчиненный ему. Мозговые ритмы соответствуют дыханию и меняются в полном согласии с изменениями последнего.

По нашим наблюдениям появление в коре ритмов облегчается, если частота раздражений оказывается равной ритму дыхания или кратной ему.

Следовательно, при выработке условного рефлекса дыхательная система, прежде всего, вовлекается в реакцию и оказывает подчиняющее влияние на деятельность коры. По мере становления рефлекса вырабатывается связь с безусловным раздражителем. Образовавшийся доминантный очаг подчиняет себе ранее появившиеся случайные и мало существенные для данного процесса связи.

Таким образом, на фоне общих и распыленных изменений в центральной нервной системе начинает формироваться доминантная форма деятельности.

Этот процесс находит свое электро-физиологическое отражение в том, что корковые „дыхательные ритмы“ начинают уступать место участкам внезапно вспыхивающего ритма, имеющего частоту раздражений и сопровождающегося моторной реакцией.

Однако и при выработанном оборонительном условном рефлексе дыхательная система почти всегда включается в реакцию, и не следует полагать, что ее влияние полностью выпадает. Формирование доминантного очага в коре меняет отношения, и можно проследить, как ведущая роль от дыхательной системы постепенно все более переходит к коре. Если первоначально дыхание определяет ритм электрических колебаний в коре, то позднее корковые ритмы становятся или кратными, или равными частоте раздражений. Более того, дыхание подчиняется корковой ритмике и местами становится в те же кратные (или равные) отношения к мерцаниям. Роли меняются, и кора начинает руководить дыханием.

Так возникает первый случай, при котором частота дыхания подчиняется ритму раздражений. Появляются ритмы, соответствующие мерцаниям в ЭЭГ. Во втором случае нет полного подчинения дыхательной системы ритмам коры. При этом в коре, поочередно сменяя друг друга, идут либо ритмы кратные частоте мерцаний и связанные с дыханием, либо ритмы, отвечающие раздражениям. В этом случае дыхание не столь тесно связано с условно-рефлекторной деятельностью, оно следует только за ритмами вдвое более редкими, чем раздражения. В третьем случае дыхательная система не следует за навязываемой частотой и сохраняет свой ритм. С некоторого момента ритм дыхания становится независи-

мым от ритма раздражений и ритмов коры. Этот случай встречается редко.

Очевидно, что и при выработанном условном рефлексе дыхательная система не может быть постоянно связанной с кортикальными ритмами. Вне ситуации, связанной с условным рефлексом, поведение дыхания не специфично. Однако помещение кролика в экспериментальную обстановку, а тем более применение условного раздражителя выявляют описанные отношения. Поэтому можно на коротком отрезке времени (в течение съемки одной ЭЭГ) видеть эволюцию отношений между дыхательной системой и корой. На ЭЭГ (рис. 1) вначале видно, что корковые ритмы идут, точно следуя дыханиям (верхняя кривая). По фазам они сдвинуты, и волны в коре слегка запаздывают по отношению к дыхательным движениям. Кора следует за дыханием. У кролика выработан условный рефлекс, но условный раздражитель перед съемкой ЭЭГ не давался. Позднее (с момента *б*) дан условный раздражитель (мерцания без подкреплений); в результате возникли следующие изменения: сдвиг фаз сначала уменьшился, а позднее извратился. Волны в ЭЭГ стали

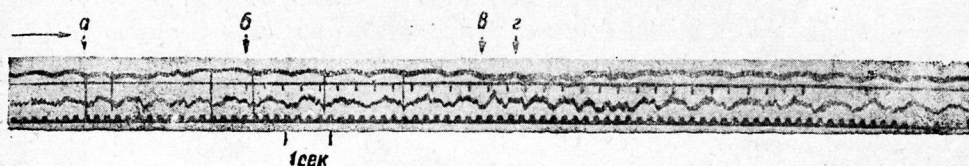


Рис. 1. Верхняя кривая — пневмограмма; средняя линия — регистрация движений задней конечности, на которой вырабатывалась оборонительная условная реакция; нижняя кривая — ЭЭГ моторной зоны коры; короткие отметки означают световые раздражения. *а* — волны на пневмограмме предшествуют волнам на ЭЭГ; *б* — волны идут синхронно в обеих записях; *в* — в ЭЭГ возник быстрый ритм, близкий к частоте раздражения; *г* — позднее в быстрый ритм втягивается и пневмограмма.

возникать одновременно с дыхательными, а затем даже раньше их. С момента *в* ритм в ЭЭГ перешел на более высокую частоту — частоту мерцаний, в то время как дыхание попрежнему шло еще 1 сек. и только после этого ускорилося, согласуясь с частотой раздражений *г*. Таким образом, под влиянием условного раздражителя изменялись взаимоотношения вегетативных — субкортикальных и кортикальных центров. Если вначале дыхательная система управляла ритмами коры, то под действием условного раздражителя их роли переменились, и кора заняла главенствующее положение.

Способность корковых ритмов, при соответствующей ситуации принимать на себя ведущую роль, является, повидимому, одной из черт в становлении условного рефлекса.

Мы говорили о взаимодействии корковых и дыхательных ритмов, но, вероятно, то же относится и к другим возбудимым системам. Так, наряду с дыхательным ритмом в коре иногда появляются колебания, по частоте близкие к ритму сердечной деятельности. Они могут упорно держаться в ЭЭГ, становясь в кратные отношения к ритмам раздражителей.

Эти ритмы недостаточно обследованы, и неизвестно, меняется ли частота сердечной деятельности в зависимости от ритма мерцаний, подобно тому как это происходит с дыханием.

Первоначально возникают связи не специфичные (имеющие биологическое значение), а уже позднее формируются точные отношения, получающие доминантное значение.

Рассмотрим, в каких корковых полях и насколько локально возникают доминантные очаги. Под влиянием световых раздражений, как известно, наибольшие изменения наступают в затылочной (зрительной) области коры. В моторной зоне изменения бывают слабее и часто отсутствуют.

Наряду с большой реактивностью зрительной области стоит и ее лабильность. Быстро (часто тотчас же) за прекращением раздражений ЭЭГ зрительной зоны приобретает первоначальный вид. Напротив моторная и париетальная области коры обладают большей способностью к последствию, к усвоению и удержанию ритмов.

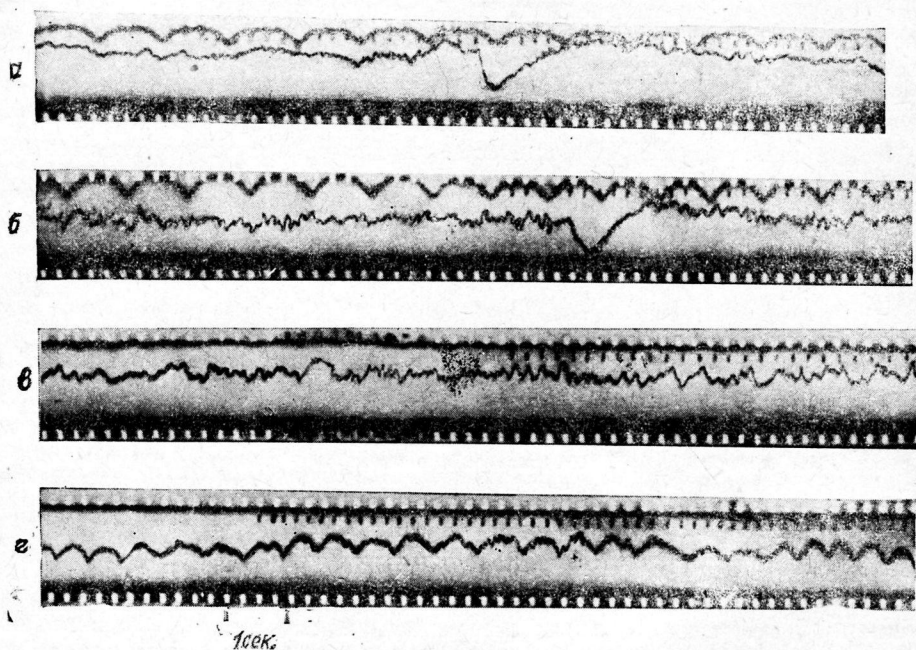


Рис. 2. Верхняя линия на кривых — пневмограмма; нижняя линия — запись ЭЭГ. а — запись ЭЭГ с зрительной зоны коры головного мозга кролика; б — запись ЭЭГ с моторной зоны коры; в, г — то же после 15 сочетаний ритмических световых раздражений с ритмическими электрокожными раздражениями. Видно появление ритмической активности в моторной зоне коры и полное отсутствие ритмов в зрительной области.

Первое появление ритмов при становлении условного рефлекса обычно наблюдается в париетальной и моторной зонах. В зрительной области, вне действия мерцаний, не бывает видно этих ритмов (рис. 2). В стадии генерализации ритмическая активность видна во всей моторной и париетальной зонах коры. По мере перехода ритмов в фазу концентрации, в париетальной зоне они ослабевают и даже совершенно исчезают. Позднее ритмы ослабевают и в передней точке моторной зоны. Мы провели ряд записей ЭЭГ при постепенном перемещении дифференциального электрода от передней точки моторной зоны назад до затылочного полюса. Оказалось, что в фазе концентрации ритмы не исчезают полностью, но пространственно ограничиваются. Передвигая электрод, мы встретили ритмическую активность в задней точке моторной зоны. Повторяя эксперименты, можно убедиться, что задний участок моторной зоны является областью наибольшего развития ритмической активности.

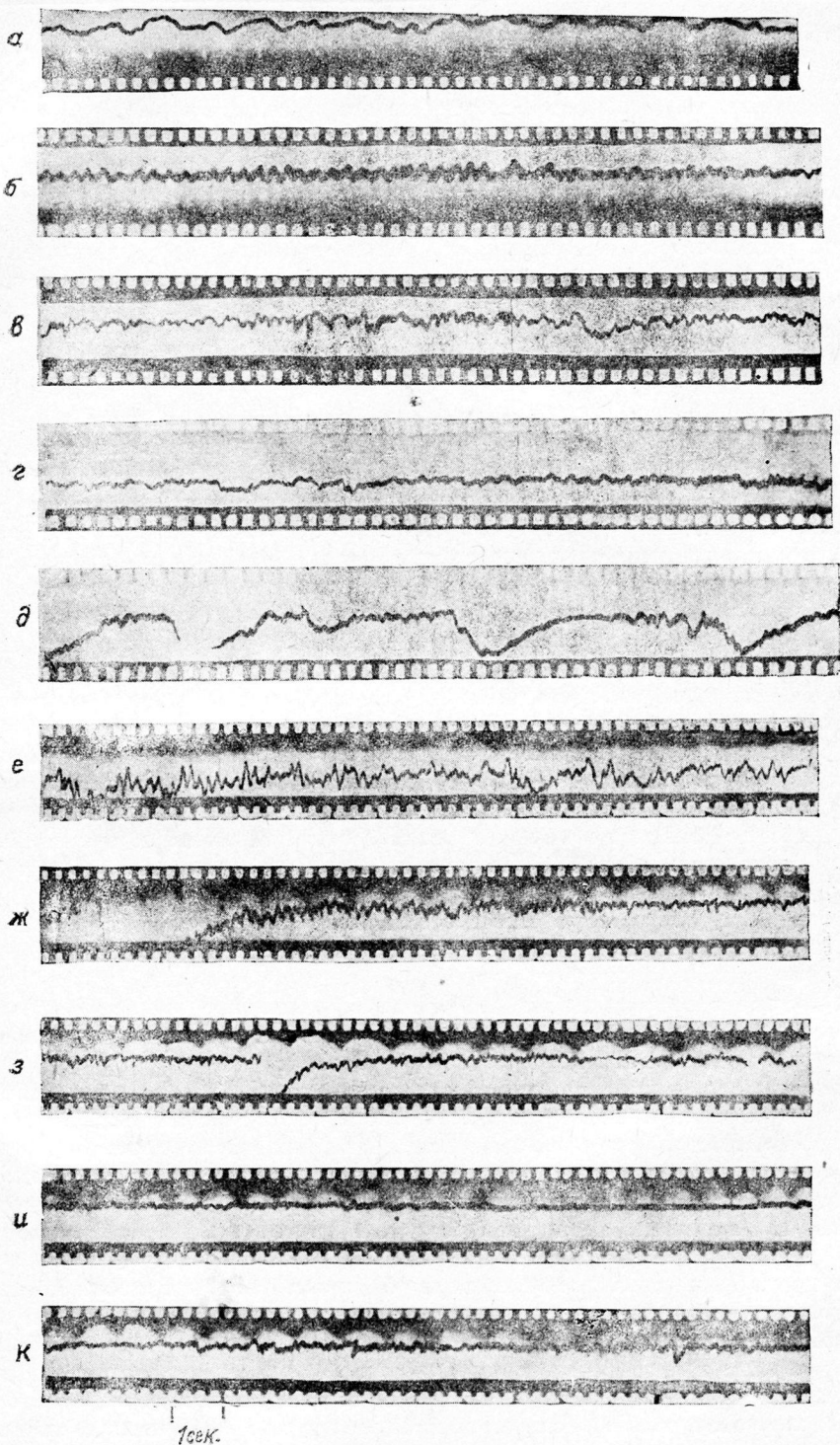


Рис. 3. а — ЭЭГ моторной зоны коры головного мозга кролика до выработки условного рефлекса; б — то же после 30 сочетаний в стадии генерализации ритмов; в — то же в стадии концентрации ритмов после 90 сочетаний; г — ЭЭГ париетальной области коры кролика после 90 сочетаний; д — ЭЭГ зрительной зоны коры кролика после 90 сочетаний; е — передняя точка моторной зоны коры в стадии концентрации ритмов; ж — задняя точка моторной зоны коры в той же стадии; з — передняя точка париетальной зоны коры в той же стадии; и — задняя точка зрительной зоны коры в той же стадии; к — средняя точка зрительной зоны коры в той же стадии.

Более того, если здесь идут сильные ритмы, то вокруг (и особенно кзади) часто наступает общая депрессия спонтанных колебаний.

Перемещение дифферентного электрода назад показало, что область наибольшей депрессии в данном эксперименте лежала на 5—8 мм кзади от доминантного очага. По мере дальнейшего отодвигания электрода назад активность восстанавливалась, хотя все же оставалась ниже нормы (рис. 3).

Эти отношения, очевидно, являются выражением отрицательной индукции, создаваемой доминантным очагом, находящимся в заднем участке моторной зоны.

В ясной форме складывающиеся отношения выступают под влиянием условного раздражителя. В то время как мерцания, являющиеся условным раздражителем, вызывают в задней точке моторной зоны ритмы с большими амплитудами, в других пунктах коры возникает депрессия колебаний. Это проявление отрицательной индукции нам удавалось видеть неоднократно (рис. 5).

Итак, в фазе концентрации появление ритмов в ЭЭГ не только приурочивается к даче условного раздражителя (концентрируется во времени), но концентрируется и территориально. Создается доминантный очаг.

Встал вопрос, есть ли постоянство в локализации очага. При выработке оборонительных условных рефлексов с нанесением безусловных раздражений на одинаковые участки задней конечности у различных кроликов, наиболее интенсивная ритмическая деятельность возникает в одной и той же области коры.

В связи с этим представляют интерес эксперименты, проведенные одним из нас совместно с Т. Корольковой. Кролику, у которого условный оборонительный рефлекс доведен до фазы концентрации, наносилось электрическое раздражение в области моторной зоны коры индукционными токами различной частоты и интенсивности, близкой к пороговой.

После ряда раздражений электроактивность коры сильно тормозилась, а ритмы исчезали. Моторная условная реакция при этом либо ослаблялась, либо выпадала совсем (рис. 4).

McCulloch с сотрудниками (1944) описали сходное падение электроактивности коры и моторных функций после электрического раздражения корковых полей 4, 18, 24, 32 и т. д. у обезьян.

Вызванная у кроликов депрессия держалась длительно, постепенно проходя в течение нескольких суток. После повторных сочетаний, в коре вновь появлялись электрические ритмы. Они в короткие сроки повторяли фазы своего первоначального становления. Сначала ритмы появлялись в париетальной зоне коры. Затем распространялись на всю моторную область и, наконец, концентрировались в задней точке моторной зоны.

Мы повторяли эти эксперименты и убедились в регулярности явлений, с той лишь разницей, что повторная депрессия, вызываемая индукционным током, бывает слабее (рис. 5).

Эти факты подтверждают постоянство локализации доминантного очага и одновременно дают указание на то, что участок коры, в котором концентрируются ритмы, есть моторный центр той конечности, на которую наносился электрокожный раздражитель.

Моторные центры у кроликов мало дифференцированы и перекрывают друг друга. Поэтому при раздражении не получается изолированной флексии конечности. В реакцию обычно вовлекаются более обширные группы мышц тела, однако с явным акцентом на задней ноге.

Итак, повидимому, точка, в которой концентрируются ритмы, является моторным центром той конечности, на которой вырабатывался условный рефлекс.

Становление условного рефлекса, повидимому, связано с изменениями в обширном корковом участке. Этот участок, вероятно, охватывает прежде всего те поля, которые несут эффлекторные функции.

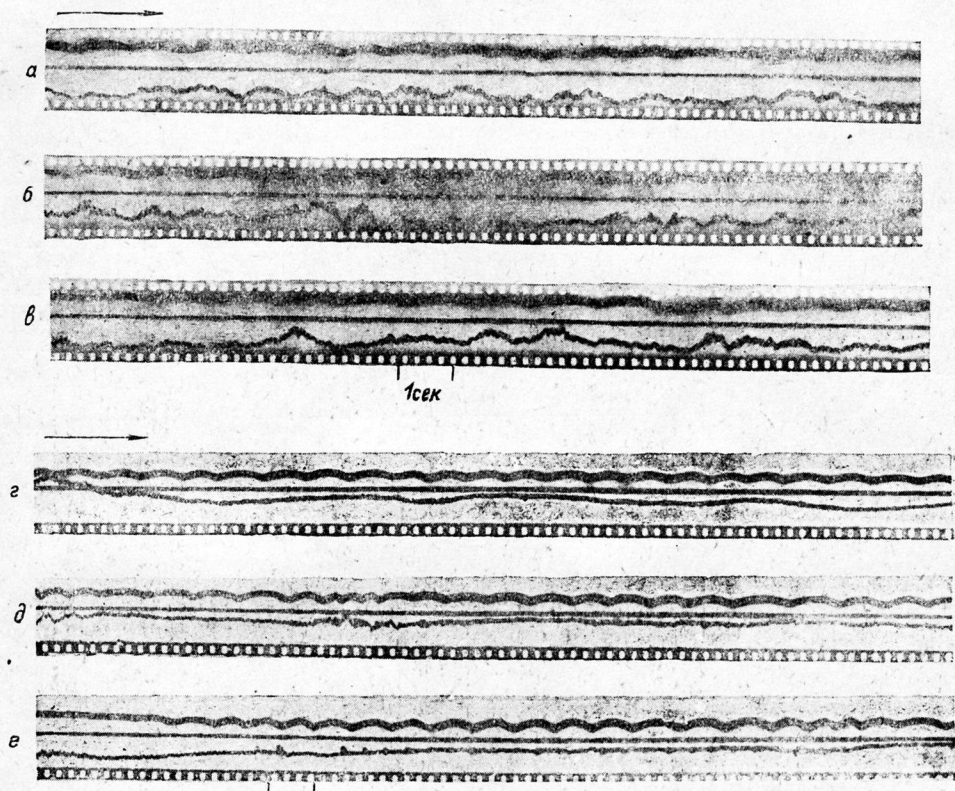


Рис. 4. Верхняя линия — пневмограмма; средняя — запись движений конечности; нижняя — ЭЭГ. *а* — ЭЭГ передней точки моторной зоны коры головного мозга кролика с выработанным оборонительным рефлексом на ритмический раздражитель; *б* — ЭЭГ задней точки моторной зоны коры головного мозга кролика при тех же условиях; видна ритмическая активность коры; *в* — ЭЭГ париетальной зоны коры головного мозга кролика при тех же условиях; *г*, *д*, *е* — те же точки коры в состоянии депрессии после электрического раздражения мозга слабыми индукционными токами.

Импульсации, возникающие в коре спонтанно или под влиянием внешних раздражений, привлекаются к этому доминантному участку. В свою очередь доминантный очаг оказывает влияние на окружающие поля, многие из которых тормозятся.

Сложность корковых структур обеспечивает возможность разнообразных связей. Возникают ли при становлении условного рефлекса нейронные связи, обеспечивающие стандартные линии в распространении импульсов в коре, или нет, сказать трудно, но можно констатировать, что электрофизиологически таких путей нам пока обнаружить не удалось.

Основное значение при становлении условного рефлекса играет сдвиг в состоянии отдельных корковых полей и их взаимоотношений, а не некая связь (возникающая наподобие линии) между отдельными точками коры.

ВЫВОДЫ

1. При отведении ЭЭГ (электроэнцефалограммы) от моторной зоны коры головного мозга кролика после сочетаний световых мерцаний как условного раздражителя, с синхронным электрокожным раздражением, наносимым на заднюю конечность, возникают биоэлектрические ритмы, сохраняющиеся в последствии.

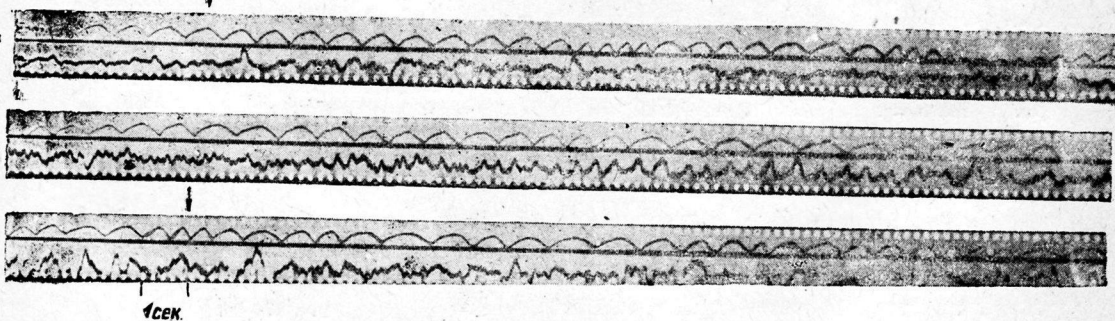
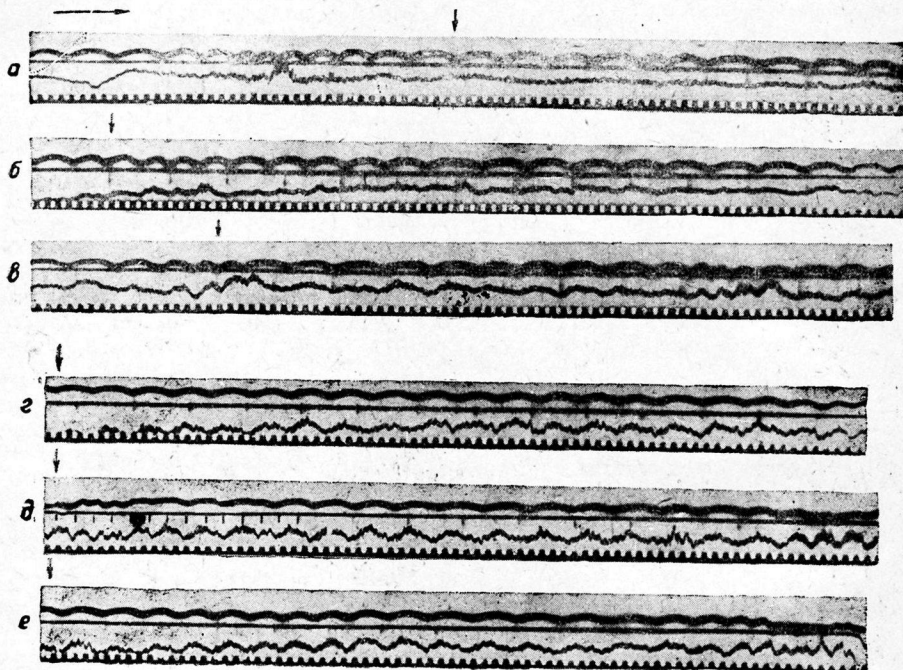


Рис. 5. Продолжение рис. 4. *а* — ЭЭГ передней точки моторной зоны коры головного мозга кролика через день после электрического раздражения коры и после 20 сочетаний; *б* — ЭЭГ задней точки моторной зоны при тех же условиях; *в* — ЭЭГ парietальной зоны коры при тех же условиях; *г, д, е* — те же точки коры после 20 сочетаний в том же опыте. Повсюду видна ритмическая активность коры; *ж, з, и* — те же точки коры в одном из последующих опытов после 80 сочетаний. Ритмы, синхронные с раздражением, видны только в задней точке моторной зоны. Под влиянием условного раздражителя электроактивность в задней точке моторной зоны усиливается, а в других пунктах коры или ослабляется, или остается без изменения. Вертикальные стрелки означают начало световых раздражений.

2. По мере выработки условного рефлекса эти ритмы начинают доминировать в ЭЭГ, даже вне раздражений (в спонтанных записях). Вероятно, помещение животного в экспериментальную обстановку уже достаточно для возникновения ритмов. В разгаре этой фазы генерализации ритмов впервые появляется моторная условно-рефлекторная реакция.

3. Дальнейшее укрепление условного рефлекса связано с исчезновением усвоенных ритмов из спонтанных записей и с появлением их под влиянием условного раздражителя и лишь на короткое время (фаза концентрации ритмов).

4. Во время становления условного рефлекса можно проследить взаимовлияния между корой и субкортикальными вегетативными центрами. Часто биоэлектрические ритмы, возникающие в коре, в начале выработки имеют частоту, близкую к кратной ритма раздражителей и точно соответствующую ритму дыхания. Они следуют за всеми изменениями дыхания. По мере выработки условного рефлекса корковые ритмы становятся точно кратными к частоте раздражений, а частота дыхания следует за ними. Позднее возможны два варианта: 1) биоэлектрические ритмы получают частоту, соответствующую частоте раздражения, а дыхание идет в своем независимом ритме; 2) иногда ритм дыхания следует за учащением корковых ритмов и, следовательно, начинает воспроизводить частоту раздражения. Реже в ЭЭГ появляется и ритм, соответствующий частоте сердечной деятельности. Создается впечатление, что если в начале выработки условного рефлекса ритмика дыхательного центра оказывает на деятельность коры преобладающее влияние, то позднее роли меняются, и либо корковые ритмы регулируют частоту дыхания, либо прямая зависимость между ними нарушается.

5. Проследивая за развитием ритмов при становлении условного рефлекса в корковых полях *area striata*, *area parietalis* и *area gigantopyramidalis* (сенсомоторное поле), удалось обнаружить, что поведение их в упомянутых полях различно. Так, хотя *area striata* до выработки условного рефлекса легко отвечает на мерцания изоритмическими колебаниями, тем не менее при выработке условного рефлекса ее состояние мало меняется, в ней редко удается заметить удержание ритма. Создается впечатление, что зрительная — воспринимающая область коры — мало способна к длительным и специальным изменениям своего состояния, но зато лабильно следует за раздражениями, адресующимися к ней, в любой момент.

6. Совершенно противоположно этому поведение моторной зоны. Если до выработки условного рефлекса световые раздражения почти не дают изменений в ней, то под влиянием выработки биоэлектрические ритмы появляются и длительно удерживаются в этой области коры, а ответы ее на посторонние раздражения оказываются протекающими на фоне удерживаемого ритма.

7. Pariетальная область отличается от обеих рассмотренных зон коры. Удерживаемые ритмы возникают в ней даже раньше, чем в моторной зоне; в случайную же, вызванную светом, реакцию она вовлекается гораздо легче моторной зоны. По мере становления условного рефлекса и перехода ритмов к концентрации, удерживаемые ритмы в ней ослабляются и могут исчезать вовсе. При восстановлении условного рефлекса после угашения, ритмы появляются сначала в париетальной области и затем иррадируют отсюда на моторную зону. Таким образом, по картине поведения париетальная область частично объединяет свойства зрительной и моторной зон коры.

8. При вполне установившемся условном рефлексе ритмы почти исчезают из ЭЭГ и бывают видимы иногда только под влиянием услов-

ного раздражителя и лишь в определенном участке сенсомоторной зоны коры. У обследованных животных это был задний участок сенсомоторного поля, примыкающий сзади к парietальным формациям.

9. Доминантное состояние этого участка следует из его поведения в ответ на условный раздражитель. Условный раздражитель не ограничивается тем, что стимулирует ритмы и усиливает их амплитуды в этом участке коры, но может одновременно вызвать падение электроактивности в окружающих парietальных и передних моторных полях. Эта „отрицательная индукция“ оказывается тем слабее, чем отдаленнее отводимое поле от доминантного очага коры.

10. Эти данные, в подтверждение взглядов И. П. Павлова и Л. А. Орбели, говорят о том, что, повидимому, при условном рефлексe скорее должна идти речь об особом состоянии некоторого участка коры и его взаимоотношениях с другими отделами центральной нервной системы, чем о специфической связи двух гипотетических кортикальных пунктов в первоначальном понимании условно-рефлекторной дуги.

ЛИТЕРАТУРА

- Винокуров В. А., Физиол. журн. СССР, 37, № 5—6, 1945.
 Ливанов М. П., Журн. общ. биол., 5, № 1, 1944.
 Ливанов М. Н. и К. А. Поляков, Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 1945.
 Орбели Л. А. и К. Кунстман, Изв. Инст. им. Лесгафта, 9, 187, 1924.
 Ухтомский А. А., Тр. ЛГУ, № 17, 1936.
 Bailey P. а. F. Bremer, J. Neurophysiol., 7, 405, 1938.
 McCulloch W. S. The Precentral Motor Cortex. Illinois, 1944.
 Dusser de Barenne J. G. Localisation of Function in the Cerebral Cortex. Baltimore, 1934.
 Fulton J. F. Physiology of the Nervous System. Oxford University Press, 1938.
 Monakow V. C. Die Lokalisation im Grosshirn und der Abbau der Funktion durch kortikale Herde. Wiesbaden, 1914.
 Smith W. K., J. Neurophysiol., 7, 55, 1938.
 Vogt O. and C. Vogt, J. Psychol. Neurol., Lpz., 25, 1919.

О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПРОПРИОЦЕПТОРОВ РАЗЛИЧНЫХ МЫШЕЧНЫХ ГРУПП ЛЯГУШКИ

А. М. Марусева

Физиологический институт им. акад. И. П. Павлова Академии Наук СССР

Проприоцепторы или рецепторы мышечного чувства, расположенные в глубине мышечной ткани, параллельно мышечным волокнам, являются, как показано работами Sherrington, источником рефлекторного тонуса и играют громадную роль в координации движений. С появлением возможности улавливать (при помощи усилительных систем) слабые и быстрые электрические изменения, возникающие при адекватном раздражении рецепторных аппаратов, были зарегистрированы и те сигналы, которые посылаются в центральную нервную систему проприоцепторами в ответ на растяжение мышц (Adrian, 1926).

Было установлено, что всякое изменение степени растяжения мышечной ткани находит свое отражение в изменении частоты импульсов, идущих от проприоцептивных аппаратов (Matthews, 1931). Сравнивая ответ проприоцепторов с ответами других рецепторов (тактильных, рецепторов давления), Adrian (1928) приходит к выводу, что проприоцепторы являются наиболее медленно адаптирующимися рецепторными аппаратами, так как при постоянном раздражении ответ их может продолжаться часами, а частота импульсов падает заметно лишь в первые секунды. Исходя из представления, что быстро реагирующая мускулатура позвоночных животных не сразу возникла в том виде, как мы ее наблюдаем в настоящее время, а претерпевала, в процессе эволюции, изменения и усложнения, и зная, что функциональные свойства различных представителей поперечно-полосатой мускулатуры резко различны, мы вправе думать, что в группе „медленно-адаптирующихся“ рецепторов можно обнаружить подразделения, основанные на различиях общей продолжительности их ответа и скорости адаптации. Можно ожидать, что сигналы, получаемые центральной нервной системой от проприоцептивных аппаратов различных мышц, не однотипны и что ответы проприоцепторов в мышцах, выполняющих статическую работу, будут носить иной характер, чем в мышцах, производящих динамическую работу.

Положение Л. А. Орбели о том, что функциональные изменения нервно-мышечного прибора, имевшие место в ходе истории его развития, явились результатом взаимодействия между мышечным и нервным прибором, доказано целым рядом работ. Известно, что при дегенерации двигательных нервных волокон функциональные свойства мышечной ткани резко меняются: реакция ее на фармакологические вещества, а также сокращение при раздражении афферентного нерва говорят о возвращении ткани на какую-то, уже пройденную ею ступень развития.

При регенерации двигательного нерва можно наблюдать обратную картину — исчезновение реакции на ацетилхолин и на раздражение чувствительного нерва и появление вновь свойств, характерных для мышц данного животного.

Трудно себе представить, что функция проприоцептивных аппаратов не имеет своей истории развития и что характер сигнализации этих рецепторов, находящихся среди мышечных волокон и информирующих центральную нервную систему о степени растяжения мышечной ткани, не претерпевал изменений, отражающих изменения характера деятельности различных мышечных групп.

Морфологические данные (Tello, 1922; Sutton, 1915) говорят о том, что в процессе эмбрионального развития животного проприоцептивные аппараты его мышц постепенно изменяются и усложняются. Из других морфологических работ (Wilkinson, 1930; Tozer и Sherrington, 1910) известно, что степень сложности рецепторных аппаратов, выполняющих проприоцептивную функцию, не одинакова в различных мышцах.

Tello высказывает предположение, что степень сложности нервно-мышечных веретен связана с характером деятельности мышцы: сложные веретена находятся обычно в мышцах, подвергающихся большому нагружению, а простые имеют перевес в мышцах, служащих для быстрых и тонких движений. Что касается вопроса — существует ли связь между характером ответа проприоцепторов и сложностью их структуры, а также между характером сигнализации проприоцептивных аппаратов и функциональными особенностями мышечной ткани, то он остался не освещенным в электро-физиологической литературе.

Приступая к настоящей работе, мы и поставили перед собой задачу выяснить, в какой степени характер ответа проприоцепторов связан с функциональными свойствами мышц, в которых они находятся.

Для решения этого вопроса нужно было, прежде всего, выделить мышцы, наиболее резко отличающиеся друг от друга по их функциональным свойствам.

Известно, что реакция различных мышц на электрическое раздражение или воздействие фармакологических веществ не одинакова. Различия в форме реакции определяются преобладанием в мышечной ткани волокон с теми или иными функциональными свойствами: одни из них дают в ответ на раздражение быстрое сокращение, за которым следует быстрое расслабление („нетонические“ волокна), в то время как другие остаются в сокращенном состоянии длительное время, расслабляясь лишь очень постепенно („тонические“ волокна).

На основании суммарной реакции всех мышечных волокон, составляющих мышечную ткань, Sommerkamp (1928) делит мышцы лягушки на „тонические“, „нетонические“ и „смешанные“. В последнюю группу автор помещает те из мышц, в ответе на раздражение которых можно выделить реакцию как „нетонических“ волокон, так и „тонических“.

В одной из мышц этой группы — *m. ileofibularis* — „тонические“ волокна собраны в отдельный пучок, который можно отделить и таким образом раздельно исследовать „тоническую“ и „нетоническую“ часть мышцы.

Для удобства мы будем пользоваться этими, чисто условными обозначениями, данными Sommerkamp.

В настоящей работе была исследована деятельность проприоцепторов двух мышц плечевого пояса — *m. pectoralis* и *m. palmaris longus* („тонических“ мышц), трех мышц задних конечностей („нетонического“ типа) — *m. sartorius*, *m. flexor. superfic. digit.* и *m. extens. brev. profund.*, а также двух мышц, отнесенных Sommerkamp к типу смешанных — *ileofibularis* и *semitendinosus*.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на нервно-мышечных препаратах лягушки (*Rana temporaria* и частично *Rana ridibunda*).

О деятельности проприоцепторов мы судили по потенциалам действия, которые можно было зарегистрировать при отведении от нервного ствола при растяжении мышцы, являющегося адекватным раздражением для проприоцепторов. Препарат находился во влажной камере, на стенке которой подвижно укреплялся специальный рычаг для растяжения мышцы. К одному плечу этого рычага привязывалось сухожилие мышцы, а на другое плечо навешивался груз. С помощью пневматической передачи подставка, поддерживающая нагруженное плечо рычага, опускалась в нужный момент, и подвешенный груз растягивал мышцу. Нерв накладывался на серебряные хлорированные электроды, соединенные экранированным проводом с 3-каскадным усилителем, на сопротивлениях с емкостной связью между каскадами. Отведение было биполярное, заземленный электрод помещался на небольшом расстоянии от мышцы, сеточный — более дистально.

В течение опыта мышца лежала в рингеровском растворе, а нерв — на электродах, концы которых обматывались ватой, обильно пропитанной этим же раствором.

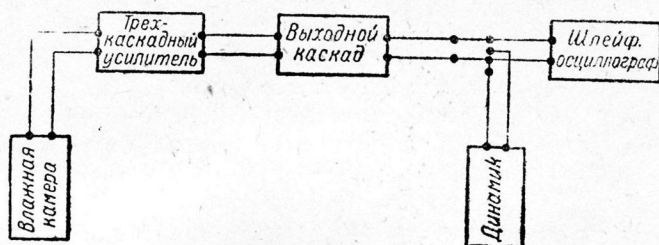


Рис. 1. Общая схема установки для регистрации проприоцептивных импульсов.

Выходной каскад, через который подключался к усилителю шлейфовый осциллограф, питался от сети переменного тока. Общая схема установки изображена на рис. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основные данные по характеристике деятельности проприоцепторов в мышцах „нетонических“ получены на нервно-мышечном препарате *m. flexor. superficialis digiti*. Эта мышца, из группы мышц стопы, прикрепляется одним концом к связке пяточной кости, а другой ее конец переходит в сильное сухожилие, расщепляющееся на 3 части, идущие к III, IV и V пальцам (Gaupp, 1896). Назначение мышцы — сгибать 3 последние пальца и именно их концевые фаланги.

Ответ проприоцепторов этой мышцы представлен на рис. 2. Вверху приведена осциллограмма одного из опытов, внизу кривая адаптации, построенная на основании подсчета импульсов в каждую из 10 сек. непрерывного растяжения мышцы (растяжение в данном опыте производилось грузом 5 г). По характеру кривой можно видеть, что заметное падение частоты импульсов имеет место лишь в первые секунды растяжения; начиная же с 5-й секунды, частота устанавливается на каком-то определенном уровне, претерпевая в дальнейшем лишь очень незначительные изменения.

Регулярный ответ проприоцепторов этой мышцы обычно можно было зарегистрировать при нагрузке в 1—2 г. Следует указать, что началь-

ная частота импульсов была различной в разных опытах, и падение частоты импульсов в первые секунды растяжения было большим при больших нагрузках (как это описано в работе Matthews, 1931), но общий характер кривых адаптации во всей серии опытов был однотипный.

В среднем (из 24 опытов) падение частоты импульсов за 10 сек. растяжения выражается цифрой 37.7% (за 100% принята частота импульсов в 1-ю секунду).

Подобный же характер носят кривые адаптации проприоцепторов *m. sartorius* — крайнего представителя группы „нетонических“ мышц. Гистологические исследования Krüger, Duspiva и Furlinger (1933) показали, что *m. sartorius* составлен из однородных волокон. Поперечные

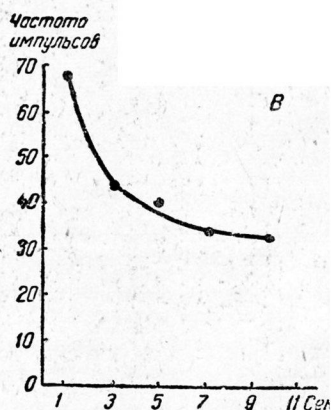
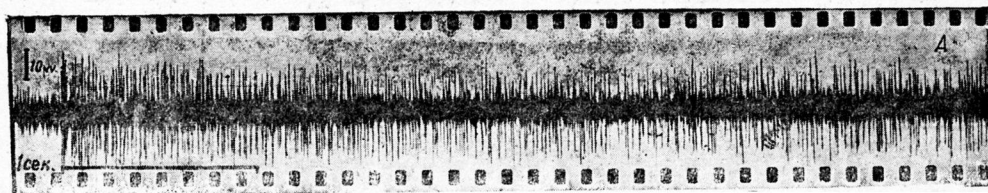


Рис. 2. Вверху — ответ проприоцепторов *m. flexor. superfic. digit.* на растяжение мышцы грузом 2 г; внизу — кривая адаптации проприоцепторов (тот же опыт); на оси абсцисс — время растяжения мышцы в секундах; на ординате — частота импульсов в 1 сек.

срезы, взятые из проксимальной, дистальной и средней частей мышцы, дают совершенно однородную картину. Нагрузки для растяжений *m. sartorius* брались несколько меньшие, чем для *m. flexor super. digit.*, — от 1—5 г, так как груз 0.5 г уже вызывал хороший регулярный ответ его проприоцепторов. Падение частоты импульсов за 10 сек. растяжения может быть выражено в среднем цифрой 31%.

Третья серия опытов была проведена на маленькой мышце *ext. brevis. profund. digit III*, отводящей III палец задней конечности лягушки. Мышца эта интересна тем, что, по данным Matthews (1931), содержит лишь один рецепторный аппарат.

Нагрузки для растяжения этой мышцы брались в 0.5—2 г. Обычно груз 0.2 г уже вызывал регулярный ответ ее проприоцепторов. Кривые адаптации, полученные в опытах с этой мышцей, носят тот же характер, что и в опытах с двумя другими представителями группы „нетонических“ мышц. Таким образом можно сказать, что такая форма ответа свойственна каждой проприоцептивной единице данной мышечной группы.

На рис. 3 изображены кривые адаптации проприоцепторов всех трех исследованных мышц. Как видно из рисунка, все кривые носят однотипный характер и расположены параллельно друг другу. Такая форма ответа описана Adrian, Matthews и др.

Из „тонических“ мышц в настоящей работе были использованы 2 мышцы: *m. pectoralis* (р. abdom.) и *m. palmaris longus*.

M. pectoralis является аддуктором передней конечности, приводящим ее в положение противостояния другой конечности, как это происходит при рефлесе обхватывания.

С этой мышцей было поставлено 20 опытов. Хороший ответ проприоцепторов получался обычно уже при нагрузке 0.5 г.

Ответ проприоцепторов этой тонической мышцы резко отличается от такового, зарегистрированного в опытах с группой „нетонических“ мышц.

В некоторых опытах это был лишь короткий взрыв импульсов, исчезающий в течение первой же секунды растяжения, в других ответ был более продолжительный (3—5 сек.). Иногда продолжительность ответа достигала 10—12 сек., но к 10-й секунде частота импульсов падала на 90—95%.

Другая „тоническая“ мышца, использованная в настоящей работе, была *m. palmaris longus*. Эта мышца прикрепляется одним своим сухожилием к медиальному мыщелку плечевой кости, другое же ее сухожилие переходит в ладонный апоневроз. Функция мышцы — сгибание концевых фаланг пальцев передней конечности. Ответ ее проприоцепторов носит такой же характер, как и зарегистрированный при растяжении *m. pectoralis*.

На рис. 4 приведены 2 осциллограммы: 1) ответ проприоцепторов *m. pectoralis*; 2) ответ проприоцепторов *m. palmaris longus*. Внизу изображены кривые адаптации, построенные на основании подсчета импульсов.

Приведенные кривые обнаруживают однотипный характер, отражающий резкое падение частоты импульсов, возникающих при раздражении проприоцептивных аппаратов данной группы мышц, и сильно отличаются от кривых адаптации, характерных для проприоцепторов „нетонических“ мышц.

Третья серия опытов была поставлена на двух мышцах, относимых Sommerkamp к группе „смешанных“ мышц — *m. ileofibularis* и *m. semitendinosus*.

M. ileofibularis интересен тем, что „тонические“ волокна в нем собраны в отдельный пучок, выделяющийся своей розовой окраской и меньшей прозрачностью от остальной мышечной массы. Пучок этот может быть отпрепарован, и таким образом имеется возможность раздельно исследовать деятельность проприоцептивных аппаратов „тонической“ и „нетонической“ группы мышечных волокон.

По данным Krüger, Duspiva и Furlinger (1933), отношение веса тонического пучка к весу всей мышцы выражается цифрами 1:8. С *m. ileofibularis* было поставлено 20 опытов. Нагрузка в 0.5 г. оказывалась уже достаточной для получения хорошего, регулярного ответа его проприоцепторов. В опытах с этой мышцей мы поль-

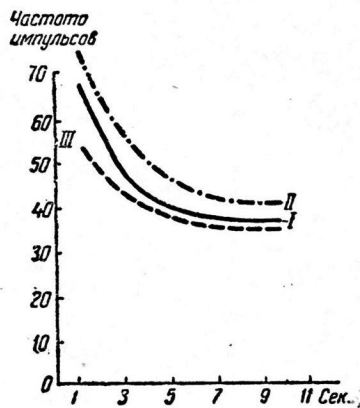


Рис. 3. Кривые адаптации проприоцепторов мышц „нетонического“ типа. I — *m. flexor. superficial. digit.*; II — *m. extens. brev. prof. dig.*; III — *m. sartorius*; на оси абсцисс — время растяжения мышц в секундах; на ординате — частота импульсов в 1 сек.

зовались грузами 0.5—7 г. Ответ проприоцепторов, зарегистрированный при растяжении всего *m. ileofibularis*, характерен тем, что в нем не обнаруживается заметного падения частоты импульсов в первые секунды.

Изменения частоты настолько медленны и постепенны, что кривая адаптации проприоцепторов за 10 сек. непрерывного раздражения практически представляет прямую линию. Увеличение нагрузки изменяет частоту импульсов, но не оказывает заметного влияния на общий характер кривой.

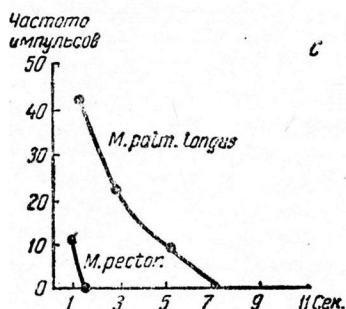
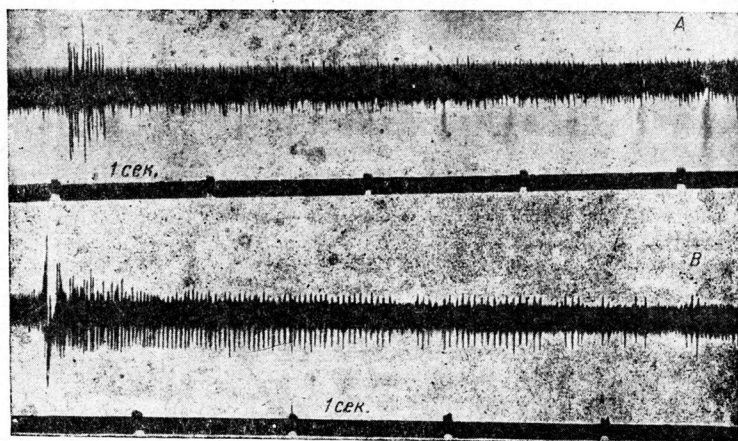


Рис. 4. А — Проприоцептивные импульсы при растяжении *m. pectoralis* грузом 2 г; В — проприоцептивные импульсы при растяжении *m. palmaris longus* грузом 5 г; С — кривые адаптации проприоцепторов *m. pectoralis* и *m. palmaris longus*.

Ответ проприоцепторов *m. semitendinosi* того же типа, что и в *m. ileofibularis*.

После отделения „тонического“ пучка характер ответа проприоцепторов оставшейся части *m. ileofibularis* резко меняется, приобретает сходство с ответом проприоцепторов первой группы „нетонических“ мышц. Регистрация ответа рецепторных аппаратов „тонического“ пучка представила значительные трудности. Полное отделение пучка от мышцы оказалось невозможным благодаря тому, что нервная веточка, иннервирующая *m. ileofibularis*, входит или на границе между „тоническим“ пучком и подлежащими „нетоническими“ волокнами или же она прони-

зывает насквозь пучок, прежде чем попасть в „нетоническую“ часть мышцы.

Таким образом, отделение пучка возможно только до места вхождения нерва, и он остается соединенным в проксимальном сухожилии с остальной массой мышечных волокон. При таких условиях можно ожидать, что растяжение его вызовет некоторое натяжение „нетонических“ волокон. Чтобы избежать этого, пришлось производить двойную

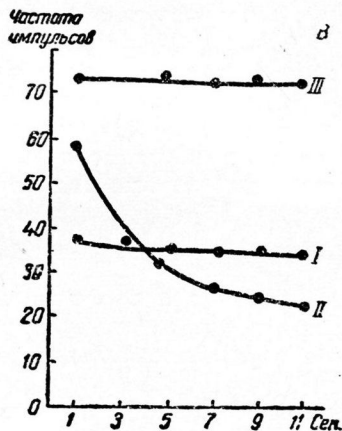
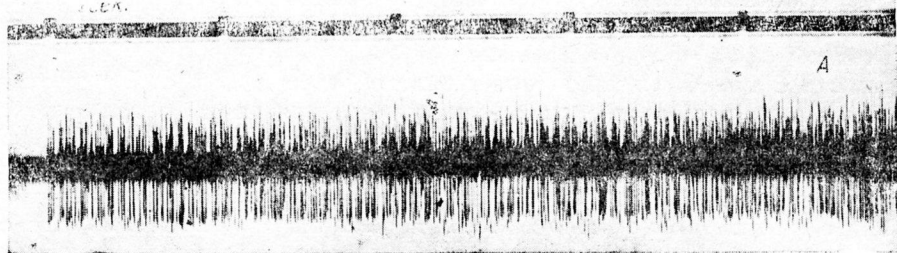


Рис. 5. Вверху — проприоцептивные импульсы при растяжении *m. ileofibularis* грузом 2 г; внизу — кривые адаптации проприоцепторов; I — весь *m. ileofibularis*; II — „нетоническая“ часть *m. ileofibularis*; III — „тонический“ пучок *m. ileofibularis*.

перерезку „нетонической“ части мышцы, лежащей под „тоническим“ пучком, перерезая ее около проксимального и около дистального сухожилий.

С сухожилиями, таким образом, оставался соединенным только „тонический“ пучок, и можно думать, что при растяжении мышцы раздражались проприоцепторы лишь этой части мышцы.

Ответ проприоцепторов „тонического“ пучка носит тот же характер, что и зарегистрированный при растяжении всей мышцы.

На рис. 5 вверху приведен снимок ответа проприоцепторов всего *m. ileofibularis*, внизу — кривые адаптации: 1) проприоцепторов всей мышцы, 2) проприоцепторов „нетонической“ части, 3) проприоцепторов „тонического“ пучка. Как видно из рисунка, третья кривая носит тот же характер, что и первая, хотя и располагается значительно выше ее, так как частота проприоцептивных импульсов при растяжении тонического пучка больше, чем при растяжении всей мышцы. Этот факт,

повидимому, объясняется тем, что интенсивность растяжения мышечных волокон (а следовательно и интенсивность раздражения проприоцепторов) будет значительно больше, когда тот же груз падает на один тонический пучок, составляющий лишь 9% всех волокон мышцы *ileofibularis*.

Можно думать, что медленная адаптация проприоцепторов *m. ileofibularis* определяется наличием тонического пучка, в котором, очевидно, заложена основная масса рецепторных аппаратов.

Таким образом зарегистрированы два различных типа ответов проприоцепторов в „тонических“ мышцах и в специальном образовании — тоническом пучке *m. ileofibularis*.

Вместе с тем было замечено, что в весеннее время ответ проприоцепторов в *m. pectoralis* значительно удлиняется, приобретая сходство с ответом мышц „нетонического“ типа. Так как в это время *m. pectoralis*, принимая участие в рефлексе обхватывания, находится в сокращенном состоянии, возникло предположение, что в мышцах такого типа проприоцепторы приспособлены к реакции на изменения степени растяжения сокращенной мышцы. Для проверки подобного предположения следовало искусственным путем вызывать длительное сокращение мышцы, а затем на этом фоне производить ее растяжение. Мы воспользовались для этой цели фармакологическими веществами — ацетилхолином и никотином.

Помещение *m. pectoralis* в раствор ацетилхолина 1:10 000 вызывает резкую контрактуру этой мышцы. Самый процесс мышечного сокращения не дает импульсов с проприоцептивных аппаратов, но при растяжении сокращенной мышцы можно зарегистрировать ответ, обычный для проприоцепторов „нетонических“ мышц. Подобное же действие оказывает никотин в концентрации 1:10 000 и электрическое раздражение мышечной ткани.

Следует указать, что Matthews (1931), работая с „нетоническими“ мышцами теплокровных, обнаружил противоположную картину: в момент сокращения растянутой мышцы поток импульсов с ее проприоцептивных аппаратов прекращается до наступления расслабления мышечной ткани.

Гершуни и Нарикашвили (1942), работая с „нетонической“ мышцей *flexor digit. лягушки*, также описывают, что при помещении этой мышцы в раствор ацетилхолина или никотина ответ проприоцепторов на растяжение мышцы пропадает на несколько секунд, восстанавливаясь постепенно.

Эти авторы, так же как и Matthews, объясняют это явление тем, что мышечные волокна, впадая в контрактуру, как бы шунтируют оставшиеся несокращенными интрафузальные волокна, на которых расположены чувствительные окончания, и таким образом последние перестают раздражаться в момент сокращения мышечных волокон.

ОБСУЖДЕНИЕ

На основании полученных в настоящей работе данных можно разделить проприоцепторы исследованных мышц на несколько групп, руководствуясь различной скоростью их адаптации.

Первую группу (I) составят проприоцепторы с малой скоростью адаптации, частота импульсов которых за 10 сек. непрерывного раздражения меняется не больше, чем на 20%. Ответ такого типа дают проприоцепторы „тонического“ пучка *m. ileofibularis*, *m. semitendinosus*, а также *m. pectoralis* в весеннее время, после помещения мышцы в раствор ацетилхолина.

Во вторую группу (II) со средней скоростью адаптации нами отнесены проприоцепторы мышц задних конечностей лягушки („нетонических“ мышц), а именно: *m. sartorius*, *m. flexor. superf. digit.*, *m. extens brev. profund.* и „нетонической“ части *m. ileofibularis*. Такого же типа ответ начинают давать рецепторы *m. pectoralis* в весеннее время года и в зимнее время после обработки мышцы ацетилхолином или после электрического раздражения мышечной ткани.

Частота импульсов проприоцепторов этой группы уменьшается за 10 сек. на 30—50%.

В третью группу (III) с большой скоростью адаптации могут быть выделены проприоцепторы „тонических“ мышц плечевого пояса (*m. pectoralis* и *m. palmaris longus*) в зимнее время. Ответ их исчезает часто уже в 1-ю секунду. В среднем (из всех опытов), уменьшение частоты импульсов за 10 сек. раздражения было не меньше, чем на 90—98%. Следует отметить, что такое же резкое падение частоты импульсов мы наблюдали в некоторых опытах с мышцами „нетонического“ типа после раздражения симпатических узлов.

В сводной таблице приведены для каждой мышцы средние цифры, выражающие изменения частоты проприоцептивных импульсов за 10 сек.

За 100% принята частота импульсов в 1-ю секунду растяжения мышцы.

Из данных, представленных в этой таблице, вытекает: 1) что скорость адаптации проприоцепторов различна для разных мышц и 2) что скорость адаптации проприоцептивных аппаратов одних и тех же мышц может претерпевать весьма существенные изменения при изменении состояния мышцы.

Как объяснить причины, обуславливающие различный тип ответа проприоцепторов „тонических“ и „нетонических“ мышц?

Можно высказать следующие предположения:

первое — что источником проприоцептивных импульсов в „тонических“ и „нетонических“ мышцах служат различные по строению рецепторные аппараты; вопрос этот, конечно, может быть решен только при участии морфологов; до настоящего времени работ, посвященных детальному изучению проприоцептивных аппаратов различных мышц лягушки, по имеющимся у нас данным, в литературе опубликовано не было;

второе предположение — что тот или иной характер ответа проприоцепторов определяется различными механическими условиями их раздражения.

Под механическими условиями раздражения следует понимать как общее расположение мышечных волокон, так и отношение их эластических свойств к эластическим свойствам волокон интрафузальных; исходя из того, что проприоцепторы таких различных по своему строению мышц, как *m. pectoralis* и *m. palmaris longus*, дают однотипный ответ, мы склонны думать, что расположение мышечных волокон не играет решающей роли.

Очевидно, более существенными являются различия упруго-вязких свойств мышечных и интрафузальных волокон. Можно себе представить, что различные соотношения между ними будут сказываться на условиях раздражения рецепторных клеток, а следовательно, и на характере их ответа. В частности, следует иметь в виду, что значительное отличие в вязкости волокон „тонических“ и „нетонических“ мышц может определить различия в скорости нарастания механических сил, вызывающих раздражение рецепторных аппаратов при одном и том же грузе.

По третьему предположению, различный характер ответов проприо-

цептивных аппаратов объясняется различием функциональных свойств самих рецепторных аппаратов.

В основе этих функциональных различий, помимо прочих условий, возможно лежит различное протекание биохимических процессов в жидкости периаксиального пространства нервно-мышечных веретен. Эта жидкость находится в непосредственном контакте с чувствительными окончаниями и интрафузальными волокнами и по существу является той средой, в которой расположен рецепторный аппарат.

Падение частоты импульсов за 10 сек. (в ‰)

I группа (малая скорость адаптации)	Тонический пучок m. ileo-fibul.	M. semi-tend.	M. flexor. digit. ¹ (после раздражения симпатических узлов)	M. flexor. digit. ² (декальцинированный)	M. pector. (после ацетилхолина, весной)		
	60‰	80‰	170‰	180‰	200‰		
II группа (средняя скорость адаптации)	Нетоническая часть m. ileo-fibul.	M. extens. brev. profund.	M. flexor. digit.	M. sartor.	M. pector. (после ацетилхолина, зимой)	M. pector. (весной)	M. extens. brev. ³ profund.
	570‰	530‰	370‰	310‰	370‰	370‰	550‰
III группа (большая скорость адаптации)			M. flexor. digit. ¹ (после раздражения симпатических узлов)	M. pector. (зимой)	M. palm. long. (зимой)		
			950‰	960‰	980‰		

При обсуждении вероятности высказанных предположений необходимо отметить следующее.

1. Возможность существования нескольких типов проприоцептивных аппаратов является весьма вероятной на основании работы Matthews (1933). По данным Matthews, полученным на мышцах теплокровных животных, одна группа проприоцепторов реагирует на растяжение мышцы и прекращает ответ при ее сокращении, в то время как частота импуль-

¹ По данным А. М. Марусевой (1942).

² По данным Г. В. Гершуни и С. П. Нарикашвили (1942).

³ По данным В. Н. Matthews (1931).

сов от другой группы заметно возрастает во время мышечного сокращения.

Полученные в настоящей работе данные о том, что растяжение сокращенной под влиянием воздействия фармакологических веществ „тонической“ мышцы дает длительный поток проприоцептивных импульсов, позволяют думать, что, может быть, существует группа проприоцепторов, которая отвечает на пассивное растяжение только на фоне сокращения мышечных волокон. Не исключена возможность, что имеется также группа проприоцептивных аппаратов, адекватным раздражением для которых служит не растяжение мышцы, а ее сокращение.

2. Каких-либо определенных данных о значении для деятельности проприоцепторов различий упруго-вязких свойств разных мышц, так же как и одной и той же мышцы при изменении ее состояния, у нас в настоящее время не имеется. Вопрос этот подлежит дальнейшему изучению.

3. За допущение возможности непосредственного изменения функциональных свойств одного и того же рецептора говорят наши, ранее опубликованные данные (Марусева, 1942) об изменении частоты проприоцептивных импульсов после раздражения симпатической нервной системы.

В указанной работе в опытах с препаратом, содержащим одиночный рецептор, показано, что при небольшой начальной частоте проприоцептивных импульсов смазывание симпатических узлов никотином ведет к увеличению числа импульсов, в то время как то же раздражение симпатических узлов при высокой исходной частоте ведет к резкому падению частоты импульсов. Иначе говоря, функциональное состояние рецепторов определяет направление происходящих изменений.

Об этом же свидетельствуют данные Гершуни и Нарикашвили (1942), показывающие, что добавление в рингеровский раствор (в котором содержится препарат) лимонно-кислого натрия, связывающего кальций, резко меняет скорость адаптации проприоцепторов. Частота импульсов за 10 сек. непрерывного растяжения мышцы практически не меняется, как указывают эти авторы. Проприоцептивный аппарат декальцинированной мышцы может быть по скорости адаптации помещен в I группу нашей таблицы.

Каким бы, однако, механизмом не определялся различный характер ответа проприоцепторов, существование различных типов реакций должно иметь определенное функциональное значение.

Наличие различных типов сигнализации проприоцептивных аппаратов не может не иметь значения для деятельности всей нервно-мышечной системы животного, и можно полагать, что оно играет определенную роль в формировании рефлекторного тонуса того или иного типа, а также и в переходе одного тонического состояния в другое.

ЛИТЕРАТУРА

- Гершуни Г. В. и С. П. Нарикашвили, ДАН СССР, 36, № 3, 1942.
Марусева А. М., ДАН СССР, 37, № 7—8, 1942.
Adrian E. D., J. Physiol., 67, 49, 1926.
Adrian E. D. The Basis of Sensation. 1928.
Gaupp E. Anatomie des Frosches. 1896.
Krüger P., F. Duspiva und F. Furlinger, Pflüg. Arch., 237, 750, 1933.

- Matthews B. H., J. Physiol., 71, 64, 1931a; 72, 153, 1931b; 78, 1, 1933.
Sommerkamp H., Arch. exp. Pathol., Pharmacol., 728, 99, 1928.
Sutton A. C., Amer. J. Anat., 18, 117, 1915.
Tello Y. E., Zschr. Anat., 64, 117, 1922.
Tozer F. M. and Sherrington C. S., Proc. Roy. Soc., 82, 450, 1910.
Wilkinson H. Y., J. Comp. Neurol., 50, 129, 1930.
-

О ТОНУСЕ ЦЕНТРОВ БЛУЖДАЮЩИХ НЕРВОВ У ЖИВОТНЫХ В ОНТОГЕНЕЗЕ

О. А. Михалева

Институт эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности
им. акад. И. П. Павлова Академии Медицинских Наук СССР

Изучая влияние блуждающих нервов на хронаксию сердечной мышцы у новорожденных животных (Михалева, 1947), мы столкнулись со следующими явлениями: при перерезке блуждающих нервов у щенят с целью испытания реакции со стороны сердца на электрическое раздражение периферического конца блуждающего нерва, в некоторых опытах мы наблюдали, что сердечная деятельность при этом изменялась — ритм учащался, сила сердечных сокращений увеличивалась. Иногда выступало только изменение ритма. Такие явления со стороны сердечной деятельности при перерезке нервов особенно четко нам удавалось наблюдать в тех случаях, когда по ходу опыта сердечная деятельность была ослаблена до такой степени, что ритм сердца доходил до 20—50 ударов в минуту вместо 120—200 ударов в норме, а сокращения были едва заметны. Не менее интересны в этом отношении были и наблюдаемые нами в двух случаях наших опытов после перерезки блуждающих нервов групповые сокращения сердца, остановленного хлоралгидратом. Такие групповые сокращения сердца можно вызвать раздражением симпатического нерва в начальной стадии отравления сердца хлоралгидратом (Тен-Кате, 1921; Тонких, 1923; Михалева). Изменения, наступающие в сердечной деятельности после перерезки блуждающих нервов, естественно было рассматривать не как явления случайного порядка или как изменения, спонтанно возникающие в сердечной деятельности, а как результат устранения тонического действия блуждающих нервов.

Однако на основании литературных данных сложилось представление, что постоянное тоническое возбуждение центров *p. vagi* у новорожденных животных в первые недели или даже месяцы жизни животного отсутствует.

Ввиду наличия противоречия между нашими наблюдениями и литературными данными, мы и занялись настоящим исследованием.

Изучением иннервационного механизма сердца новорожденных животных, его возрастных физиологических особенностей и установлением момента, когда начинают проявляться нервные влияния на сердце, — эффектами, типичными для взрослых животных, впервые занимался Soltmann. В 1977 г. в опубликованной им работе он сделал вывод, что у новорожденных животных (котят, щенят и кролики) тормозящий аппарат сердца в первые дни жизни развит очень слабо. При раздражении периферического конца блуждающего нерва токами различной силы, от слабых до очень сильных, он не мог получить полной остановки всего сердца; останавливались только желудочки, в то время как предсердия продолжали сокращаться. Такой эффект он наблюдал даже на 14—17-дневных кроликах. При перерезке блуждающих нервов он не отмечал каких-либо изменений со стороны сердечной деятельности.

Работа Soltmann вызвала большой интерес у экспериментаторов, и эти данные многими были подвергнуты проверке, в результате чего в литературе появились некоторые противоречия.

Только Ewald (1878, на щенятах), Anrep (1880, на котятках), Babak и Boucek (1908, на головастиках *Rana esculenta* и *Rana fusca*) пришли к тем же выводам, что и Soltmann. Однако Bochefontaine (1877, на щенятах), Тарханов (Tarchanoff, 1878, на морских свинках), Langendorf (1903, на щенятах), Contejean (1889, на котятках), Meyer (1893, на щенятах), Гартье (1903, на щенятах) и другие при раздражении электрическим током периферического конца шейного блуждающего нерва у новорожденных животных наблюдали замедление сердечных сокращений и полную остановку сердца в диастоле. Heinricius (1889) обнаружил такие же эффекты на эмбрионах собаки.

Эти данные относительно функциональной зрелости периферического аппарата блуждающего нерва, способного уже в первые дни и даже часы жизни животного к проявлениям тормозной функции, свойственной взрослому животному, много позднее подтвердила Турбина-Шпуга (1927) и недавно Аршавский (1936).

Противоречия между данными Soltmann, Ewald и Anrep и данными остальных авторов касаются только тормозного влияния периферического аппарата блуждающего нерва на сердце при раздражении. Что касается вопроса о наличии тонуса центров п. vagi у новорожденных животных, то здесь данные указанных авторов совпадают и они считают, что тонические влияния центров п. vagi отсутствуют в первые дни жизни животного.

Soltmann, Ewald, Аршавский изучали тонус путем перерезки блуждающих нервов; Anrep, Langendorf, Meyer, Гартье — путем перерезки и атропинизации животного; Lhota (1911) — в хронических условиях, вводя подкожно атропин; Турбина-Шпуга — перерезкой нервов и изменением электролитного состава крови. Kehrer (1879), сдавливая череп у молодых кроликов, наблюдал замедление сердечной деятельности, которое устранялось после перерезки обоих блуждающих нервов. Engstrom, сдавливая пальцами головы новорожденных детей по краям теменных костей, наблюдал замедление пульса в пуповине, дыхание при этом не изменялось.

Более или менее точных указаний о времени, когда начинает проявляться тонус п. vagi, у большинства только что названных авторов нет. Даты проявления тонуса п. vagi, указанные другими авторами, расходятся.

Гартье, на основании своих наблюдений, устанавливает наличие тонуса в начале второго месяца, Lhota — на втором месяце. Турбиной-Шпуга обнаружен тонус центров п. vagi с 10-го — 12-го дня жизни животного и резкое его выявление к месячному возрасту.

Данные Турбиной-Шпуга подтверждает и Аршавский. Оба последних автора отмечают совпадение проявления тонуса блуждающих нервов с моментом прозревания животных (щенят), т. е. связывают его с влиянием зрительных экстероцептивных раздражителей. Meyer затрудняется дать объяснение отсутствия тонуса центров п. vagi у новорожденных, так чтобы оно не было гипотетичным. Он допускает возможность несовершенства методики. Гартье, несмотря на то, что обнаружил наличие постоянного тонуса в начале второго месяца, признает, на основании данных Kehrer, Engstrom, что задерживающий центр существует и возбужд им уже при рождении, но в течение первого месяца не обладает присущей ему в дальнейшем нормальной возбудимостью. Возбудимость этих центров, по его мнению, в первое время настолько резко понижена, что возникает только в тех случаях, когда создаются какие-либо ненормальные условия, способствующие сильному возбуждению.

МЕТОДИКА

В наших опытах мы изучали тоническое действие блуждающих нервов на щенятах через несколько часов после рождения и до месячного возраста в условиях острого опыта путем перерезки одного или одновременно обоих блуждающих нервов.

Первое время мы наблюдали за изменениями сердечной деятельности посредством регистрации ее рычажком Энгельмана на закопченной ленте кимографа при вскрытой грудной клетке и искусственном дыхании. Но этот метод оказался не совсем удобным, так как на регистрацию сердечных сокращений всегда наслаивались смещения сердца, вызываемые экскурсиями легких. В дальнейшем мы пользовались методом записи кровяного давления. Убедившись в том, что ртутный манометр груб и непригоден для этих целей, мы сконструировали специальный прибор, представляющий собой миниатюрную мареевскую капсулу, покрытую тонкой резиновой пленкой, довольно чувствительной и с рычажком значительной длины. Посредством резиновой трубки капсула соединялась с канюлей, которая вводилась в а. sagotis communis. Вся система заполнялась раствором противосвертывающего вещества „синантрин-33“. Присоединяя канюлю к прибору, мы получали замкнутую систему. Этот прибор имеет ряд преимуществ перед

ртутным манометром: 1) инерция жидкости во много раз меньше, чем у последнего; 2) изменяя положение рычажка, мы могли значительно увеличить чувствительность прибора и записывать малейшие колебания жидкости, и 3) благодаря замкнутости системы и небольшим экскурсиям резиновой пленки были созданы условия, предотвращающие заметный переход жидкости из системы в кровеносный сосуд. Эти преимущества прибора позволили нам уловить детали изменения кровяного давления.

Наркоз применяли эфирный в вариациях: с искусственным дыханием и без искусственного дыхания. В части опытов животное обездвигивалось 10%-м раствором кураре (0.1—0.2 мл на 100 г веса животного); иногда пользовались хлоралозой или уретаном. К кураре мы прибегали с целью устранить всякие побочные влияния на кровяное давление, сопутствовавшие перерезке блуждающих нервов, особенно судорожные подергивания дыхательных, грудных и брюшных мышц, следующие тотчас за перерезкой, которые не удается устранить, применяя эфир и другие наркотические средства. Во всех наших опытах мы строго следили за тем, чтобы животное не охлаждалось. С этой целью его укладывали на толстый слой ваты, а сверху обогревали специально устроенным ламповым рефлектором и, не допуская перегревания, поддерживали одинаковую температуру (не больше 38—39° С).

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Всего было проведено 106 опытов. Большинство из них было проведено на щенках в возрасте первых часов и дней жизни. В 87 опытах

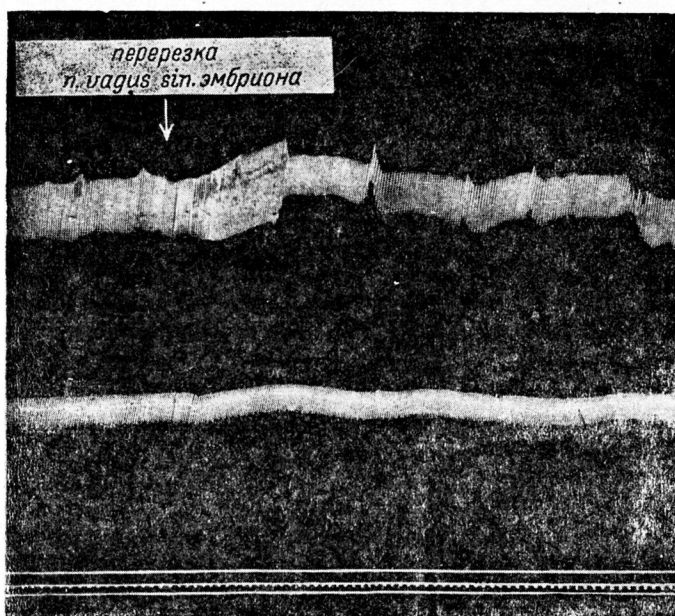


Рис. 1. Перерезка на шее левого блуждающего нерва у котенка за несколько дней до рождения (хлоралоза).

перерезка блуждающих нервов сопровождалась какими-либо определенными изменениями в сердечно-сосудистой деятельности. В 19 случаях мы наблюдали либо нечеткие эффекты, либо совсем не могли их отметить. Такие неэффективные опыты относятся к тем, в которых мы применяли эфирный наркоз или имело место очень сильное отравление животного кураре. Три опыта были поставлены на эмбрионах кошки за несколько дней до рождения. Наркотизировалась мать внутривенным введением раствора хлоралозы. У эмбрионов сохранялось плацентарное кровообращение. Кровяное давление регистрировалось одновременно у эмбриона и у матери в а. а. carotides communes: перерезка блуждающих нервов, как это видно на рис. 1, сопровождалась повышением кровяного давления.

Опыты, проведенные с перерезкой блуждающих нервов [у щенят, подтвердили наши ранние наблюдения, о которых мы говорили вначале. У щенят уже в первые часы и дни жизни перерезка этих нервов вызывает изменения в сердечно-сосудистой деятельности. Эти изменения в сосудистой системе могут проявляться в виде повышения кровяного давления, а со стороны сердца — увеличением частоты ритма и усилением силы сердечных сокращений, о которых мы судили по усилению пульсовой волны, причем в отдельных опытах все эти явления могут выступать не одновременно. В таких случаях наблюдалось повышение кровяного давления и положительный хронотропный эффект или повышение кровяного давления и положительный инотропный эффект, или же сильно выраженный инотропный эффект при слабом повышении кровя-

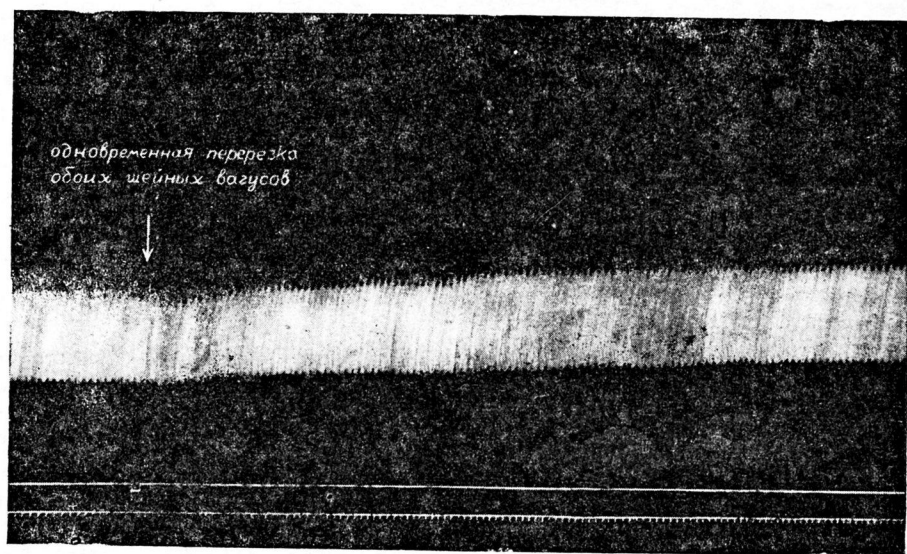


Рис. 2. Одновременная перерезка правого и левого блуждающих нервов у щенка через 2 часа после рождения (кураре).

ного давления. Последнее наблюдалось иногда у щенят 1—2 дней жизни. Нередко характер реакции кровяного давления на перерезку блуждающих нервов у щенят в возрасте 1—3 дней, иногда даже старше, отличался от реакций, наблюдаемых у более взрослых щенят и собак. Обычно у взрослых животных, как только сделана перерезка п. vagi, тут же мы наблюдаем быстрый и крутой подъем кровяного давления, достигающий максимальной высоты в течение короткого промежутка времени, исчисляющегося несколькими секундами. У новорожденных животных, особенно в первые дни после рождения, в ряде опытов можно было наблюдать совершенно иную картину развития реакции на перерезку блуждающих нервов: удлиненный скрытый период для проявления эффекта, медленно и постепенно нарастающее повышение кровяного давления, иногда достигающее своей максимальной высоты на 40-й—120-й сек., как это представлено на рис. 2 и 3. На рис. 2 приводится запись кровяного давления у щенка, взятого для опыта через 2 час. после рождения. На ней мы можем отметить, помимо подъема кровяного давления, усиление пульсовой волны и учащение ритма. То же самое отмечается и на рис. 3, на котором дана запись кровяного давления после перерезки п. vagi у щенка 3-дневного возраста. Такой длинный скрытый

период для момента проявления эффектов и постепенное развитие их в последствии по своему характеру проявления напоминают эффекты, возникающие под влиянием гуморальных факторов. Однако часто на щенятах такого же возраста наблюдаются реакции, аналогичные тем, которые получаются на взрослых собаках. В качестве примера приво-

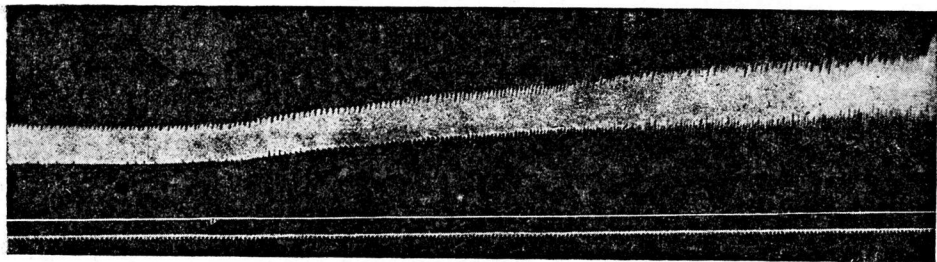


Рис. 3. Перерезка блуждающего нерва у 3-дневного щенка (кураре).

дятся рис. 4 и 5, на которых представлена запись кровяного давления у щенка через 26 час. после рождения (рис. 4) и 3-суточного щенка (рис. 5). На приведенных кривых мы видим довольно быстро развивающийся и достигающий своей максимальной высоты подъем кровяного давления.

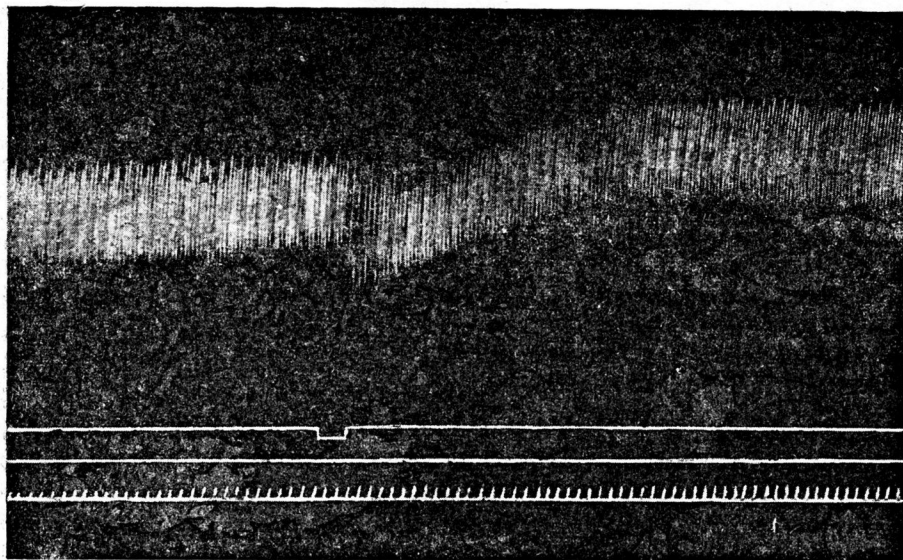


Рис. 4. Перерезка блуждающего нерва у 1-дневного щенка (кураре).

Что касается изменения ритма после перерезки блуждающих нервов, то, как мы уже отметили раньше, в одних опытах мы наблюдали его, в других — нет. У щенят после перерезки нервов учащение ритма отмечалось на 6—40, а иногда и более чем на 100 ударов в минуту (см. табл.). Наблюдаемое иногда после перерезки нервов небольшое увеличение числа пульсовых ударов (на 6—8), а в отдельных случаях полное отсутствие изменений ритма могут быть объяснены тем, что сердце новорожденного, начиная с 3-го — 4-го дня сокращается в сильно повы-

Дата опыта	Возраст животных	Наркоз	Частота пульса до оперативного вмешательства	До перерезки		После перерезки		
				частота пульса	дыхание	частота пульса	инотроп- ный эффект	кровеное давление
18 X	2 ч.	Эфир,	90	226	Искусств.	236	+	Повыш.
2 XI	3 ч.	кураре	102	234	Искусств.	252	+	Повыш.
17 XII	12 ч.	Эфир,	103	192	"	192	+	Повыш., макс. на
18 XII	2 дн.	кураре	—	117	"	135	слаб.	19-й сек.
	1 дн.	Эфир	—	174	Искусств.	198	+	То же
18 XII	2 дн.	кураре	118	184	Искусств.	228	+	Повыш., макс. на
16 X	3 дн.	Эфир	—	192	33 в мин.	216	+	10-й сек.
20 XII	3 дн.	кураре	182	276	Искусств.	300	+	Повыш., макс. на
17 X	3 дн.	кураре	—	246	Искусств.	276	+	23-й сек.
16 X	3 дн.	Эфир	—	270	36 в мин.	306	вначале, затем	Повыш.
18 X	4 дн.	Эфир	—	246	54 в мин.	306	Без измен.	Повыш.
3 I	6 дн.	Эфир,	170	168	Искусств.	180	—	Повыш.
16 XII	12 дн.	кураре	—	234	Искусств.	252	+	Повыш., макс. на
2 I	1 мес.	Эфир,	151	240	Искусств.	294	—	13-й сек.
29 X	1 мес.	кураре	—	198	Искусств.	240	Без измен.	Повыш.
18 XII	14 дн.	Эфир,	196	258	Искусств.	306	Без измен.	Повыш. сразу,
		кураре						и остается на этом уровне.

шенном ритме и стоит ближе к максимально возможной частоте. У новорожденных животных в возрасте от 1 до 3 дней, иногда даже у 4—5-дневных, пульс по частоте ритма совпадает с ритмом пульса взрослых животных (90—120 ударов в минуту) и только на 3-й—4-й день частота пульса у новорожденных изменяется, достигая 180—200 ударов в минуту.

Однако в ряде наших опытов и у однодневных щенят исходный ритм из-за оперативного вмешательства (разрез кожи, препаровка нервов и т. д.) бывал очень высоким, превышая частоту пульса нормального щенка более чем на 100 ударов в минуту. Этим следует объяснить то, что и у 1-дневного щенка перерезка п. vagi не всегда сопровождалась резким повышением частоты пульса. Обычно наибольшей частоты сердечный ритм у щенят достигает в последствии — на 20-й—130-й—170-й сек. после перерезки блуждающих нервов. Максимумы хронотропного и инотропного эффектов проявляются не одновременно. Наибольшая высота пульсовых волн нередко проявляется раньше, чем наибольший ритм пульса.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что тонус центров блуждающих нервов у новорожденных щенят имеется, и он может быть обнаружен уже в первые дни жизни животного.

Результаты наших опытов не согласуются с положением, утвердившимся в литературе, что тонус центров блуждающих нервов отсутствует в первые недели и месяцы жизни животных (Турбина-Шпуга, Аршавский, Soltmann, Ewald, Anrep, Meyer, Гартье).

Чем объяснить это противоречие? Мы думаем, что оно является результатом тех методических приемов, которыми пользовались мы и вышеуказанные авторы при изучении этого вопроса. Ведь не случайно же, что одни обнаруживали тонус к концу второй недели, другие — к концу первого месяца или на втором месяце жизни животного и т. д.

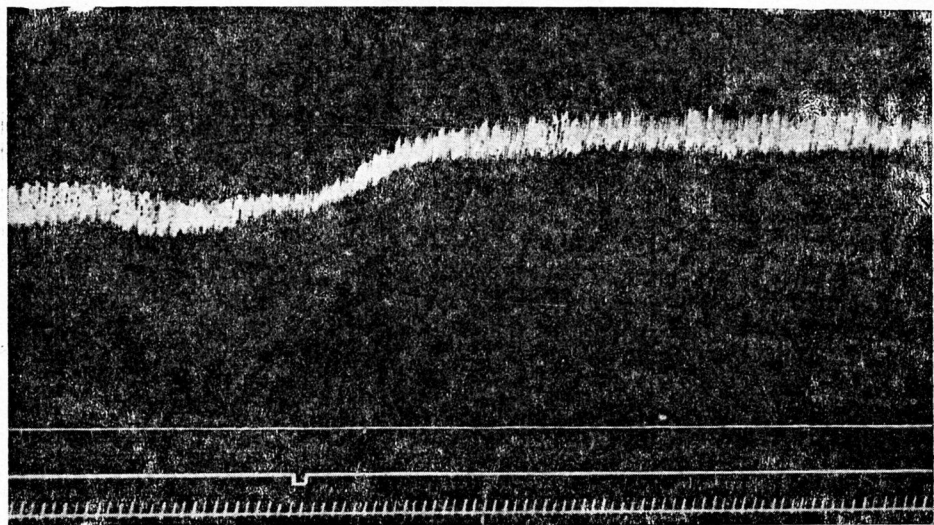


Рис. 5. Перерезка блуждающего нерва у 3-дневного щенка (кураре).

Описанные методы различны и не безупречны. Одни наблюдали за изменениями сердечной деятельности в условиях острого опыта — визуально (Soltmann, Ewald, Anrep), другие — в хронических условиях путем атропинизации животного и подсчета пульса (Lhota), некоторые же — посредством записи кровяного давления ртутным манометром (Гартье, Мейер, Аршавский и др.). Недостатки первого и второго приемов настолько очевидны, что на них не стоит останавливаться; что касается последнего (ртутного манометра), как наиболее распространенного метода регистрации кровяного давления, то здесь можно сделать ряд замечаний по поводу его грубости и неточности.

Необходимо принять во внимание некоторые особенности такого экспериментального объекта, каким являются новорожденные животные. Особенности, которыми в данном случае нельзя пренебрегать: малая величина животного, необычайно частый ритм, слабая пульсовая волна и относительно низкое кровяное давление. Ртутный манометр, обладающий большой инерцией, не может воспринимать и точно передавать на регистрирующее перо те быстрые и слабые колебания, которые присущи пульсовой волне новорожденного животного, незначительные колебания могут быть невыраженными, а на кимографе получается запись кровяного давления в виде прямой линии, что и наблюдал в своих работах Гартье.

Кроме того, не исключена возможность, что в случае падения кровяного давления жидкость из манометра забрасывается в кровяное русло, что должно привести к ухудшению сердечной деятельности, маскируя эффект перерезки нервов.

Осложнения такого рода могут иметь место при перерезке обоих блуждающих нервов, так как в самый момент перерезки, очевидно в силу механического раздражения их, иногда наблюдается кратковременный тормозной эффект п. *vagi* на сердце, вызывающий падение кровяного давления. Кроме того, перерезка обоих п. *p. vagorum* резко сказывается на изменении характера и типа дыхания. В наших опытах мы наблюдали несколько вариаций этих изменений: иногда очень резкое учащение и углубление дыхания, при этом дыхательный ритм увеличивался в 3—4 раза, доходя до 90 и более в минуту (см. таблицу). В других случаях (в большинстве наших опытов) дыхание становилось редким и глубоким, иногда мы наблюдали очень сильное урежение с резко затяжными выдохательными паузами, т. е. те же изменения, которые наблюдались в лаборатории Павлова Чешковым (1902) и другими при таких же обстоятельствах на взрослых собаках. Наблюдалась также, когда двухсторонняя перерезка блуждающих нервов вызывала длительную остановку дыхания в инспирации. Перерезка нервов сопровождалась значительным выделением слизи, закупоривающей дыхательные пути, что отмечалось и у взрослых собак (И. П. Павлов, 1896), а также развивающейся асфиксией, в результате чего происходили резкие судорожные подергивания. Меуер считает асфиксию одной из возможных причин, маскирующих истинные изменения кровяного давления от перерезки блуждающих нервов.

Судя по представленным записям кровяного давления у щенят 5-дневного возраста, причины такого порядка, по нашему мнению, играли роль в работах Аршавского (рис. 6, 7 и 8 в работе Аршавского). К сожалению, на рис. 6 и 7 даны — исходный уровень кровяного давления и какой-то отрезок его после перерезки, так что нет возможности наглядно судить о моменте перерезки. Других кривых, более раннего возраста, кроме кривой на рис. 8 и только-что указанных, автор не приводит. Опыты, поставленные нами в тех же условиях, что и Аршавским, дали нам возможность получить аналогичные данные (рис. 6).

Все отмеченные раньше и теперь моменты побудили нас к тому, чтобы применять кураре и искусственное дыхание, обеспечивающее ровный и постоянный дыхательный ритм. Если учесть данные Heidenhain, Павлова (1883) и других о том, что кураре снимает тормозящее действие п. *vagi* на сердце и оказывает влияние на сосудистую систему, снижая депрессорные реакции, а в ряде случаев даже совершенно снимает их (Дурмишьян, 1937, и др.), то возможно, что, применяя кураре, мы тем самым нередко создавали условия, неблагоприятные для выявления тонуса п. *vagi*. Тем не менее, несмотря на это, в большинстве наших опытов мы наблюдали проявление эффектов со стороны сердечно-сосудистой системы после перерезки блуждающих нервов.

Как мы уже отмечали раньше, у новорожденных животных в первые 2—3 дня пульс намного реже, чем в последующие дни: частота ритма колеблется от 90 до 120 ударов в минуту, а у слабых щенят, особенно из большого помета, пульс доходит до 60 ударов в минуту и ниже. Такой сравнительно редкий ритм держится первые 2—3 дня после рождения, затем в последующие дни он становится чаще, доходя до 200—240 ударов в минуту, причем ритм пульса в течение дня очень непостоянен и легко подвержен частым и быстрым колебаниям. В дальнейшем частота пульса снижается и к 6-му—7-му месяцу, а у отдельных

щенят значительно раньше (на 4-м — 5-м месяце) устанавливается такой же ритм пульса, как и у взрослых собак.

Отметить в течение первого месяца жизни животного другой какой-либо возрастной этап, на котором происходит какое-нибудь четкое изменение ритма пульса, мы не можем. Такую особенность, как редкий ритм пульса у щенят в первые 3 дня после рождения, по сравнению со щенятами возраста последующих дней и месяцев, отмечают Аршавский с Еникеевой. Это явление изменения частоты пульса обращает на себя внимание тем, что у новорожденных наступающее учащение пульса совпадает во времени с теми особенностями реакции кровяного давления, которые мы наблюдали после перерезки нервов у щенят на 3-й — 4-й день после рождения — коротким скрытым периодом, быстрым развитием эффектов, выраженной кругизной кривой кровяного давления, по характеру такой, как и у взрослых.

Описанный характер изменения кривой кровяного давления дает основание рассматривать в этом явлении усиление тонуса центров блуждающих нервов. Но в то же самое время мы наблюдаем и другое, парадоксальное на первый взгляд явление, которое, как-будто противоречит этому объяснению, именно: в этот же самый период выступает необычайно высокий ритм пульса (180—200 ударов в минуту), вместо имевшегося до этого (80—120). Этот факт не получил еще своего объяснения, — имеющиеся данные еще недостаточны для этого. Представляет интерес выяснить, связаны ли эти два очевидных факта (усиление центрального тонуса п. vagi и учащение ритма) друг с другом или нет. Если эти явления друг с другом не связаны, то нужно искать объяснение в развитии какого-то другого фактора, одновременно оказывающего влияние на обе системы вегетативной иннервации. Однако можно допустить и такое предположение: усиление

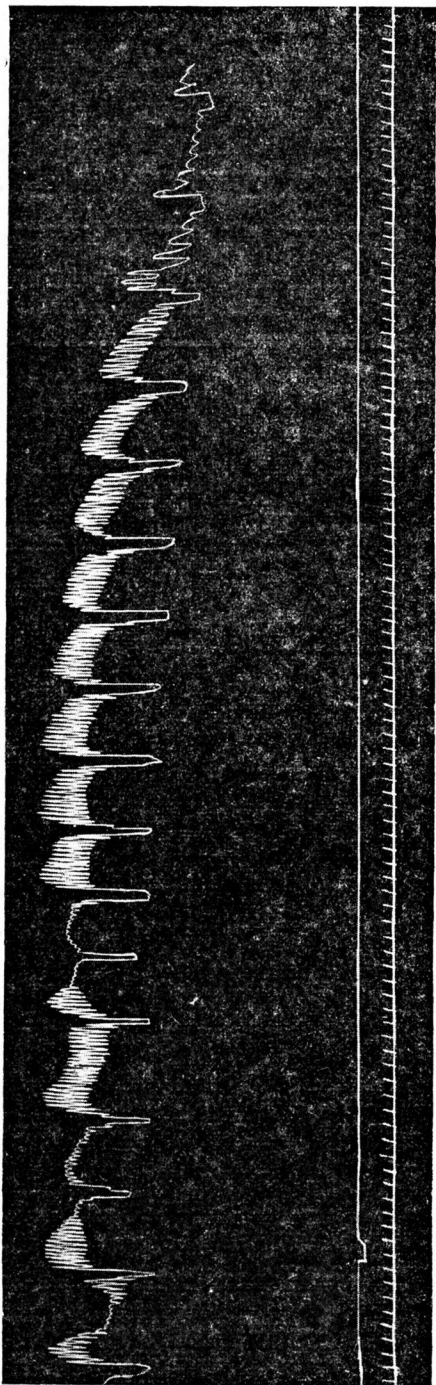


Рис. 6. Перерезка правого блуждающего нерва у 3-дневного щенка (наркоз — эфирный).

тонуса симпатической нервной системы, о котором мы судим по увеличению ритма сердца, оказывая адаптационно-трофическое влияние на сосудодвигательные центры, одновременно способствует усилению тонуса блуждающих нервов.

ВЫВОДЫ

1. Перерезка блуждающих нервов у новорожденных животных, начиная с момента рождения, может вызвать повышение кровяного давления, учащение ритма и усиление силы сердечных сокращений. Таким образом, блуждающие нервы оказывают тоническое действие на сердечно-сосудистую систему уже в первые часы жизни животного.

2. Частый ритм пульса у новорожденных животных нельзя объяснить отсутствием тонуса блуждающих нервов, как это пытаются делать некоторые авторы.

ЛИТЕРАТУРА

- Аршавский И. А. Нервная регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы в онтогенезе. Биомедгиз, 1936.
 Аршавский и Еникеева, *Арх. биол. наук*, 57, № 3, 47, 1940.
 Гартье Э. Э. Обзорение психиатр., неврологии. Ежемесяч. журн., № 6, 414, 1903.
 Дурмишьян М., Диссерт., 1937.
 Михалева О. А. Влияние п. vagi на хронаксию сердца у животных в постнатальном периоде.
 Павлов И. П., Диссерт., 1883. *Тр. Общ. русск. врач.*, март 47, 1896.
 Тен-Кате Я. Я., *Известия Научн. инст. им. Лесгафта*, 4, 17, 1921.
 Тонких А. В., *Русск. Физиол. журн.*, 6, 123, 1923.
 Турбина-Шпуга, Е. Н. *Журн. exper. биол. и мед.*, 8, № 19, 405, 1927.
 Чешков А. М., Диссерт., ВМА, СПб., 1902.
 Anrep В., *Pflüg. Arch. f. Physiol.*, 27, 88, 1880.
 Babak E. u. B. Boucek, *Zbl. f. Physiol.*, 27, 513, 1908.
 Bochefontaine M. *Gaz. Med. de Paris*, D-6, 173, 1877.
 Contejean, C. R. *Acad. Sci.*, 109, 980, 1899.
 Engström, Цит. по Гартье (1903).
 Ewald, *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 538, 1878.
 Heidenhain R. Цит. по Г. Мейер и Р. Готлиб. *Эксперим. фармакол.*, 7, 50, 1940.
 Heinricius G. *Zschr. f. Biol.*, 26, 8, 197, 1899.
 Kehrer, *Beitr. z. Klin. u. exper. Geburtsk. u. Gynäcol.*, 79, 1879.
 Langendorf, Цит. по Гартье (1903).
 Lhotá v. Lhotak, *Kamill. Pflüg. Arch.*, 747, 514, 1911.
 Meyer, M. E. *Arch. Physiol. norm. et pathol.*, E-5, 475, 1893.
 Soltmann, O. *Jahrb. f. Kinderheilk.*, 77, 101, 1877.
 Tarchanoff I. R., *Gaz. Med. de Paris*, 341, 1877.

ИССЛЕДОВАНИЕ ХРОМАТОФИЛЬНОГО ВЕЩЕСТВА ЦИТОПЛАЗМЫ НЕРВНЫХ КЛЕТОК ПРИ ПОМОЩИ УЛЬТРАФИОЛЕТОВОГО МИКРОСКОПА

СООБЩЕНИЕ I. НЕРВНЫЕ КЛЕТКИ СПИНАЛЬНЫХ ГАНГЛИЕВ
ВЗРОСЛОГО ЖИВОТНОГО

Е. А. Моисеев

Физиологический институт им. акад. И. П. Павлова Академии Наук СССР

Как известно, хроматофильное вещество (тигроид Ниссля) в цитоплазме нервной клетки является одним из наиболее тонких индикаторов ее функционального состояния. Поэтому уже давно много исследований было посвящено изучению свойств, состава и характера распределения его в цитоплазме (Nissl, 1894; Lenhossék, 1895; Marinesco, 1898; Held, 1895—1897; Mackenzie, 1897; Macallum, 1898; Scott, 1898—1899; Mott, 1912, и мн. др.). В последние десять лет, благодаря применению методов частичного специфического переваривания на гистологических срезах (Brachet, 1940; Роскин, 1945, и др.) и спектрофотометрии под микроскопом в ультрафиолетовых лучах (Landström, Caspersson и Wohlfahrt, 1941; Hydén, 1943; Gersch и Bodian, 1943) не только значительно уточнены наши знания химического состава, но и вскрыты некоторые закономерности поведения хроматофильного вещества нервных клеток при известных физиологических и патологических условиях (см. вышеприведенных авторов и ряд других; среди них Bodian и Mellors, 1945).

В настоящее время вполне доказано, что основным компонентом хроматофильного вещества нервной клетки является нуклеопротеид, нуклеиновая часть которого представляет собой рибозонуклеиновую кислоту (Brachet, Caspersson с сотр.). Последняя обуславливает, по видимому, характерное сродство этого вещества к основным анилиновым краскам, исчезающее после переваривания срезов при помощи рибонуклеазы (Brachet, 1940). Упомянутыми выше работами Caspersson и его сотрудников показано, что хроматофильное вещество цитоплазмы нервных клеток обладает специфической абсорбцией ультрафиолетовых лучей с наибольшим максимумом в области около $\lambda = 2600 \text{ \AA}$, обусловленным присутствием нуклеиновой кислоты и добавочными максимумами около $\lambda = 2800 \text{ \AA}$, относимыми за счет поглощения белкового компонента (Hydén, 1943).

Уже имеется в литературе некоторый материал, добытый указанными методами, который позволяет судить о плодотворности применения их для изучения хроматофильного вещества цитоплазмы нервной клетки (Caspersson, Landström, Wohlfahrt, 1941; Gersch и Bodian, 1943; Hydén, 1943). На основании своих исследований Caspersson (1941) сформулировал гипотезу о роли нуклеотидов в процессе образования цитоплазмиче-

ского белка в клетке вообще. Hудэн (1943) показала приложимость концепции Caspersson к нервной клетке. К сожалению, характер участия нуклеотидов при этом пока остается недостаточно раскрытым. Принимая во внимание, что нуклеотиды играют в биологических процессах многообразную роль, составляя простетические группы некоторых ферментов, и входят в состав вырабатываемых органами внутренней секреции продуктов (передняя доля гипофиза — Desclin, 1940) и витаминов (напр., B_1), трудно переоценить важность изучения их, а следовательно и хроматофильного вещества. В отношении нервных клеток интерес такого исследования усугубляется уже упомянутым известным фактом, что хроматофильное вещество в их цитоплазме оказывается исключительно лабильным, чувствительным к различным воздействиям и, присутствуя в значительных, по сравнению с другими клетками, количествах, более доступно исследованию.

В настоящем сообщении приведены первые результаты, полученные нами при исследовании хроматофильного вещества нервной клетки при помощи ультрафиолетового (у.-ф.) микроскопа.

В качестве объекта для исследования избраны клетки спинальных ганглиев, материал взят, глазным образом, от кроликов, частично — кошек и собак.

МЕТОДИКА

Ганглии извлекались обычно у живого или только что убитого животного и фиксировались в спирте, формалине или жидкости Карнуа. В отдельных случаях применяли фиксацию Гюртле.

После обычной, полагающейся в каждом случае обработки, объекты были заключены в парафин и разложены на срезы, толщиной 1—2 μ . Перед исследованием срезы освобождались от парафина хлороформом и без окраски заключались на кварцевых стеклах в парафиновое жидкое масло или из хлороформа переводились через спирты нисходящей крепости в дистиллированную воду и заключались в глицерин с водой.

Микрофотографии получали при помощи ультрафиолетового микроскопа (ГОИ) с ахроматической оптикой (объектив зеркально-линзовый п. А. 05 $\times$ 103). Съемка производилась без окуляра. Дополнительное увеличение с негатива 3х и 7х. Диафрагма конденсора при всех съёмках одинакова. Источник света: ртутно-кварцевая лампа РК 4 220 V. Сила тока 2,3 А. Газонаполненный фильтр Cl + Br, пропускающий у.-ф. лучи в пределах $\lambda = 2500 - 2800 \text{ \AA}$.

Фотографические пластинки — Mikroplatten Agfa; диапозитивные — отечественного производства. Проявитель метол-гидрохиноновый.

Время экспозиции при съемке, проявлении и печатании — одинаковы в сравниваемых объектах.

Проверка фиксаторов была проведена с целью исключить их влияние, искажающее естественное поглощение ткани в ультрафиолете. На такую возможность изменения поглощения нами было указано раньше (Брумберг, Моисеев, Ферхмин, 1947). В качестве стандарта пользовались объектами, фиксированными в смеси Карнуа, относительно которой Hудэн (1943) показала отсутствие смещений абсорбционного максимума в ультрафиолете для хроматофильного вещества нервной клетки. Для проверки на отсутствие смещения поглощения, производились съемки в длинах волн $\lambda = 3130 \text{ \AA}$ и $\lambda = 3650 \text{ \AA}$.

Применяя для освещения смешанный пучок длин волн от 2500 до 2800 $\text{\AA}$, мы относили регистрируемые на снимках поглощения у.-ф. лучей за счет наличия как нуклеинового компонента, так и протеиноз, содержащих циклические аминокислоты, т. е. нуклеопротеидов в целом.

Особое внимание было обращено на резкость фокусировки препарата, так как мы убедились, что малейшие отклонения в этом отношении делают материал совершенно негодным для сравнения (на это указывает в своей работе и Weimann, 1925). Для этой цели у нас в лаборатории Ферхмин был применен способ фокусировки в видимом свете по интер-

ференционным кольцам, получающимся в поле зрения при максимальном сужении диафрагмы конденсора.

Необходимо отметить, что особенно существенной является также достаточно малая толщина среза, так как во всех случаях необходимо исключать возможность наслоения одних элементов тканей или клеток на другие. В противном случае получаемые результаты не сравнимы между собой. Так же точно строго соблюдалось правило, предложенное Hüdén (1943): для сравнения брали клетки, где главное оптическое сечение прошло через клетку, содержащую в ядре свое ядрышко в максимальном диаметре.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

На рис. 1 представлена микрофотография среза спинального ганглия из шейного отдела взрослого кролика, фиксированного в смеси Карнуа (опыт 25 IX 1946). Ясно видно очень резкое поглощение ультрафиолетовых лучей ядрышком центральной клетки, более слабо-поглощающая хроматиновая сеть в ядре. В цитоплазме абсорбирующее у.-ф. вещество локализовано в виде глыбок разного калибра на периферии клеточного тела (Randschollenkranz) и более слабо поглощающих глыбок различной величины, рассеянных по всей цитоплазме, но у границ ядра располагающихся более густо, обуславливая четкие контуры ядра. Ядро несколько смещено к периферии клетки (клетка, находящаяся в стадии регенерации белков цитоплазмы по Hüdén, 1943). С одного края клеточное тело образует треугольник, слабо поглощающий у.-ф. лучи, свободный от глыбок. Лежащие вокруг мелкие клетки характеризуются более интенсивной абсорбцией у.-ф. лучей, зависящей при более детальном рассмотрении от усиления поглощения фона. Сличение описанного препарата с контрольным соседним срезом, окрашенным толуидиновой синью, по Нисслю, подтверждает подмеченное предыдущими исследованиями совпадение окраски хроматофильного вещества со способностью к интенсивному поглощению у.-ф. лучей.

Отмечается, что в одном и том же препарате можно обнаружить клетки, в которых хроматофильное вещество принимает совсем другое распределение. Если на рис. 1 оно носит беспорядочный характер, то на рис. 2 ясно видно концентрическое расположение интенсивно поглощающих глыбок.

Фиксация алкоголем дает примерно ту же картину поглощения у.-ф. лучей (рис. 3, опыт 11 IX 1946).

Несколько иную картину мы получали на снимках срезов, фиксированных обыкновенным формалином. Особенно при малом увеличении бросается в глаза гораздо более сильная разница в интенсивности поглощения у.-ф. лучей разными клетками (рис. 4, опыт 12 IX 1946). Эта разница зависит от различной абсорбционной способности всей массы цитоплазмы, в результате чего на снимке фон то чернее, то светлее, а не от изменения абсорбции глыбками хроматофильного вещества, или, во всяком случае, не только от последнего. В отношении характера распределения хроматофильного вещества в цитоплазме, здесь мы не находим существенной разницы с предыдущими рисунками.

Таким образом, результаты формалиновой фиксации можно поставить параллельно полученным нами при фиксации жидкостью Гюртле, которую мы характеризовали, как значительно усиливающую поглощение у.-ф. лучей без смещения области поглощения (Брумберг, Моисеев и Фөрхмин, 1947).

Попутно приведем для сравнения увеличенную микрофотографию среза, фиксированного по Гюртле (рис. 5, опыт 25 IX 1946), на которой

особенно демонстративно показано, что увеличение абсорбции (в цитоплазме клеток малого размера) зависит, главным образом, от усиления поглощения всей цитоплазмы, а не хроматофильного вещества.

Представленный выше материал микрофотографий в у.-ф. лучах позволяет сделать некоторые заключения, которые являются необходимой предпосылкой для ведущейся нами в настоящее время работы по исследованию изменений хроматофильного вещества нервной клетки в различных физиологических и патологических состояниях. Оговариваясь, что мы не ставили себе задачей получение „эквивалентных картин“ в понимании Nissl, потому что считали их необязательными для проведения гистохимического, а не морфологического исследования, считаем, что наш материал подтверждает положение, что конфигурация глыбок хроматофильного вещества и характер его распределения в цитоплазме зависят в значительной степени от характера фиксации и не являются постоянными даже при одной и той же фиксации.

По техническим причинам мы не могли в настоящем сообщении представить данные по вопросу о прижизненности или посмертном образовании глыбок хроматофильного вещества в цитоплазме нервных клеток. Решение этого вопроса встречает большие трудности в смысле постановки бесспорного эксперимента. Нервная клетка представляет собой крайне чувствительный ко всевозможным воздействиям объект, и весьма возможно допустить, что применение техники замораживания — высушивания (Bensley и Gersch, 1933) не гарантирует от такого повреждения нервной клетки. Еще менее убедительным для решения вопроса о прижизненности глыбок хроматофильного вещества является метод ультрацентрифугирования Beams и King (1935). Здесь может быть уместно упомянуть о недавних наблюдениях Ларионова и Брумберга (1946), показавших (на культурах тканей), что цитоплазма живой клетки всегда дает однородное поглощение ультрафиолетовых лучей и только после различных воздействий на клетки наблюдается появление различных цитоплазмических структур.

Нам кажется наиболее адекватной нашим современным знаниям гипотеза, которую принимал Cowdry (1932), что хроматофильное вещество представляет при жизни „диффузно распределенный жидкий материал, который может претерпевать количественные и качественные изменения“. На раздражение нервная клетка отвечает образованием глыбок хроматофильного вещества.

Попытка решения этого вопроса и составит содержание одного из последующих сообщений.

Однако, для цитохимического исследования хроматофильного вещества фиксированный материал несомненно оказывается пригодным, возможно даже более пригодным, ввиду большей концентрации вещества в глыбках. Изготавливаемый в настоящее время имерсионный ахроматический объектив для ультра-фиолета даст возможность непосредственной спектрографии хроматофильного вещества под микроскопом, подобно поставленному нами (Моисеев и Ферхмин, 1947) для более крупных объектов.

ВЫВОДЫ

Резюмируя наши наблюдения на материале, исследованном в у.-ф. лучах, можно сказать, что клетки спинальных ганглиев дают различную картину поглощения у.-ф. лучей с $\lambda = 2500 - 2800 \text{ \AA}$ как по интенсивности, так и по распределению поглощающего вещества.

Прежде всего во всех клетках резко различаются по интенсивности поглощения (на микрофотографиях этому соответствует степень почернения) два рода веществ: одно с очень интенсивным поглоще-

нием, находящееся в ядрышке, иногда в ядре и в цитоплазме клеток в виде глыбок и соответствующее, при сравнении с гистологическими картинками на препаратах, окрашенных основными красками, хроматофильному веществу; на основании спектрофотометрических исследований Caspersson и сотрудников, мы вправе отнести эти вещества к нуклеотидам, которые обладают интенсивностью поглощения, в десятки раз большей, чем протеины; вторая категория веществ, дающая в разных клетках различной интенсивности поглощение, составляет „фон“ цитоплазмы и более или менее равномерно распределена в цитоплазме клеток; повидимому, здесь идет дело о протеинах, имеющих абсорбцию, обусловленную наличием в них циклических аминокислот.

Положив в основу общепринятое разделение клеток спинальных ганглиев на три группы по размерам их (большие, средние и малые), можно дать им следующую характеристику на основании нашего материала:

1. Большие клетки имеют в своей цитоплазме глыбки резко поглощающего у.-ф. лучи вещества, распределяющиеся то равномерно по всему клеточному телу, то дающие скопления в краевой зоне и вокруг ядра. Общий „фон“ цитоплазмы обладает относительно слабым поглощением лучей с $\lambda = 2500 - 2800 \text{ \AA}$.

2. Клетки средних размеров имеют в цитоплазме хорошо выраженные глыбки, обладающие интенсивным поглощением у.-ф. лучей и обнаруживающие зачастую правильное распределение, то радиальное, то концентрическое. Общий „фон“ цитоплазмы поглощает у.-ф. лучи в различной степени. В этой категории можно, наряду со „светлыми“ клетками, видеть и такие, у которых „фон“ цитоплазмы обладает настолько интенсивным поглощением, что распределение глыбок хроматофильного вещества до некоторой степени маскируется (рис. 4).

3. Малые клетки не показывают существенного увеличения содержания глыбок хроматофильного вещества. В этом отношении наши данные отличаются от наблюдений Hydén (1943), обнаружившей большую концентрацию нуклеотидов в клетках малых размеров. Отличительной особенностью малых клеток является очень интенсивная абсорбция у.-ф. лучей общим „фоном“ цитоплазмы, что приводит часто к тому, что эти клетки резко выделяются на снимках. Лишь пристальное изучение позволяет различить в их цитоплазме глыбки хроматофильного вещества. Подобные „хроматофильные“ клетки мы обнаруживали (в противоположность Saguchi, 1930) на материале, взятом от кроликов, в таком же количестве, как и от других животных.

На основании сказанного мы считаем, что наши наблюдения не согласуются с заключением Hydén (1943) о том, что количество нуклеотидов и протеина в цитоплазме клеток спинального ганглия растет соответственно величине клеточного тела следующим образом:

	Малые клетки	Средние клетки	Большие клетки
Общее количество нуклеотидов . . .	1	2	3
Общее количество протеина	1	1.5	8

(Hydén, 1943, стр. 70).

т. е. не только есть прямая зависимость между величиной клетки и количеством хроматофильного вещества, но и количество белка в больших клетках непропорционально больше в клетках больших размеров. В нашей работе обнаружены обратные отношения. Окончательное решение вопроса требует, конечно, спектрографического исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Брумберг Е., Е. Моисеев и А. Ферхмин, ДАН, 1947.
 Ларионов Л. Ф. и Е. М. Брумберг, ДАН СССР, 54, № 3, 267, 1946.
 Роскин Г. ДАН СССР, 49, 296, 1945.
 Beams H. W. u. King R. L., J. Comp. Neurol., 67, 175, 1935.
 Bensley R. R. u. Gersch I., Anat. Rec., 57, 369, 1933.
 Bielschowsky. „Morphologie d. Ganglienzelle“ in Möllendorff's Handb. d. mikr.-Anat., 4, S. 27.
 Bodian D. a. Mellors K. C., J. Exp. Med., 87, 469, 1945.
 Brachet J. C., C. R. Soc. Biol., 133, 83, 1940.
 Caspersson T., Naturwissenschaften. 29, 33, 1941.
 Cowdry E. V. „The Neurone“ in the Penfield's Cytology a. Cellul. Pathol. of the Nervous System., 7, 6—10, 1932.
 Desclin L., C. R. Soc. Biol., 133, 457, 1940.
 Gersch J. a. Bodian D., Biol. Symp., 10, 163, 1943.
 Held H., Arch. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 396, 1895; 204, 1897.
 Hydén H., Protein Metabolism in the Nerve Cell. Stockholm, 1943.
 Landström H., Caspersson, T. a. Wolfart, G., Zschr. mikr.-anat. Forsch., 49, 534, 1941.
 Lenhossék M. Der feinere Bau des Nervensystems. 2. Aufl., Berlin, 1895.
 Lugaro E., Arch. ital. de biol., 24, 256, 1895.
 Macallum A. B., Brit. Med. J., 2, 778, 1898.
 Mackenzie J. J., Brit. Assoc. Report, 822, 1897. (Rep. Brit. Assoc., Adv. Science, Toronto, Aug. 23).
 Marinesco G., Neurol. Zentrbl., 17, 882, 1898.
 Mott F. W., Brit. Med. J., 2, 780, 1912 (Цит. по Cowdry, E. V. „The Neurone“ in the Penfield's „Cytology a. Cellular Pathol. of the Nervous Syst., 1, 6—10).
 Nissl Fr., Allg. Zschr. f. Psychiatrie, 50, 370, 1894.
 Nissl Fr., Allg. Zschr. f. Psychiatrie., 7, 1897.
 Saguchi S., Zytologische Studien, H. 4, 1930.
 Scott F. H., Transact. Canad. Inst., 6, 405, 1898, 99.
 Weimann W. Z., ges. Neurol. u. Psych., 98, 347, 1925.

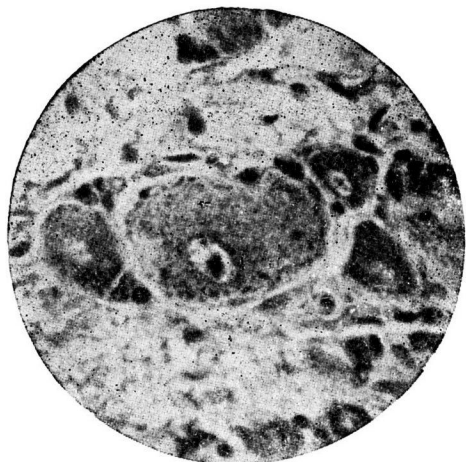


Рис. 1.



Рис. 2.

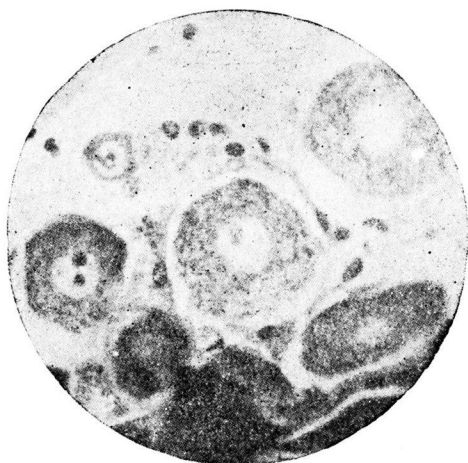


Рис. 3.

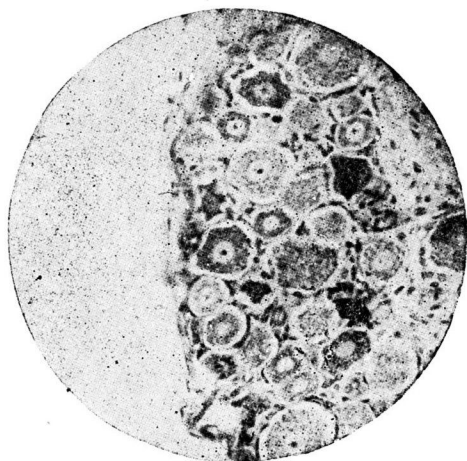


Рис. 4.

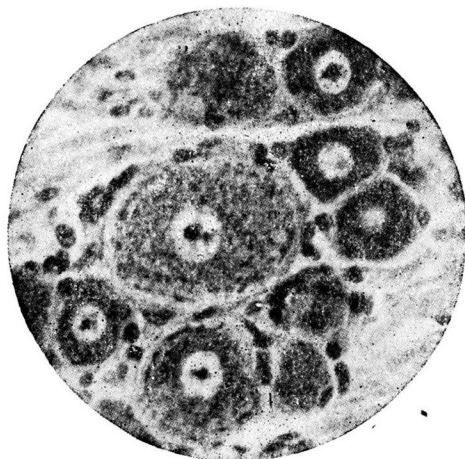


Рис 5.

НЕЙРОЭНДОКРИННЫЕ ФАКТОРЫ В ПРОИСХОЖДЕНИИ ПНЕВМОНИЙ

СООБЩЕНИЕ VI. К ВОПРОСУ ОБ ИЗМЕНЕНИИ ВОДНО-СОЛЕВОГО ОБМЕНА ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ ВЕРХНИХ ШЕЙНЫХ СИМПАТИЧЕСКИХ УЗЛОВ

Е. А. Моисеев, М. А. Обухова и А. В. Тонких

Физиологический институт им. акад. И. П. Павлова Академии Наук СССР

При изучении экспериментальной пневмонии, развивающейся у животных после раздавливания верхних шейных симпатических узлов, среди наблюдаемых явлений обращает на себя внимание нарушение мочеотделения. Оно выражается „в задержке мочеиспускания, после чего происходит выведение обильного количества мочи и в дальнейшем частое мочеиспускание. От еды и питья животные при этом все время отказываются“ (Моисеев и Тонких, 1945). Потеря жидкости оказывается настолько большой, что при вскрытии экспериментальных животных, погибших через 8—12 час. после операции, отмечается резкое „высыхание“ тканей. Эти наблюдения заставляли предполагать изменение водно-солевого обмена, а может быть и деятельности почек.

Деятельность почек, как известно, зависит в большой степени от деятельности гипофиза, от его гормона, имеющего отношение к водно-солевому обмену. Повышенный выход этого гормона при раздражении верхних шейных симпатических узлов или непосредственно гипофиза отмечается многими авторами. Weed, Cushing и Jacobson (1913) наблюдали в острых опытах на кроликах и кошках повышение диуреза в результате раздражения верхних шейных симпатических узлов и гипофиза. Шамов (1916), также в условиях острого опыта на кошках, кроликах и собаках получал увеличение мочеотделения при электрическом раздражении верхних шейных симпатических узлов. Davis, Cleveland и Ingram (1935), интересуясь главным образом отношением гипофиза к углеводному обмену, исследовали содержание сахара в крови при раздражении различных отделов симпатической нервной системы, в том числе и верхних шейных симпатических узлов, и попутно отметили увеличение мочеотделения в результате раздражения верхних шейных симпатических узлов, причем они указывали, что моча становилась более светлой и более низкого удельного веса.

На основании приведенных литературных данных и при наших условиях раздражения верхних шейных симпатических узлов — раздавливания их пинцетом — мы могли ожидать увеличения выхода гормона гипофиза, имеющего отношение к водно-солевому обмену в организме. В этом убеждало нас и наблюдение за нашими животными, у которых, как мы указывали в начале нашего сообщения, одним из явлений, имевших место после раздавливания верхних шейных симпатических узлов, было

нарушение мочеотделения. С целью специального изучения этого вопроса нами и было проведено настоящее исследование.

Опыты были проведены на шести собаках: на одной — в условиях острого опыта и на пяти — с отдельно выведенными наружу мочеточниками по методу Л. А. Орбели. У всех пяти животных мы определяли величину диуреза и содержание хлоридов в моче и крови в норме, а затем — после раздавливания верхних шейных симпатических узлов. Хлориды определялись по методу Volhardt, в модификации Рушняка.

Кроме изучения характера мочеотделения при обычных условиях, в отдельных случаях применялись функциональные пробы в виде „нагрузок“ водой, которая в большинстве случаев вводилась при помощи желудочного зонда. Все эксперименты проведены при общем пищевом режиме. Как правило, накануне опыта еда убиралась с вечера.

После установления характера работы почек в норме и после водных нагрузок у собак, под морфийно-эфирно-хлороформным наркозом производилось раздавливание верхних шейных симпатических узлов с обеих сторон путем накладывания пинцета Пэана. У одной собаки (Лисичка) наблюдения за мочеотделением начались спустя 23 минуты после раздражения верхних шейных симпатических узлов, у остальных четырех — через 4—6 час., когда действие наркоза уже проходило.

Как было описано в сообщении I (Моисеев и Тонких, 1945), после раздавливания верхних шейных симпатических узлов у животных наблюдался ряд изменений со стороны глаз (расслабление 3-го века, экзофтальм), покашливание, одышка, изменение в поведении. Все эти изменения мы наблюдали и в настоящей работе. Будучи поставлены в станок, для собирания у них мочи, собаки повисали на лямках, поджав конечности, особенно задние, и свесив голову. У некоторых из них наблюдалось выделение слюны сначала густой, а затем более жидкой. Спустя 6—12 час. после раздавливания верхних шейных симпатических узлов появляется одышка, кашель, которые увеличиваются при движениях животного. От еды и питья животные все время отказываются.

Применяя после раздавливания верхних шейных симпатических узлов „нагрузки“ водой, как функциональную пробу почек, мы отметили резкое улучшение общего состояния собаки после дачи воды. В последующих опытах водные „нагрузки“ применялись при наступлении резкого ухудшения состояния собаки, и каждый раз мы наблюдали значительное улучшение после введения животному в желудок 500—1000 мл воды.

Эти данные интересно сопоставить с данными Михельсон, Моисеева, Орбели и Зотиковой (1946), которые производили раздавливание верхних шейных симпатических узлов с целью выяснения этого воздействия на развитие отека мозга. По ряду соображений, через 6 час. после раздавливания верхних шейных симпатических узлов, они вводили собакам подкожно 500 мл гипотонического (0.32%) раствора NaCl, повторяя затем это введение еще два раза через 4—6 час. Из 8 таких собак у них пять выжили. Они были убиты через различные сроки после операции (от 9 до 22 суток). На вскрытии у всех собак были обнаружены изменения в легких в виде остатков пневмонических очагов.

В наших экспериментах все животные были убиты в различные сроки после операции. На вскрытии у всех собак находили выраженные в той или иной степени изменения легких, описанные раньше. Из пяти собак, на которых были проведены опыты в хронических условиях, три были убиты через сутки после раздавливания верхних шейных симпатических узлов. На вскрытии в легких были найдены изменения или в виде рассеянных участков во всех долях легкого, или захватывающие целую

долю его. Одна собака была убита через 11 дней после раздавливания верхних шейных симпатических узлов, когда явления заболевания уже почти исчезли (температура снизилась, кашель почти исчез, и собака начала нормально есть). На вскрытии в легких у нее были обнаружены следы перенесенной пневмонии. У одной собаки (Дамка) мы сознательно произвели слабое раздавливание верхних шейных симпатических узлов, что повело к обычной картине заболевания, но менее резко выраженной, чем у других собак; в течение 2 дней после операции у нее наблюдалось покашливание, чихание и пр. Эта собака прожила 10 месяцев, вскрытие ее, к сожалению, не было произведено, так как собака погибла в пути при реэвакуации.

Переходя к оценке деятельности почек после раздавливания верхних шейных симпатических узлов, нужно отметить, что самым характерным в изменении деятельности почек в этом случае являлось резкое сниже-

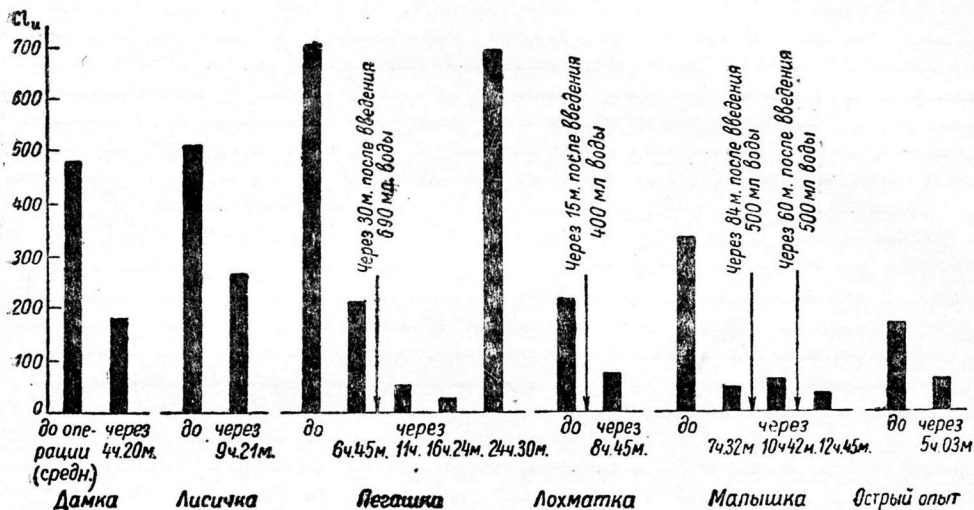


Рис. 1. Содержание хлоридов в моче до и после раздавливания верхних шейных симпатических узлов. На ординате — количество хлоридов в мг-%; на абсциссе — время, протекшее с момента операции.

ние содержания хлоридов в моче в течение, по крайней мере, первых суток после операции. У одной собаки (Пегашка) уже на вторые сутки было обнаружено нормальное содержание их в моче. Уменьшение содержания хлоридов в моче было еще большим в опытах с водной нагрузкой.

Диурез после раздавливания верхних шейных симпатических узлов менялся не одинаково во всех случаях: в одних имело место увеличение диуреза, в других — диурез не изменялся по сравнению с нормой, или имело место даже некоторое снижение его. Для иллюстрации этого приводятся данные, относящиеся к различным животным (рис. 1).

На рис. 2 помещены данные, полученные на собаке Дамка (цифры относятся только к одной почке). Как видно из этого рисунка, за день до операции, в опыте раздавливания верхних шейных симпатических узлов величина диуреза была 0.20 мл в 1 мин. Наблюдение за деятельностью почек начато спустя 4 ч. 20 м. после раздавливания верхних шейных симпатических узлов. Диурез в это время оказался довольно высоким (0.22 мл в 1 мин.). На этих цифрах, с некоторыми колебаниями, диурез держался в течение 24 час. после операции, несмотря на то, что собака за это время не получала воды.

На рис. 3 приведены данные, относящиеся к собаке Лисичка, у которой наблюдалось значительное снижение диуреза после раздавливания верхних шейных симпатических узлов. Наблюдения за диурезом у нее были начаты через 23 мин. после раздавливания верхних шейных симпатических узлов и продолжались непрерывно 9 ч. 20 м. Во все это время диурез держался на низких цифрах. Воду собака в это время не получала.

У остальных трех собак в хронических опытах и у одной собаки в остром опыте характер изменений диуреза приближался к таковому у Лисички.

Водные нагрузки позволили еще больше выявить характер изменений деятельности почек после раздавливания верхних шейных симпатических узлов не только в отношении содержания хлоридов, но и величины диуреза, как видно из рис. 4.

Из этого рисунка видно, что нагрузка тем же количеством воды, которое в норме вело к большему увеличению диуреза, после раздавливания верхних шейных симпатических узлов не дала повышения диуреза в те же периоды времени, и лишь через 1 час наступило повышение диуреза до 0.05 мл за 1 мин. с последующим снижением, а после вторичного введения собаке в желудок еще 500 мл воды наступило небольшое увеличение диуреза до 0.07 мл в 1 мин., однако не достигшее даже уровня диуреза до операции без нагрузки (0.08 мл в 1 мин.).

Таким образом, самым характерным изменением в деятельности почек после раздавливания верхних шейных симпатических узлов явилось резкое понижение содержания хлоридов в моче (гипохлорурия). Если же принять во внимание, что в большинстве опытов такое вмешательство вело к уменьшению диуреза, то станет ясным, что в этом случае в организме происходит значительная задержка хлоридов. Исследование плазмы крови на содержание хлоридов показало у трех из пяти наших собак значительное уменьшение содержания хлоридов, параллельно с уменьшением содержания их в моче (в среднем на 11%). Это дает нам основание считать, что гипохлорурия после раздавливания верхних шейных симпатических узлов обуславливается какими-то экстраренальными факторами, ближе нами пока еще не изученными.

Наблюдавшееся нами после раздавливания верхних шейных симпатических узлов отсутствие реакции со стороны почек на водные нагрузки, возможно, также находит себе объяснение в этом уменьшении содержания хлоридов в плазме крови.

С целью определить характер наступающей после раздавливания верхних шейных симпатических узлов олигурии мы произвели вычисление количества клубочкового фильтрата по креатининовому индексу, основываясь на том, что, как показал Shannon (1935), для собак креатининовый индекс сохраняет свое значение как показатель концентрации мочи. Оказалось, что наблюдавшееся нами изменение величины диуреза после раздавливания верхних шейных симпатических узлов зависит от соответствующих изменений фильтрации в клубочках.

В связи с описанным нами резким снижением содержания хлоридов в моче после раздавливания верхних шейных симпатических узлов, ведущего к развитию пневмонии, интересно напомнить хорошо известный еще старым клиницистам факт резкого уменьшения содержания хлоридов в моче при крупозной пневмонии, которое до сих пор, насколько нам известно, не получило еще достаточного объяснения.

ВЫВОДЫ

1. Изменения в деятельности почек после раздавливания верхних шейных симпатических узлов у собак характеризуется резким уменьше-

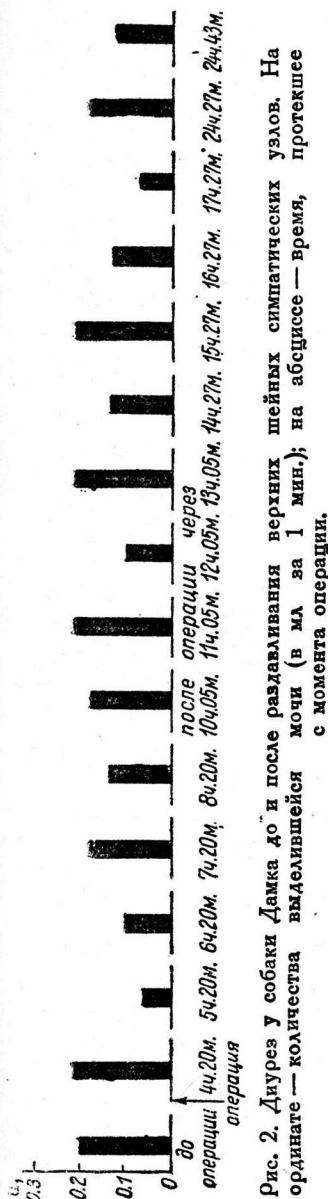


Рис. 2. Диурез у собаки Данка до и после раздавливания верхних шейных симпатических узлов. На ординате — количества выделявшейся мочи (в мл за 1 мин.); на абсциссе — время, протекшее с момента операции.

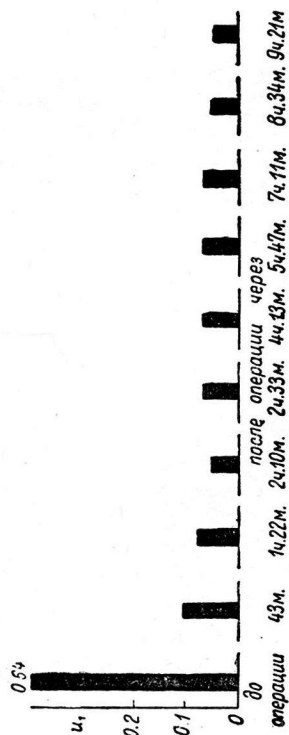


Рис. 3. Диурез у собаки Лисичка до и после раздавливания верхних шейных симпатических узлов. На ординате — количества выделявшейся мочи (в мл за 1 мин.); на абсциссе — время, протекшее с момента операции.

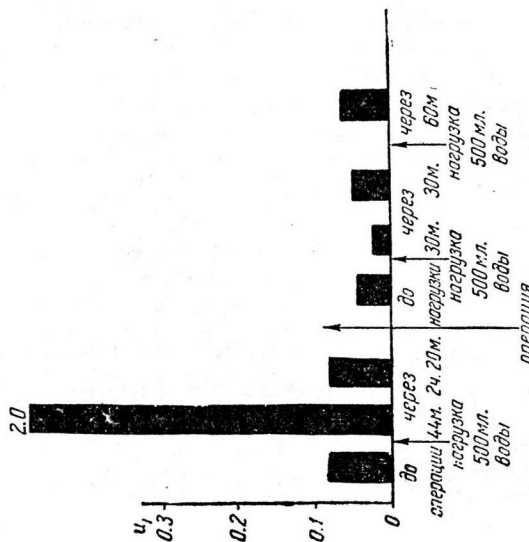


Рис. 4. Диурез у собаки Малышка при водных „нагрузках“ до и после раздавливания верхних шейных симпатических узлов. На ординате — количества выделявшейся мочи (в мл за 1 мин.); на абсциссе — время, протекшее с момента операции.

нием выделения хлоридов мочой, которое наступает сразу после операции и держится в течение первых суток.

2. Уменьшение выделения хлоридов почками после раздавливания верхних шейных симпатических узлов должно быть отнесено, позиди-

мому, за счет экстраренальных факторов водно-солевого обмена в организме.

3. После раздавливания верхних шейных симпатических узлов в большинстве случаев наблюдалось уменьшение диуреза, обуславливающееся соответствующими изменениями фильтрации провизорной мочи в клубочках почек.

4. Водные „нагрузки“ после операции раздавливания верхних шейных симпатических узлов не давали такого повышения диуреза, какое имело место у тех же животных до операции.

ЛИТЕРАТУРА

- Михельсон Н. И., Е. А. Моисеев, Л. А. Орбели, И. Н. Зотикова. Тезисы XI Совещ. по физиол. пробл., 1946.
Моисеев Е. А. и А. В. Тонких. Тр. Физиол. инст. им. акад. И. П. Павлова, 7, 64, 1945.
Шамов В. Н. (Shamoff V. N.), Amer. J. Physiol., 39, 279, 1916.
Davis L., D. A. Cleveland and W. N. Ingram, Arch. Neurol. a. Psych., 33, 542, 1935.
Shannon, J. A., Amer. J. Physiol., 112, 405, 1935.
Weed L. H., H. Cushing a. C. Jacobson, John Hopkins Hosp. Bull., 24, 40, 1913.
-

РЕАКЦИЯ ИЗОЛИРОВАННЫХ ПОПЕРЕЧНО-ПОЛОСАТЫХ МЫШЦ ЛЯГУШКИ НА СЛЫШИМЫЕ ЗВУКИ

Д. Н. Насонов и К. С. Равдоник

Лаборатория физиологии клетки Физиологического института ЛГУ и кафедры ЛОР
Военно-морской медицинской Академии

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа сделана с целью дальнейшего углубления и проверки тех основных положений относительно действия раздражителей на протоплазму, которые изложены и аргументированы в монографии „Реакция живого вещества на внешние воздействия“ (Насонов и Александров, 1940).

В этой книге мы приходим к выводу, что в основе тех сходных изменений протоплазмы, которые мы всегда наблюдаем при действии самых разнообразных внешних воздействий, лежат обратимые изменения белков протоплазмы, близкие по химической природе к денатурации нативных протеинов *in vitro*.

В наших прежних работах было изучено действие достаточно сильных доз раздражителей, которые приводят клетку к функциональному параличу и которые можно квалифицировать как состояние обратимого повреждения, названного нами „паранекрозом“. Однако, как известно, все повреждающие агенты, взятые в более слабых дозах, действуют на клетку как физиологические раздражители, приводящие ее в состояние возбуждения. Отсюда родилась идея, согласно которой при возбуждении в белковом компоненте протоплазмы могут происходить сдвиги, близкие к тем, которые мы в ясно выраженной форме наблюдаем при обратимом повреждении (паранекрозе), т. е. близкие к обратной денатурации протеинов.

Согласно нашим данным, к числу наиболее характерных признаков как паранекроза, так и денатурации относятся, во-первых, увеличение протоплазмой и нативными белками способности связывать красители, во-вторых, уменьшение гидрофильности при действии тех или иных агентов. Как показали наши эксперименты (Александров и Насонов, 1939), первый из этих признаков гораздо чувствительнее второго, благодаря чему по усилению окрашиваемости можно констатировать начавшуюся денатурацию белков гораздо раньше появления видимого помутнения белкового раствора. Поэтому в наших опытах мы, прежде всего, исследовали витальную окраску возбужденных клеток, причем усиление окрашиваемости протоплазмы при возбуждении учитывали количественным колориметрическим методом. Эти первые эксперименты дали положительные результаты. Удалось с несомненностью констатировать увеличение связывания красителя возбужденными клетками спинномозговых

ганглиев млекопитающих (Романов) и амфибий (Ушаков, Смиттен) при раздражении их через нерв, а также мышцами лягушки при прямом раздражении переменным током и при действии ацетилхолина (Киро).

Таким образом, наше предположение о том, что возбужденная протоплазма должна витально окрашиваться сильнее, чем покоящаяся, как будто бы находит оправдание в этих экспериментах.

В дальнейшем намечены аналогичные исследования на разных объектах при действии различных раздражителей.

В нашей монографии мы приводим данные в пользу того, что все агенты, вызывающие денатурацию нативных белков, могут в отношении к живой протоплазме играть роль раздражителей, если они взяты в значительно более слабых дозах. С этой точки зрения приобретает особый интерес работа Chambers и Flossdorf (1935), показавших, что слышимые звуки большой мощности (издаваемые сиренами для подводной сигнализации) способны вызвать денатурацию нативных протеинов *in vitro*, причем, по их данным, мы здесь имеем дело с непосредственным превращением энергии звука в химическую. Отсюда мы вправе ожидать, что слышимый звук может непосредственно восприниматься живой протоплазмой любой клетки организма как раздражитель, не преобразуясь предварительно в механическое, тактильное раздражение, как это можно предполагать в отношении функции кортиева органа.

Все эти соображения и легли в основу настоящей работы. Мы поставили себе целью выяснить, во-первых, как влияют слышимые звуки одинаковой мощности, но различных частот колебаний на связывание витальных красителей протоплазмой мышечных клеток и, во-вторых, не может ли звук, если он действительно является раздражителем, вызывать в мышечных волокнах сокращение.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Влияние звука на витальную окраску мышц

Источником звука служила электро-акустическая установка, сконструированная на кафедре ЛОУВ-1МА,¹ состоящая из звукового генератора, лампового милливольтметра, аттенюатора и репродуктора.

Эта установка дает возможность получать звуки различных частот колебаний — от 100 до 10 000 герц — и менять уровень интенсивности звуков от 0 до 120 децибел. Проверка установки показала, что при постоянном выходном напряжении в 18 вольт можно получать звуки в пределах от 100 до 4500 герц одинаковой интенсивности, равной 9 ± 3 децибела. При более высоких частотах такого постоянства интенсивности получить нельзя.

В качестве объекта была взята поргняная мышца лягушки. Для количественного определения связанного мышцей красителя применялась наша обычная колориметрическая методика. Отпрепарованные парные мышцы привязывались ниточками в слегка растянутом состоянии к концам изогнутых стеклянных палочек и погружались в две чашки Петри с раствором красителя на рингервской жидкости. Одна из двух мышц служила контролем, а другая опытная мышца ставилась в чашку на мягкую подстилку и накрывалась звуковым диффузором так, что центр его был удален от мышцы на 15 см. Чашка Петри нигде непосредственно не прикасалась со стенками репродуктора. После этого сразу же давался звук, который не прерывался в течение всего периода окраски, длившегося 20 минут.

Далее опытная и контрольная мышцы одновременно извлекались из раствора красителя, споласкивались в чистой рингервской жидкости, просматривались под микроскопом² и переносились в две пробирки с 10 мл 70-градусного спирта, подкисленного 2%-ой серной кислотой. Через сутки весь краситель полностью экстрагировался

¹ Подробное описание установки и проверки прибора см. у Гринберга (1945).

² При обнаружении каких-либо повреждений, связанных с препаровкой мышцы, этот материал исключался из опыта.

спиртом, после чего экстракты из опытной и контрольной мышц колориметрировались пульсфривовским ступенчатым фотометром, причем интенсивность окраски опытной мышцы определялась в процентах по отношению к контрольной.

Было исследовано влияние звука на витальную окраску основным красителем — 0.1%-м раствором нейтрального красного и кислым красителем — 1%-м раствором цианола на рингеровской жидкости.

До опытов со звуком были произведены некоторые предварительные эксперименты. Прежде всего, было выяснено эмпирически, как велика погрешность методики, зависящая от неточности измерений и от индивидуальных различий двух парных мышц. С этой целью окрашивались парные мышцы без озвучивания, причем условно правая из них принималась всегда за опыт, а левая за контроль. Результаты сведены в табл. 1, на которой видно, что максимальные индивидуальные отклонения доходили до 9%, а среднее арифметическое из отклонений десяти опытов было равно $2.4 \pm 1.0\%$.

Далее была исследована ядовитость употреблявшихся растворов красителей. У только что вырезанных парных мышц определялись пороги электрической возбудимости в сантиметрах катушки. После этого одна из мышц помещалась в чистый раствор Рингера, а другая в раствор Рингера с красителем при температуре 15°C. Через 20 минут мышцы извлекались и снова определялись их пороги. Разница в падении порогов опытной и контрольной мышц служила мерилем ядовитого действия красителей. Результаты приведены в табл. 2 и 3, из которых видно, что при десяти экспериментах разница в падении порогов у окрашенных и неокрашенных мышц для нейтрального красного равна +1.0 см, а для цианола +3.9 см.

Другими словами, токсическое действие на мышцы красителей в условиях наших опытов было совершенно ничтожным.

Затем было исследовано, не влияет ли звук на окраску неживого субстрата. Мышцы предварительно убивались пятиминутным пребыванием в рингеровском растворе, нагретом до 90°C, после чего одна из них окрашивалась как контроль, а другая (опытная) — при действии звука в 3000 герц при уровне интенсивности в 94 децибела. Результаты десяти таких экспериментов приведены в табл. 4.

Из этой таблицы видно, что если звук и влияет на окраску мертвого субстрата, то совершенно ничтожно (+3.3%), причем этот результат стоит на границе статистической достоверности.¹

После этих предварительных опытов мы приступили к исследованию влияния слышимых звуков на живые мышцы.

Было изучено действие звуков в 200, 500, 1000, 2000, 3000, 4000, 5000, 7000 и 10 000 герц.² Все эти звуки, насколько позволяла наша установка, были одинакового уровня интенсивности, равного около 94

Таблица 1

Окрашиваемость портняжной мышцы лягушки правой и левой лапки без озвучивания

№№ по пор.	% усиления окраски
1	+3.0
2	-3.0
3	-1.0
4	+4.4
5	-1.6
6	-4.7
7	+4.0
8	+8.0
9	+9.0
10	+6.0
Среднее арифметическое . . .	+2.4
Средняя квадратическая ошибка	± 1.0

¹ Ср. с результатами табл. 1.

² Для цианола были исследованы только частоты в 200, 3000 и 10 000 герц.

децибел.¹ Для каждой из частот было поставлено по 10 опытов. В табл. 5 и 6 мы даем только средние арифметические от каждых 10 экспериментов и вычисленные средние квадратичные ошибки. Как видно, результаты всюду больше, чем в 3 раза превышают средние ошибки,

Таблица 2

Падение порогов возбудимости портняжной мышцы лягушки под влиянием нейтрального красного

№№ по порядку		До погружения	После погружения	Падение порога (в см катушки)	Разница в падении порога опыта и контроля
I	Рингер	30	29	—1	0
	Нейтральный красный	30	29	—1	
II	Рингер	33	31	—2	+2
	Нейтральный красный + рингер.	30	26	—4	
III	Рингер	41	30	—11	—3
	Нейтральный красный + рингер.	39	31	—8	
IV	Рингер	33	29	—4	—2
	Нейтральный красный + рингер.	29	27	—2	
V	Рингер	37	36	—1	+6
	Нейтральный красный + рингер.	38	31	—7	
VI	Рингер	33	30	—3	+4
	Нейтральный красный + рингер.	36	29	—7	
VII	Рингер	33	33	—5	+1
	Нейтральный красный + рингер.	40	34	—6	
VIII	Рингер	35	32	—3	+5
	Нейтральный красный + рингер.	38	30	—8	
IX	Рингер	40	35	—5	—4
	Нейтральный красный + рингер.	32	31	—1	
X	Рингер	39	32	—7	0
	Нейтральный красный + рингер.	37	30	—7	
Среднее арифметическое					+1.0

а в некоторых случаях это превышение достигает 5 раз, т. е. всюду мы имеем дело со статистически оправданными данными.

Цифровые результаты табл. 5 и 6 мы изображаем графически на рис. 1, где построены кривые зависимости усиления окрашиваемости

¹ Нужно иметь в виду, что уровень интенсивности звука значительно снижался при переходе из воздуха в рингеровский раствор, благодаря отражению от поверхности воды.

живых мышц основным и кислым красителями от частот звуков одинаковой силы.

На этом графике по ординате отложено усиление окрашиваемости в процентах по отношению к контролю, а по абсциссе — частоты звуковых колебаний (в логарифмической шкале).

Из приведенных данных видно, что звуки всех исследованных нами частот вызывают в протоплазме мышечных волокон заметную реакцию, в результате которой протоплазма сильнее связывает как основные,

Таблица 3

Падение порогов возбудимости портяжной мышцы лягушки под влиянием цианола

№№ по порядку		До погружения	После погружения	Падение порога (в см катушки)	Разница в падении порога опыта и контроля
I	Рингер	33	31	—1	+5
	Цианол + рингер	36	30	—6	
II	Рингер	38	29	—9	+8
	Цианол + рингер	43	26	—17	
III	Рингер	38	31	—7	—2
	Цианол + рингер	41	36	—5	
IV	Рингер	42	35	—7	0
	Цианол + рингер	37	30	—7	
V	Рингер	39	33	—6	+5
	Цианол + рингер	41	30	—11	
VI	Рингер	37	33	—4	+1
	Цианол + рингер	37	32	—5	
VII	Рингер	42	39	—3	+7
	Цианол + рингер	40	30	—10	
VIII	Рингер	43	41	—2	+4
	Цианол + рингер	37	31	—6	
IX	Рингер	37	34	—3	+5
	Цианол + рингер	39	31	—8	
X	Рингер	40	33	—2	+6
	Цианол + рингер	41	33	—8	

Среднее арифметическое +3.9

так и кислые красители. Однако величина этой реакции не всюду одинакова. При частоте в 200 герц она минимальна (10.8% для нейтр. кр. и 12.7% для цианола). Далее с увеличением частоты колебаний реакция эта последовательно нарастает вплоть до 3000 герц. Здесь обозначается явный максимум, после чего величина реакций начинает

последовательно падать с увеличением частот. Мы уже говорили, что аппаратура, которой мы пользовались, дает хорошее постоянство интенсивности звука при различных частотах только до 4500 герц. Наш максимум лежит в области 3000 герц; следовательно в его реальности сомневаться не приходится.

Согласно нашим данным, приведенным в вводной части настоящей статьи, усиление окрашиваемости протоплазмы является одной из характернейших реакций ее на действие любого раздражителя. На ли было показано, что эта реакция зависит от денатурационных изменений белкового компонента протоплазмы. При длительном и сильном действии раздражителя реакция эта приводит сначала к обратимому повреждению, которое мы называем „паранекрозом“, а затем уже к необратимым альтерациям — некрозу. В каких-то более слабых дозах действия раздражителя лежит область, где альтерация белков протоплазмы доходит до такого уровня, когда ее еще нельзя назвать повреждением, но когда она становится причиной или дает толчок той цепи биохимических процессов, которая заставляет клетку выполнять свойственную ей работу. Этот уровень денатурационных альтераций протоплазмы, достаточный, чтобы служить пусковым механизмом клетки, по нашему предположению и лежит в основе возбужденного состояния протоплазмы.

Тщательное микроскопическое исследование окрашенной при озвучивании мышцы в области максимальной реакции (3000 герц) не обнаружило ни заметных структурных изменений, ни витальной окраски ядер. Под микроскопом была видна лишь ровная диффузная окраска протоплазмы, отличающаяся от контрольной только по интенсивности. Как в опыте, так и в контроле, в условиях наших экспериментов, никаких гранулярных отложений не обнаруживалось. Но, вместе с тем, с

нашей точки зрения, именно в области максимальной окраски мы вправе ожидать, что мышцы под влиянием звука этих частот могут приходить в состояние возбуждения и отвечать той физиологической реакцией, которая им свойственна, т. е. сокращением.

Как мы сейчас увидим, наши предположения, сделанные только на основании опытов с витальной окраской, полностью оправдались.

Звуковые контрактуры

Опыты по исследованию мышечных контрактур, вызванных звуковым раздражителем, ставились следующим образом. Отпрепарованная портняжная мышца лягушки соединялась нитью, привязанной к сухожилию ее узкого конца с перышком кимографа (соотношение плечей рычага 1:8). Диффузер звукового репродуктора располагался на расстоянии 15 см от мышцы. Звук давался через 5—10 минут после начала записи и включение его регистрировалось метчиком.

Во всех случаях работал метчик времени с установкой на секунды. Сокращения мышц изучались на кимограммах. Было поставлено 60 опытов, результаты которых приведены в табл. 7. Из этой таблицы видно,

Таблица 4

Влияние звука на окраску портняжной мышцы лягушки, убитой высокой температурой

№№ по пор.	% усиления окраски
1	—1.0
2	+5.2
3	+4.0
4	+1.0
5	—2.0
6	+0.7
7	+2.4
8	+7.0
9	+10.0
10	+6.0
Среднее арифметическое	+3.3
Средняя квадратическая ошибка	+1.1

что при действии звуков в 200, 500, 1000 и 1500 герц ни в одном случае контрактур не наблюдалось (22 эксперимента).

При дальнейшем повышении частоты при звуках в 2000, 2500 и 3000 герц во всех без исключения случаях (17 экспериментов) мышцы давали резко выраженные контрактуры. Дальше, при звуках в 3500 герц мы получили контрактуры только в двух опытах из пяти, а при еще больших частотах в 4000, 5000, 7000, 10 000 герц ни в одном из 16 экспе-

Таблица 5

Усиления окрашиваемости портяжной мышцы лягушки нейтральным красным под влиянием раздражения звуками различных частот при одинаковом уровне интенсивности

Частоты (в герцах)	Средний результат с ошибкой
0	+ 2.4 $\pm$ 1.0
200	+10.8 $\pm$ 2.5
500	+17.3 $\pm$ 3.3
1000	+19.7 $\pm$ 6.2
2000	+22.8 $\pm$ 4.0
3000	+23.3 $\pm$ 5.0
4000	+20.5 $\pm$ 4.1
5000	+19.0 $\pm$ 3.6
7000	+17.0 $\pm$ 3.2
10000	+13.9 $\pm$ 3.3

Таблица 6

Усиление окрашиваемости портяжной мышцы лягушки цианолом под влиянием раздражения звуками различных частот при одинаковом уровне интенсивности

Частоты (в герцах)	Средний результат с ошибкой
200	+12.7 $\pm$ 1.7
3000	+39.0 $\pm$ 4.5
10000	+15.1 $\pm$ 2.4

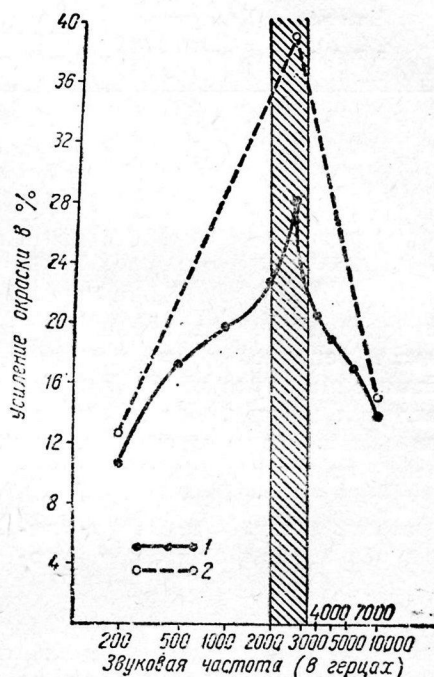


Рис. 1. Усиление витальной окрашиваемости и появление контрактур в портяжных мышцах лягушки под влиянием слышимых звуков различных частот колебаний при постоянном уровне интенсивности в 94 децибела. Заштрихованная зона — область появления звуковых контрактур. 1 — нейтральный красный (основной краситель); 2 — цианол (кислый краситель).

риментов контрактур снова не получалось. Таким образом, из всей шкалы испробованных нами звуков (от 200 до 10000 герц) только очень узкая зона частот (от 2000 до 3500 герц) вызывала в мышцах сокращение (заштрихованная область на рис. 1).¹ Середина этой области точно совпадает с максимумом витальной окраски, а правая и левая границы ее соответствуют почти одинаковым уровням усиления окрашиваемости (22.8 и 22.4%). Создается впечатление, что денатурационные изменения белков протоплазмы, доходя до этого предела, пускают в ход те биохимические процессы, которые и обуславливают мышечную контрактуру.

На рис. 2 мы приводим несколько кимограмм контрактур, вызванных звуками различных частот колебаний.

¹ Уровень интенсивности звуков, которыми мы пользовались (94 децибела) равен, согласно шкале, приведенной в книге Davis, шуму метро или кабины самолета (Девис, 1938, стр. 252).

Обращает на себя внимание относительно большой латентный период между началом раздражения и ответной реакцией, который длится от 1 до 5 минут. Контрактура быстро достигает максимума, после чего начи-

Таблица 7

Контрактуры портяжной мышцы лягушки, получаемые под влиянием прямого раздражения звуками различных частот колебаний при одинаковом уровне интенсивности

№№ по пор.	Частоты (в герцах)	Количество опытов	% получаемых контрактур	№№ по пор.	Частоты (в герцах)	Количество опытов	% получаемых контрактур
1	0	4	0	8	3000	8	100
2	200	4	0	9	3500	5	40
3	500	4	0	10	4000	4	0
4	1000	4	0	11	5000	4	0
5	1500	6	0	12	7000	4	0
6	2000	5	100	13	10000	4	0
7	2500	4	100				

нается медленное расслабление мышцы, которая через 2—5 минут приходит к исходной длине, несмотря на продолжающееся действие звука. Выключение звука во время контрактуры не вызывает внезапного расслабления мышцы. Все это говорит о том, что мы имеем дело не с тетаническим сокращением, а с контрактурами. Наблюдавшиеся нами звуковые контрактуры оказывали некоторое влияние на пороги возбудимости мышц. В табл. 8 приведены результаты опытов, в кото-

Таблица 9

Контрактуры прямой мышцы живота лягушки, полученные под влиянием прямого раздражения звуками различных частот колебаний при одинаковом уровне интенсивности (94 децибела)

Таблица 8

Пороги возбудимости портяжной мышцы лягушки до и после звуковых контрактур

№№ по пор.	Время между изменениями порогов (в мин.)	П о р о г (в см)	
		до контрактуры	после контрактуры
1	5	28	27
2	5	33	32
3	5	32	30

№№ по пор.	Частоты (в герцах)	Количество опытов	% полученных контрактур
1	200	2	0
2	2000	2	0
3	2500	3	100
4	3000	2	100
5	3500	2	100
6	4000	2	0
7	5000	1	0
8	10000	1	0

рых пороги в первый раз определялись непосредственно перед дачей звукового раздражителя и вторично уже после возникновения контрактуры. Во всех опытах этот промежуток равнялся 5 минутам. Приведенные цифры показывают, что контрактура вызывает небольшое снижение порогов возбудимости.

Кроме опытов с портяжной мышцей, нами была поставлена небольшая серия экспериментов (всего 16 опытов) по получению звуковых контрактур на прямой мышце живота лягушки. Условия опытов были точно такие же, как и предыдущие. Как видно из табл. 9, результаты оказались очень сходными: и здесь контрактуры получаются только в узкой области звуков средних частот (от 2500 до 3500 герц); и здесь, как и

в опытах с портняжной мышцей, можно говорить о каком-то своеобразном «резонансе» мышц на определенную область звуковых колебаний.

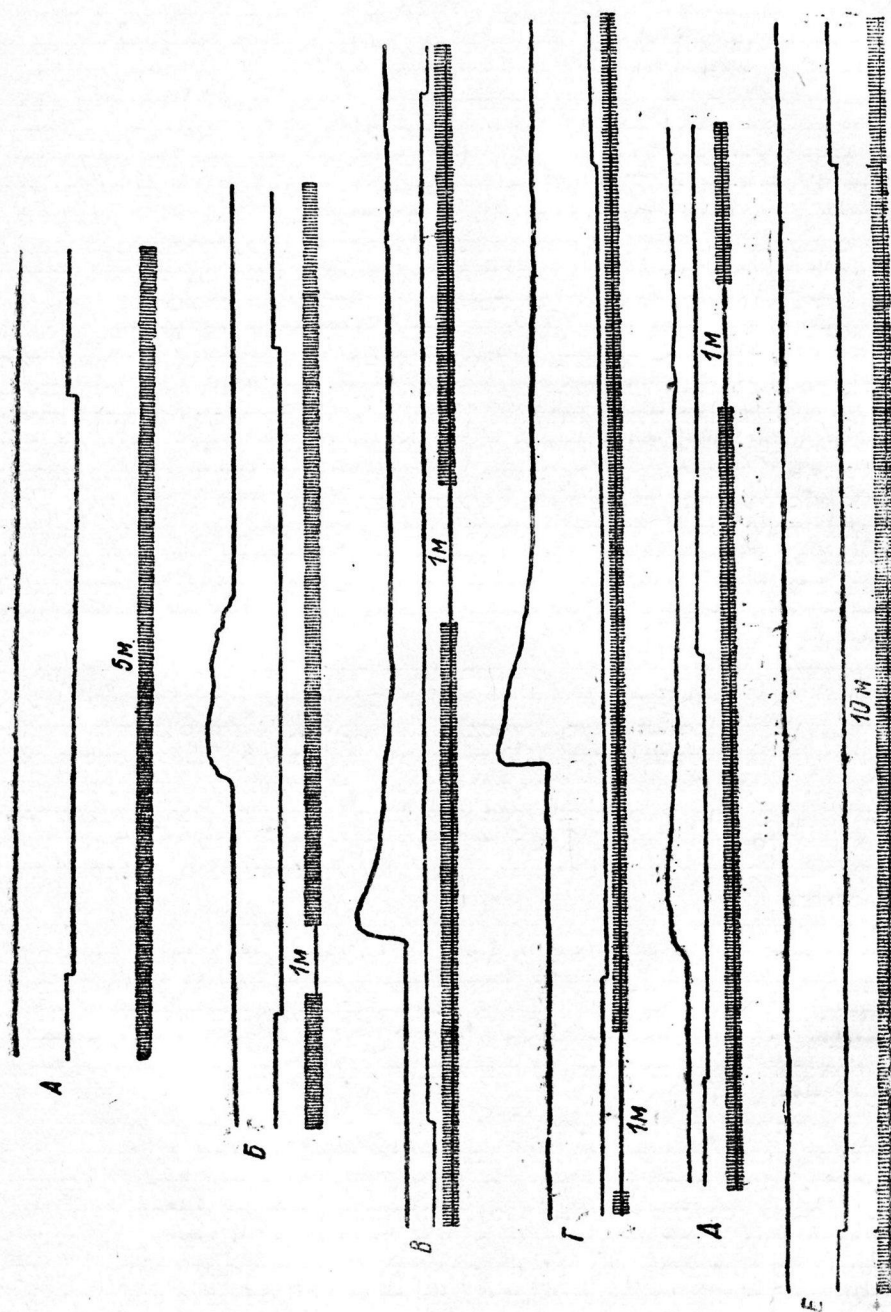


Рис. 2. Микрограммы звуковых контрактур. А — 1500 герц; Б — 2000 герц; Г — 2500 герц; Д — 3000 герц; Е — 3500 герц.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На основании всего изложенного мы можем считать установленным что звуки, лежащие в области восприятия, могут действовать как физиологические раздражители непосредственно на протоплазму клеток организма

без участия органа слуха и нервной системы. В связи с этим возникает вопрос: каким путем звуковая энергия воспринимается протоплазмой?

Мы предлагаем объяснение, основанное на нашей денатурационной теории повреждения и раздражения. Как мы уже указывали, с нашей точки зрения, любой агент, способный вызвать денатурацию неживых белков *in vitro*, может служить раздражителем, так как в живой протоплазме — способный к легкой денатурации белковый компонент ее — как-раз и является тем первым звеном, которое воспринимает действие любого раздражителя. Что же касается звука, то, как мы уже говорили, работами Chambers и Flosdorf в настоящее время установлена его способность денатурировать нативные протеины. Интимный механизм этого процесса нам пока не известен. Выяснение его является задачей химиков-органиков; однако нам хотелось бы высказать здесь некоторые соображения, касающиеся непосредственно наших экспериментов.

Мы знаем, что при прохождении звуковых волн через какую-либо среду происходит: во-первых, периодическое повышение и понижение давления, во-вторых, ритмическое колебание частиц среды и, в-третьих, некоторое повышение температуры. Казалось бы, каждое из этих изменений могло бы быть воспринято протоплазмой мышечных волокон как раздражитель. Однако против такого допущения говорят ничтожно малые по своим абсолютным значениям сдвиги этих физических величин. Так, амплитуды колебания частиц воздуха при тех звуках, которыми мы пользовались, измеряются микронами, а при прохождении звука через жидкость, как это имело место в наших опытах с витальной окраской, или через протоплазму, фактическое смещение частиц измеряется ангстремами.

Механическое (тактильное) раздражение мыслимо только при условии хоть сколько-нибудь значительной деформации протоплазмы, т. е. смещений частиц клетки друг относительно друга. Однако длина звуковой волны в жидкости (при 3000 герц равная около 0.5 м) настолько превосходит размеры мышечного волокна, что относительные смещения его частиц будут еще во много раз меньше абсолютной величины амплитуды звукового колебания. Само собою разумеется, что такие ничтожные деформации не могут служить причиной тактильного раздражения протоплазмы.

Что касается давления, то при прохождении звука применявшейся нами силы оно повышается всего лишь на миллионные доли атмосферы. Совершенно невероятно, чтобы такие изменения могли улавливаться протоплазмой.¹ То же можно сказать и относительно температуры, которая повышается при этом только на 0.00001°C ! А вместе с тем, в самом факте реакции протоплазмы мышечных волокон на звук сомневаться не приходится.

Так в чем же здесь дело? Мы знаем, что эффект от ничтожных по величине перемещений частиц или колебаний давления значительно усиливается, когда ритм этих колебаний резонирует с какими-либо структурами. Можно предположить, что в клетках такими резонирующими структурами являются структуры самих белковых молекул, денатурирующихся под влиянием звуков определенной частоты колебаний. Другой возможности объяснения мы пока не видим. В связи с этим особый интерес приобретает явно выраженный максимум в области 3000 герц на нашей кривой усиления окрашиваемости (рис. 1) и совпадающая с ним сравнительно узкая зона контрактур. Может быть явления эти

¹ По данным Еббеке (1932), скелетные мышцы лягушки воспринимают гидростатическое давление, начиная с 50 атмосфер, т. е. с величины, в 50 000 000 раз превосходящей давление звука той силы, которую мы применяли в наших экспериментах.

позволительно истолковать в смысле резонанса. Будущее покажет насколько справедливы эти предположения.

Любопытно отметить, что звуковые тоны, соответствующие частотам найденного нами для мышц максимума, хорошо совпадают с областью тонов, к которым наиболее восприимчиво человеческое ухо. Это видно на рис. 3, где мы для сравнения приводим нашу кривую чувствительности мышц лягушки к звукам различной частоты колебаний (по витальной окраске) и кривую чувствительности человеческого уха (пороги слышимости в свободном звуковом поле), составленную по весьма тщательным и надежным данным Sivian и White (1933). Бросается в глаза удивительное сходство этих двух кривых, вряд ли объяснимое простой случайностью.

Найденный нами для мышц оптимум звуковых колебаний (около 3000 герц) очевидно соответствует альтерациям каких-то обычных протеинов протоплазмы, вероятно свойственных и многим другим клеткам организмов.

В связи с вышесказанным нам представляется мало вероятным, чтобы способность протоплазмы непосредственно воспринимать звуковые раздражения не была бы использована природой при развитии органа слуха. Можно допустить, что различные рецепторные клетки слухового эпителия обладают различными оптимумами чувствительности к частотам в пределах способности уха различать тоны. В таком случае все сложные анатомические приспособления кортиева органа и передаточный механизм среднего уха можно рассматривать как возникший в процессе эволюции добавочный аппарат, играющий главным образом роль мощного усилителя звука, в то время как функция периферического анализа тонов выполняется в основном самими клетками слухового эпителия, белки протоплазмы которых, если можно так выразиться, „настроены“ на различные тоны.

Такая точка зрения делает понятным механизм восприятия звуков животными, не имеющими кортиева органа (рыбы, амфибии), а также дает возможность обойти некоторые трудности, связанные с резонаторной теорией Гельмгольца.

РЕЗЮМЕ

1. Согласно развиваемой нами денатурационной теории повреждения и раздражения, действие любого внешнего раздражителя воспринимается живой протоплазмой благодаря денатурации особо чувствительных нативных белков, входящих в ее состав. Следовательно, любой агент, способный денатурировать протеины, может служить раздражителем.

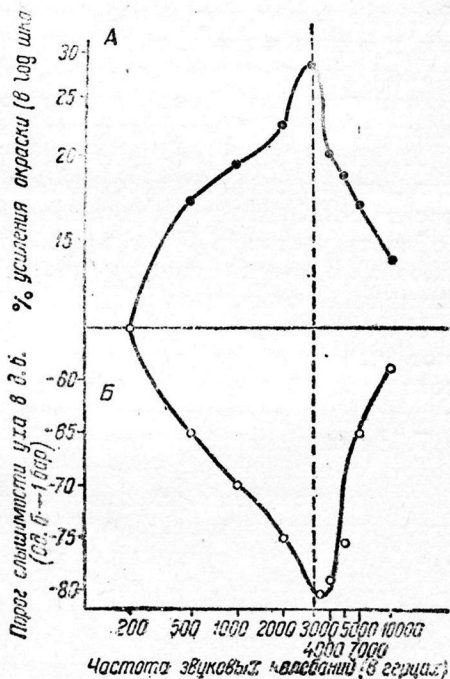


Рис. 3. А — Чувствительность мышц лягушки к действию звуков различной частоты (по усилению витальной окрасиваемости); Б — чувствительность уха человека к звукам различной частоты (пороги слышимости по данным Sivian и White, 1933).

2. Поводом к настоящей работе послужили данные Chambers и Florsdorf (1936), согласно которым, слышимые звуки большой мощности могут денатурировать нативные протеины *in vitro*. Отсюда возникла мысль, что слышимые звуки могут непосредственно воздействовать как раздражители на протоплазму любых клеток. Целью настоящей работы и была проверка этого предположения.

3. В качестве источника звука нам служила электроакуметрическая установка. Во всех наших опытах мы пользовались звуками одного и того же уровня интенсивности, равного 94 децибелам. Частоты колебаний варьировались от 200 до 10 000 герц.

4. Были поставлены две серии опытов. В одной из них было изучено влияние звука на витальную окраску мышц лягушки (*m. sartorius*) нейтральным красным и цианолом. Количество связанной краски опытной и контрольной мышцей учитывалось фотометрическим методом. Усиление окрашиваемости кислой и основной краской служило показателем денатурационных изменений протоплазмы под влиянием звуковых раздражителей.

5. Этими опытами было установлено, что звуковой раздражитель усиливает способность протоплазмы связывать как основные, так и кислые красители. Кривая усиления окраски имеет резко выраженный максимум в области частот в 3000 герц (28.3% для нейтральной красной и 39% для цианола). В направлении к более низким и более высоким частотам эффект значительно снижается (200 герц 10.8—12.7%; 10 000 герц 13.9—15.1%).

6. Вторая серия опытов была поставлена с целью выяснения, не вызывают ли звуки ответной реакции в мышцах в виде сокращения. Для этого отпрепарованные мышцы располагались на расстоянии 15 см от источника звука и соединялись с миографической установкой.

7. Этими экспериментами было обнаружено, что в узкой области частот, вызывающих максимальную окраску (от 2000 до 3500 герц), мышцы во всех опытах дают очень характерные сокращения длительного тонического типа. В областях больших и меньших частот (200, 500, 1000, 1500 герц, с одной стороны, и 4000, 5000, 7000, 10 000 герц — с другой) никаких мышечных сокращений под влиянием звуков одинаковой силы не обнаруживалось.

8. В работе высказываются некоторые соображения о механизме действия звука на протоплазму и о функции рецепторных клеток слухового эпителия.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. и Д. Насонов, *Арх. анат., гист. и эмбриол.*, 22, 11, 1939.
Гринберг Г. И. О методике электроакуметрических измерений. Изд. Военно-морской Мед. Акад., Л., 1945.
Дэвис А. Современная акустика. Гос. Техн. изд., М.—Л., 1938.
Насонов Д. и В. Александров. Реакция живого вещества на внешние воздействия. Изд. Ак. Наук СССР, Л., 1940.
Chambers L. A. and E. W. Florsdorf, *J. Biol. Chem.*, 114, 75, 1936.
Ebbecke U., *Pflüg. Arch.*, 238, 441, 1932.
Sivian L. and S. White, *J. Acoust. Soc. Am.*, 4, 228, 1933.

СИЛЬНЫЙ И СИЛЬНЕЙШИЙ ПРЕДСТАВИТЕЛИ САНГВИНИЧЕСКОГО ТЕМПЕРАМЕНТА В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ЭКСПЕРИМЕНТА

М. К. Петрова

Физиологический институт им. акад. И. П. Павлова Академии Наук СССР

В предшествовавших работах о кастратах нами был описан типичный представитель сангвинического темперамента — молодой кастрат Бой, отличавшийся от всех имеющихся в лаборатории собак необычайной силой и подвижностью основных нервных процессов [„нервный гигант“ (И. П. Павлов)].

За последние годы мы имели еще более сильного представителя сангвинического темперамента, нормального молодого боксера Томбуша, взятого для экспериментов в 2-летнем возрасте.

По всем предварительным испытаниям на тип нервной системы собака эта оказалась такой необычайной силы, с какой мы еще не встречались в лабораториях акад. И. П. Павлова и Л. А. Орбели [„совершенный тип“ (И. П. Павлов)].

Обе эти собаки, являясь типичными сангвиниками, резко отличались друг от друга по своему поведению в условиях экспериментальной обстановки.

Бой, необычайно живой, подвижный на свободе, на станке в экспериментальной комнате прекрасно тормозил свои движения; во время действия раздражителя стоял, как истукан, не шелохнувшись до самой подачи еды; никогда не спал, не укладывался на станке. Эта неподвижность сочеталась у него с огромной слюнной реакцией, рефлексy достигали большой величины, но дифференцировка до применения брома не была абсолютной (вероятно, в результате ослабления тормозного процесса кастрацией); после очень кратковременного бромирования она укрепилась и стала уже абсолютной. Он спокойно выдержал все пробы, имеющиеся у нас для испытания типа, нисколько не нарушив своего нервного равновесия, чем и демонстрировал свою силу.

Это было до последней труднейшей задачи, в результате которой у него развился классический циркулярный невроз.

Томбуш, еще более стремительный, еще более живой на свободе, чем Бой, физически очень сильный и резко эмоциональный, положительные рефлексy образовал еще скорее, чем Бой, дифференцировку же к одному из них, и притом абсолютную, образовал уже с 3-го раза, на второй день; раз выработавшись, она продолжала быть у него все время абсолютной, вызвав лишь на короткое время падение положительных рефлексy. Будучи сангвиником, он, однако, по поведению на станке резко отличался от Боя.

После первых двух раздражителей Томбуш, в противоположность Боя, погружался в тормозное состояние, иногда доходявшее до полного сна; сидел на станке, развалившись в самой пассивной позе. Рефлексy

к концу опыта стремительно падали, часто бывали нулевыми. Несмотря на такое сонливое состояние, собака никогда не отказывалась от еды и к моменту подачи ее стремительно вскакивала и так же стремительно, с необычайной жадностью поела ее.

Для рассеивания гипнотического состояния в течение нескольких дней использовались коротко отставленные рефлексy, но это мало помогло: рефлексy на последние два раздражителя и при этих условиях отсутствовали.

Применив среди отставленных на 30 сек. рефлексy новый раздражитель (звук сильного колокольчика в течение трех минут), мы уже со второго раза его применения могли наблюдать запаздывание, так что в этом отношении Томбуш оказался выше Боя, который проявил запаздывание только с 5-го раза, к 9-му разу оно было у него совершенное, а после этого он „сорвался“, получив циркулярный невроз.

У Томбуша же совершенное запаздывание мы наблюдали уже с 3-го раза (оп. 16 II 1935).

Томбуш

Оп. 16 II 1935, 3 ч. 10 м.¹

Интервал между раздражителями (в минутах)	Условные раздражители	Продолжительность изолированного применения условных раздражителей (в секундах)	Период запаздывания условного слюнного рефлексa (в секундах)	Величина условного слюнного рефлексa (в каплях)	Условная двигательная реакция	Поведение в интервалах и примечание
1	3	4а	5	6а	7	10
5	Звонок	30	Сразу	29	Пищевая двигательная реакция при колокольчике в конце 3-ей минуты.	Совершенно спокоен.
5	Метроном полोजительный . .	30	3	22		
5	Будьканье . . .	30	7	15		
5	Колокольчик . .	30	110	0—2—92		
5	Свет	30	29	2	Еду берет сразу.	
5	Трещотка	30	25	4		
5	Шум	30	23	4		

На 7-й раз применения запаздывающего рефлексa весь опыт собака была бодра, рефлексy достигли очень большой величины и запаздывание было совершенным; особенно резко оно проявилось на 9-й день, когда в первые две минуты на раздражение колокольчиком совсем не было эффекта, последний появился только в 3-ю минуту (оп. 26 II 1935).

В этом последнем опыте мы видим абсолютную дифференцировку и соответственно этому отсутствие всякой двигательной реакции, несмотря на то, что метроном больше 1¹/₂ месяца не применялся в опытах. Здесь же мы наблюдаем и идеальное запаздывание — положительный эффект проявился только на 3-й минуте, при этом наблюдались большой величины рефлексy и бодрое состояние собаки. Совершенно то же

¹ 3-й раз применения запаздывающего рефлексa.

² Колокольчик: цифры за 1-ую, 2-ую, 3-ью минуты.

Томбуш

Оп. 26 II 1935, 3 ч.

1	3	4а	5	6а	7	10
5	Звонок	30	Сразу	29		При дифференцировке неподвижен Встал при колокольчике через 2½ мин. Бодр весь опыт
5	Метроном положительный . .	30	"	25		
5	Метроном дифференцировочный¹	30	—	0		
5	Бульканье . . .	30	2	25		
5	Колокольчик . .	30	145	0—0—11		
5	Свет	30	7	10		
3	Трепотка	30	8	13		
5	Шум	30	25	4		

самое мы имели и в следующий опытный день (28 II), в 10-й раз применения запаздывающего рефлекса, когда Бой сорвался и сделался тяжелым невротиком.

Томбуш, несмотря на то, что у него сразу же после этого трудного испытания, т. е. выработки запаздывающего рефлекса среди коротко отставленных, было произведено испытание силы его тормозного процесса, это последнее испытание он выдержал также, нисколько не нарушив своего нервного равновесия. При отставлении дифференцируемого раздражителя с 30 сек. на 5 мин. получилась только одна капля слюны против 26 капель на положительный раздражитель. В дальнейшем запаздывающий рефлекс применялся у него еще 19 раз, и, тем не менее, это нисколько не отразилось ни на его работе, ни на его поведении.

Вслед за этим в следующий же опыт, без перерыва, на этой же собаке испытывалась и сила его раздражительного процесса при помощи применения чрезмерно сильного треска. Испытание показало необычайно высокий предел работоспособности корковых клеток Томбуша.

Раздражение треском (от однократного применения которого слабые собаки становятся надолго невротиками), повторенное в первом же опыте 7 раз, Томбуш выдержал совершенно спокойно. С первого же раза получился большой рефлекс в 25 капель, который к концу опыта упал только на половину, и обычного гипнотического состояния в этом опыте уже не наблюдалось. Несмотря на такое непрерывное форсированное напряжение нервной деятельности, Томбуш и на этот раз не нарушил своего нервного равновесия. Наоборот, рефлексы в следующий за этим опытный день еще больше поднялись, имел место отличный запаздывающий рефлекс, и гипнотизирующее действие экспериментальной обстановки на этот раз проявилось очень слабо (оп. 23 III и 25 III 1935).

Испытывая подвижность нервных процессов при помощи столкновения раздражительного и тормозного процесса („сшибки“, переделки положительного метронома в тормозной и обратно), мы уже на 2-й день получили положительное решение задачи, — то, что требовалось условиями опыта. Испытав силу и подвижность нервных процессов нашего „нервного силача“ Томбуша, мы через несколько дней снова, но уже другим способом, произвели испытание подвижности.

¹ Последний раз метроном дифференц. применялся 7 I.

Томбуш

Оп. 23 III 1935, 3 ч.

1	3	4а	5	6а	7	10
5	Сверхсильный треск	30	Сразу	25	При каждом раздражении еду берет сразу и ест жадно	Бодр и спокоен весь опыт
5	То же	30	2	20		
5	"	30	2	20		
5	"	30	3	21		
5	"	30	3	16		
5	"	30	4	14		
5	"	30	5	12		

Томбуш

Оп. 25 III 1935, 3 ч. 8 м.¹

1	3	4а	5	6а	7	10
5	Звонок	30	Сразу	36	Обычная пищевая двигательная реакция при всех раздражителях	Бодр и спокоен. Только при колокольчике в 1-ю и 2-ю минуту сонлив
5	Метроном положительный . .	30	3	22		
5	Метроном дифференцировочный	30	—	0		
5	Бульканье . . .	30	3	22		
5	Колокольчик . .	30	47	1—6—20		
5	Свет	30	11	10		
5	Трещотка	30	10	9		
5	Шум	30	23	5		

После первого обычного раздражителя — звонка, мы ввели новый раздражитель — сильный гудок, который применялся 12 раз в опыте, причем три раза подряд не подкрепляли его едой, а четвертый раз подкрепили. На первые три раздражителя должно было развиваться торможение, а четвертый должен был сделаться условным раздражителем. Эту комбинацию мы применяли в опыте три раза (промежутки между всеми раздражителями равнялись 5 мин.); за этим следовал положительный раздражитель (метроном). Эта трудная задача была решена только одной собакой, правда с мучительным напряжением, после которого она впала в тяжелое невротическое состояние.

К великому удивлению, Томбуш с легкостью и чрезвычайно быстро решил эту задачу.

Эффект на первые три повторения одного и того же нового раздражителя — гудка — был заторможен, а последнее четвертое повторение его сделалось условным раздражителем. При первом гудке наблюдалась сначала ориентировочная реакция, затем он стал лаять и выть, подняв голову; при втором — только выл, при третьем — оставался спокойным, как и в промежутках; то же спокойствие наблюдалось и при четвертом, уже подкрепляемом гудке. Томбуш только слегка беспокоился после неподкрепленного раздражителя, идущего первым за первым подкреплением, но это беспокойство продолжалось всего только несколько секунд, затем он быстро совершенно успокоился. При следующих неподкрепляемых — крепко спал; то же поведение наблюдалось и при вторично примененном подкрепляемом; при третьем же подкрепляемом, в конце опыта, вскочил и дал положительный эффект в 12 капель, а на последующий за ним поло-

¹ 20-й раз применения запаздывающего рефлекса.

жительный метроном — 20 капель. Так что эту трудную задачу он решил уже в первый опытный день к концу его (оп. 28 III 1935).

Томбуш

Оп. 28 III 1935, 3 ч. 5 м.

1	3	4а	5	6а	7	10
5	Колокольчик . .	30	Сразу	30	Очень резкая ориентировочная реакция при 1-м гудке. Лаял и выл при 1-м; при 2-м только выл, при 3-м и 4-м оставался спокойным. Крепко спал при 6-м и при остальных раздражителях, кроме последнего гудка. При последнем подкрепленном вскочил через 5 сек.	
5	Гудок неподкр. .	30	6	6		
5	Гудок неподкр. .	30	1	1		
5	Гудок неподкр. .	30	—	0		
5	Гудок подкр. . .	30	—	0		
5	Гудок неподкр. .	30	5	10		
5	Гудок неподкр. .	30	—	0		
5	Гудок неподкр. .	30	—	0		
5	Гудок подкр. . .	30	—	0		
5	Гудок неподкр. .	30	—	0		
5	Гудок неподкр. .	30	—	0		
5	Гудок неподкр. .	30	—	0		
5	Гудок подкрепл.	30	3	12		
5	Метроном полож.	30	2	20		

В следующий опытный день (30 III) после первого неподкрепленного гудка Томбуш сразу же сел и проявил некоторое беспокойство. При втором — положил голову на подставку и так оставался стоять, не шелохнувшись. При третьем — стоял спокойно, без малейшей двигательной и слюнной реакции. При первом подкрепляемом очень беспокоился, слюнной реакции не наблюдалось. При следующих раздражителях как двигательная, так и секреторная реакция соответствовали требованиям опыта. Томбуш проявил полную неподвижность и отсутствие слюнной реакции при всех трех неподкрепляемых и стремительную пищевую двигательную реакцию при двух подкрепляемых. Рефлекс, на подкрепляемый, в 3-й раз достиг порядочной величины — равнялся 20 каплям, и после этого не наблюдалось никакой последовательной задержки, так как рефлекс на следующий за ним положительный метроном равнялся 22 каплям (оп. 30 III 1935).

Поражает у этой собаки быстрота и легкость решения всех предъявленных ей одна за другой трудных задач, с которыми она справлялась без всякого нарушения ее нервной деятельности.

Все эти пробы на силу и подвижность нервных процессов говорят о том, что в Томбуше мы имеем представителя сильнейшего нервного типа, самого сильного из всех, каких только приходилось встречать за все годы работы с собаками по методу условных рефлексов. Но между тем, этот совершенный тип (название, данное И. П. Павловым), очень склонный к иррадиации тормозных процессов, очень быстро переходил (как это было уже упомянуто) в тормозное гипнотическое состояние в условиях однообразной экспериментальной обстановки.

Бром, даваемый в дозах от 0.5 до 5.0 г, мало препятствовал развитию этого тормозного состояния, лучше всего на него действовала доза 0.5 г, — при ней не наблюдалось такого стремительного падения условных рефлексов к концу опытного дня. Повышение пищевой возбудимости (накануне опыта не кормлен) вызывало повышение рефлексов и рассеивало гипнотическое состояние.

Томбуш

Оп. 30 III 1935, 3 ч. 10 м.

1	3	4а	5	6а	7	10
5	Колокольчик . .	30	Сразу	32		
5	Гудок неподкр. .	30	—	0	После 1-го гудка сразу сел.	
5	Гудок неподкр. .	30	—	0	При 2-м положил голову на подставку	
5	Гудок подкр. . .	30	—	0	Неподвижен	
5	Гудок неподкр. .	30	—	0	"	
5	Гудок неподкр. .	30	—	0	"	
5	Гудок неподкр. .	30	—	0	"	
5	Гудок подкр. . .	30	5	12	Пищевая двигательная реакция	
5	Гудок неподкр. .	30	—	0	Неподвижен	
5	Гудок неподкр. .	30	—	0	"	
5	Гудок неподкр. .	30	—	0	"	
5	Гудок подкр. . .	30	3	20	Резкая пищевая двигательная реакция	
5	Метроном полож.	—	2	22	"	

По примеру рассеивания этого тормозного состояния бромом с кофеином, наблюдавшегося на других собаках, мы и у Томбуша решили применить эту комбинацию.

В первый день за 30 мин. до опыта был применен бром с кофеином в дозах 0.5 г NaBr + 0.0002 г *coffeini puri*. В начале опыта Томбуш был резко возбужден, значительно более обычного, а затем, уже после первого раздражителя, это возбуждение быстро сменилось сонливостью, даже более резкой, чем обычно; но еду он попрежнему хватал сразу же и с необычайной жадностью поедал ее.

На второй день после этого рефлекс резко повысился; незначительная сонливость наблюдалась только при последнем раздражителе — шуме, который вообще гипнотизировал собаку больше других раздражителей.

На третий день после применения брома с кофеином, когда в первый день после полуторамесячного перерыва были применены сразу же и дифференцировочный и запаздывающий раздражители, мы могли уже наблюдать при абсолютной дифференцировке также и идеальное запаздывание (оп. 9 V 1935).

Очень быстро вслед за этим опытом, когда нервный тонус Томбуша значительно поднялся, в результате рассеивания гипнотического состояния (после применения этой лекарственной смеси), была предпринята также переделка противоположных метрономных рефлексов на обратные: положительный в тормозной и тормозной в положительный. Уже в первый день применения новой комбинации переделка обозначилась, а на второй день она совершилась полностью. Тем самым у этой собаки была констатирована необычайная подвижность нервных процессов (оп. 15 V и 20 V 1935).

В опыте от 20 V мы видим, что раздражение бывшим положительным метрономом не дало никакой ни двигательной, ни секреторной реакции, а раздражение бывшим тормозным вызывало резкую пищевую двигательную и значительную секреторную реакции (18 кап.). В конце же опыта, благодаря развившемуся после шума резкому сонливому состоянию, оба метронома не дали никакого эффекта. На следующий день, когда был еще добавочно введен запаздывающий рефлекс, от

Томбуш

Оп 9 V 1935, 3 ч.

1	3	4а	5	6а	7	10
5	Звонок	30	Сразу	32	} Очень резкая пищевая двигательная реакция	} Запавды- вающий рефлекс применяется впервые после пере- рыва в 1 мес. 15 дн.
5	Метроном поло- жительный . .	30	5	28		
5	Метроном диффе- ренцировочный	30	—	0	} Все время стоял, сидел только первые 2 мин., при колоколь- чике	
5	Бульканье . . .	30	7	22		
5	Колокольчик . .	30	113	0—5—28		
5	Свет	30	8	10		
5	Трещотка . . .	—	—	—		

Томбуш

Оп. 15 V 1935, 3 ч. 7 м.¹

1	3	4а	5	6а	7	10
5	Звонок	30	Сразу	30	} Спокойно стоит	
5	Метроном поло- жит. подкр. . .	30	—	24		
5	Метроном диффе- ренц. неподкр.	30	—	0		
5	Бульканье . . .	30	1	23		
5	Свет	30	Сразу	15		
5	Трещотка	30	3	18	} При шуме сел	
5	Шум	30	12	4		

Томбуш

Оп. 20 V 1935, 3 ч.

1	3	4а	5	6а	7	10
5	Звонок	30	Сразу	30	} Вначале бодр, стоит, при шуме сел и заснул при дифференци- ровке, ранее сопровождав- шейся пищевой двигательной реакцией	} 4-й день переделка метроном- ных рефлексов
5	Метроном поло- жит. неподкр. .	30	—	0		
5	Метроном диффе- ренц. подкр. . .	30	5	18		
5	Бульканье . . .	30	Сразу	23		
5	Свет	30	17	8		
5	Трещотка	30	28	10		
5	Шум	30	30	2		
5	Метроном поло- жит. неподкр. .	30	—	0		
5	Метроном диффе- ренц. подкр. . .	30	—	0		

всех раздражителей имелся эффект, соответствующий условиям, требуемым опытом (несмотря на то, что Томбуш накануне был не кормлен) (оп. 23 V 1935).

Спустя 2 недели после этого, было решено испытать на Томбуше действие одного кофеина, имея в виду необычайную силу раздражительного процесса собаки. Эффект от применения этого вещества сказался главным образом на первом раздражителе: рефлекс значительно повысился по сравнению с прежним. Все остальные раздражители давали незна-

¹ Переделка метрономных рефлексов в обратные.

Томбуш

Оп. 23 V 1935, 3 ч.

1	3	4а	5	6а	7	10
5	Звонок	30	Сразу	34	Резкая пищевая двигательная реакция при всех раздражи- телях кроме бывшего поло- жительного	Накануне не кормлен
5	Метроном поло- жит. неподкр. .	30	"	2		
5	Метроном диффе- ренц. подкр. .	30	"	12		В день опыта гнали глисты
5	Бульканье	30	"	18		
5	Колокольчик . . .	30	"	10-21-28		
5	Трещотка	30	5	8		
5	Шум	30	3	6		

чительный положительный эффект; обычное гипнотическое состояние совершенно отсутствовало. То же наблюдалось и в другом опыте 12 VI.

Томбуш

Оп. 12 VI 1935, 3 ч. 5 м.

1	3	4а	5	6а	7	10
5	Звонок	30	Сразу	30	Слегка гипноти- зируется при слабых раздра- жителях, но меньше, чем обычно	Второй раз кофеин 0.003 г. в молоке (50 мл) за 1 ч. до опыта
5	Метроном поло- жительный . .	30	7	15		
5	Метроном диффе- ренц.	30	—	0		
5	Бульканье	30	10	11		
5	Свет	30	25	3		
5	Трещотка	30	13	10		
5	Шум	30	17	6		

Доза кофеина еще большая (0.1 г) вызвала еще более значительный эффект на первый раздражитель и впервые растормозила дифференцировку, но не препятствовала и на этот раз гипнотизации собаки.

Трудно учесть, чем можно было бы объяснить гипнотическое состояние, наблюдаемое у Томбуша при сравнительно небольших дозах кофеина. Вряд ли здесь имело место запредельное торможение при таком огромном пределе работоспособности его нервных клеток.

С отменой кофеина (17 VI) нервный тонус собаки повысился на один день (повидимому действовали следы кофеина), но тормозное действие обстановки попрежнему давало себя знать; на следующий день (18 VI) мы наблюдали (без кофеина) еще более резкое гипнотическое состояние, чем обычно. Уменьшив же дозу кофеина до 0.0001 г, на следующий день совершенно освободили собаку от гипнотического состояния (19 VI 1935). При общем высоком тоне имела абсолютная дифференцировка, и закон зависимости эффекта от силы раздражителя был сохранен.

Кофеин, данный в той же дозе на другой день, не дал того положительного эффекта, как в предыдущем опыте. Собака попрежнему гипнотизировалась, рефлексы были минимальны.

22 VI NaBr, данный в количестве 1.25 г за 1 ч. до опыта, также мало помог делу. Тогда испробована была еще меньшая доза кофеина 0.00002 г. Эта доза резко подняла нервный тонус собаки, гипнотическое состояние исчезло совсем, рефлексы в конце опыта достигали большой величины, даже на слабый шум, обычно резко усыпляющий собаку.

Испытание еще меньшей, половинной, дозы (0.00001 г) не дало того значительного положительного эффекта, как при 0.00002 г.

Томбуш

Оп. 14 VI 1935, 3 ч. 5 м.

1	3	4а	5	6а	7	10
5	Звонок	30	Сразу	25	Резко гипнотизируется при всех раздражителях, кроме первого, но еду берет сразу	Введен кофеин в молоко (50 см ³) 0.005 г за 1 ч. до опыта
5	Метроном положительный . .	30	—	0		
5	Метроном дифференц.	30	—	0		
5	Бульканье	30	—	3		
5	Свет	30	—	0		
5	Трещотка	30	—	0		
5	Шум	30	—	0		

Томбуш

Оп. 18 VI 1935, 3 ч.

1	3	4а	5	6а	7	10
5	Звонок	30	Сразу	21	Резко гипнотизируется после первого раздражителя, но еду берет сразу же	Без кофеина 3-й день
5	Метроном положительный . .	30	—	0		
5	Метроном дифференц.	30	—	0		
5	Бульканье	30	8	4		
5	Свет	30	—	0		
5	Трещотка	30	—	0		
5	Шум	30	—	0		

Томбуш

Оп. 19 VI 1935, 3 ч. 10 м.

1	3	4а	5	6а	7	10
5	Звонок	30	Сразу	36	Бодр в высшей степени. Незначительная сонливость наблюдается только при слабых раздражителях	0.0001 г (0.1 мг) в молоке за 3/4 ч. до опыта
5	Метроном положительный . .	30	3	25		
5	Метроном дифференц.	30	—	0		
5	Бульканье	30	Сразу	26		
5	Свет	30	15	8		
5	Трещотка	30	7	16		
5	Шум	30	2	12		

Повторение последней дозы в этот день повело снова к тому, что собака была весь опыт до конца бодр без следа какой бы то ни было гипнотизации, кроме шума, который ее всегда гипнотизировал.

Опыты с кофеином показывают, что для полного уравнивания огромных раздражительного и тормозного процессов у сильнейшего сангвиника Томбуша потребовалась ничтожная доза кофеина (0.00002 г), т. е. в данном случае он действовал „почти как катализатор“ (И. П. Павлов), так как надо было только тронуть раздражительный процесс, чтобы не дать перевеса тормозному, усиливающемуся благодаря гипнотизирующему влиянию экспериментальной обстановки.

После летнего перерыва в работе, в отсутствии кофеина, вновь резко выступило тормозящее действие экспериментальной обстановки. Как и раньше, у Томбуша значительный положительный эффект наблю-

дался только при первом раздражителе, к концу же опыта рефлексы резко падали, наблюдалась и парадоксальная фаза (большой эффект получался при слабом раздражителе — свете) вместе с резкой сонливостью к концу опыта. Кофеин, данный сначала в дозах 0.00005 г, а затем 0.00002 г, вновь сделал свое дело: значительно подняв нервный тонус собаки, рассеял гипнотическое состояние. Таким образом, твердо было установлено, что минимальные дозы кофеина резко изменяли как условно-секреторную деятельность собаки, так и общее ее поведение во время эксперимента. Затем, когда опыты с кофеином на этой собаке были оставлены, тогда вновь взяло перевес гипнотизирующее влияние обстановки. Для рассеивания этого гипнотического состояния решено было испытывать раздражение электрическим током, у этой собаки впервые применяемое.

Вначале был применен очень слабый фарадический ток, который не вызвал никакой двигательной реакции у собаки и не рассеял гипнотического состояния.

Затем был применен очень сильный ток (при сдвинутых катушках), который вызвал довольно бурную двигательную реакцию. Томбуш стал вертеться, крутиться, повизгивать, но еду все-таки брал сразу.

Ток средней силы не вызвал резкой двигательной реакции; слюнные рефлексы, кроме первого, попрежнему были ничтожны и падали к концу опыта, вместе с развитием гипнотического состояния собаки. Сильный ток, примененный вслед затем вторично, опять вызвал очень бурную двигательную реакцию, но в отличие от первого раза у собаки наблюдалось резкое изменение в поведении. Томбуш, в бодром состоянии обычно прямо сидевший против экспериментатора, не спуская с него глаз, никогда не отказываясь от предлагаемой еды, при замыкании тока вдруг резко отвернулся от экспериментатора, сев к нему спиной, не реагировал на зов; не глядел на него, когда экспериментатор подходил к нему с противоположной стороны, предлагая еду, не брал совсем еды, а подняв голову вверх, рассматривал потолок. Такое поведение обнаружилось впервые за три года работы с ним. Не брал еды он и после применяемых в системе опыта раздражителей, попрежнему сидел отвернувшись от экспериментатора, крепко стиснув зубы, так что с трудом насильственно удавалось открыть ему рот, чтобы всыпать мясосухарный порошок.

И только после того как электроды были сняты, собака повернулась к экспериментатору, вновь стала на него смотреть и взяла еду, от которой до того упорно отказывалась. На другой день в опыте после замыкания тока, несколько менее сильного, чем предыдущий раз, — опять та же реакция: моментально отвернулся и стал, как и раньше, смотреть вверх, еды не брал, на зов не откликался, затем, спрятав голову за перекладину, пытался уйти со станка.

При слабом токе вначале резко отвернулся, но затем быстро повернулся к экспериментатору, взял еду из его рук, уже не отворачиваясь, но и не глядел на него, а сидя прямо против экспериментатора, как раньше, подняв голову, рассматривал потолок, в противоположность обычному опять не обращая никакого внимания на своего хозяина.

Опыты с применением фарадического тока продолжались около 3 недель, и всегда со стороны собаки наблюдалась одна и та же реакция: при средней силе тока Томбуш тотчас же круто отворачивается от экспериментатора, сидит к нему спиной, не реагирует на зов, еды не берет, и лишь только движения обрубка хвоста свидетельствуют о том, что собака слышит.

Вливание в последующие дни 0.25 и 0.5% -го раствора соляной кислоты подобной реакции не вызвало. Собака при этом продолжала сидеть против экспериментатора, не отворачиваясь от него, глядя ему

попрежнему прямо в глаза, и предлагаемую вслед за тем еду брала сразу же. Но как только применялся ток, так тотчас же появлялась вышеописанная реакция.

И. П. Павлов, заинтересовавшись столь необычайным поведением собаки, решил выяснить физиологический механизм этого поведения. Собака, чистокровный боксер, была опасной (бросалась на всех собак, хватала мертвой хваткой и кусала их), и, во избежание быть искусанным, экспериментатор в начале работы в обращении с ней пускал в ход самые мягкие приемы, чтобы завоевать ее расположение. Собака к этому привыкла в течение 3 лет, и для нее совершенно необычайной была неожиданная боль, причиненная ей раздражением электрическим током. Ивану Петровичу захотелось проверить, действительно ли это необычайное поведение собаки связано с экспериментатором, причинившим ей боль. Он посоветовал не сидеть около собаки, как обычно, а выйти за дверь, откуда раздражать ее электрическим током, чтобы эта зависимость выступила резко.

Но вместо того, чтобы выйти за дверь, мною было поручено совершенно постороннему, индифферентному для собаки, сотруднику И. П. Павлова применить на этой собаке у себя в камере такой же силы ток, какой был мною применен в своей. Результат этого эксперимента был очень демонстративен. Новый экспериментатор (К. С. Абуладзе) в своей камере раздражал собаку такой же силы током, каким раздражал ее постоянный экспериментатор в предшествовавшие разы, и собака не отворачивалась от него и брала еду сразу. Такое раздражение током было повторено несколько раз с теми же результатами. Но как только появился в этой камере в качестве экспериментатора прежний хозяин, сменив Абуладзе, повторилась прежняя история: вновь при замыкании тока собака от него отвернулась, не глядела на него, не отзывалась на ласковый зов, не брала еды. Абуладзе для этой собаки был посторонним лицом, к которому привязанности со стороны собаки не было, отсюда и отсутствие необычного поведения, которое, очевидно, связано было с прежним экспериментатором и исходило от него.

С точки зрения физиологической И. П. Павлов объяснил это поведение собаки нарушением обычного жизненного стереотипа, изменением выработанной системы. Мы из опытов с условными рефlekсами знаем, как трудно бывает иногда некоторым собакам менять обычный стереотип.

Трактовка этого явления как нарушения обычного жизненного стереотипа, подтверждается еще и другим примером из жизни этой собаки.

Эта собака (Томбуш) была получена мной от проф. Бушмакина в 2-летнем возрасте; им была взята маленьким щенком, и в то время ею забавлялись и ей очень много уделялось внимания и ласки как со стороны самого хозяина, так и его домашних. Но когда эта, физически очень сильная, собака подросла и своей живостью, стремительностью и громким лаем стала доставлять много неприятностей своему хозяину, мешая ему заниматься, то после года пущена была в ход плетка, которая и применялась хозяином. Другие домашние лица обыкновенно к ней не прибегали. И вот однажды когда проф. Бушмакин после 1½-месячного отсутствия из Ленинграда вернулся домой и увидел собаку в передней и, желая приласкать, позвал ее по кличке, то Томбуш, внимательно посмотрев на Б. и круто повернувшись, ушел от него, совершенно не реагируя на его ласки, на повторный зов не подошел к нему, не ласкался, а между тем на зов его жены и домашних очень быстро и живо реагировал положительно. Об этом мне было передано лично проф. Бушмакиным, и он назвал эту собаку „неблагодарной“ за прежние ласки, расточаемые им ей. Этот эпизод с собакой в свое время обратил на

себя большое внимание И. П. Павлова, как на следствие изменения обычного жизненного стереотипа собаки, почему я так подробно и коснулась его.

На этой „сильнейшей“ собаке выступил еще один интересный, заслуживающий внимания факт. Когда стали вырабатывать рефлекс на касалку на том же самом месте, где раньше помещался электрод, то получилась та же самая реакция, как и при замыкании тока. При раздражении касалкой Томбуш тотчас же отвернулся, не смотрел на экспериментатора и подаваемую еду не брал, при этом еще визжал (чего раньше при токе не наблюдалось), хотя заведомо прикосновение касалки к коже вызывало только тактильное, но не болевое ощущение (связь с местом на коже, где находился электрод).

Так как собака в условиях экспериментальной обстановки попрежнему гипнотизировалась, то для рассеивания гипнотического состояния введено было пять новых раздражителей и совсем отставлены старые. Это помогло, но не надолго. Как только среди этих новых раздражителей была применена касалка, вызвавшая прежнюю бурную реакцию, то это повело к дальнейшему задерживанию рефлексов.

Опыты с повышением пищевой возбудимости (полное и частичное голодание) у этого сильнейшего представителя сангвинического темперамента повели к резкому повышению всех рефлексов как на слабые, так и на сильные и сверхсильные (указание на высокий предел работоспособности его корковых клеток) и к растормаживанию обычно абсолютной дифференцировки.

Я закончу на этом описание этой собаки и ее поведения в различных условиях экспериментальной обстановки. Эти наблюдения были произведены еще при жизни И. П. Павлова, а все дальнейшие наблюдения над ней, в связи с применением тиреоидина, алкоголя и симпатомиметина, произведены позже и будут описаны в соответствующих работах. Но все-таки для более полной характеристики, в отличие от всех других собак, я лишь кратко коснусь влияния этих средств на Томбуша.

Действие тиреоидина на условно-рефлекторную деятельность этого сильнейшего типа сказалось сразу же в виде резкого повышения раздражительного и ослабления тормозного процессов, но невротическое состояние и изменение общего поведения как в экспериментальной обстановке, так и на свободе, в противоположность другим собакам, резко проявилось лишь только через 6 месяцев от начала дачи препарата. Это изменение, в виде общего возбуждения, выражалось, главным образом, в громком непрерывном лае, чего не наблюдалось у других собак и что до этого несвойственно было Томбушу, работа с которым велась уже подряд 5 лет. Это возбуждение после его возникновения продолжалось 5 месяцев, несмотря на прекращение введения тиреоидина (Томбуш в течение 2 месяцев получил 45.0 г тиреоидина). В конце применения тиреоидина резкое повышение возбудимости уже возбужденных кортикальных клеток вызвало у него запредельное торможение с большим падением рефлексов, развитием глубокого гипнотического состояния с полным отказом от еды (последнее в обычных опытах до применения тиреоидина никогда у собаки не наблюдалось).

Отношение Томбуша к раствору алкоголя в молоке тоже отличалось от отношения других собак, кроме сильного, но не в такой мере, сангвиника Боя [„нервного гиганта“ (И. П. Павлов)]. Несмотря на свою необычайную жадность к еде и к молоку, голодный Томбуш при подаче чашки молока в количестве 100 мл, куда было прибавлено 15 мл 96%-го раствора алкоголя, стремительно бросился к ней, но, понюхав, тотчас же отошел от нее и, несмотря на последующее многократное предложение ему даже очень слабых растворов алкоголя в молоке, Томбуш даже не прикоснулся к ним (указание на силу его тормозного процесса).

Что же касается симпатомиметина Чукичева (продукт кислотного гидролиза фибрина, действующий наподобие возбуждения симпатической системы), то он оказывал резко положительное, стимулирующее его нервную систему действие только в больших дозах (0.6—0.75 г), — указание на большую нервную силу собаки. В течение 7 месяцев симпатомиметин в дозе 0.5—1.0 г был применен у Томбуша 10 раз. Доза в 1.0 г оказалась слишком велика и для этого нервного силача, и вместо огромных рефлексов и абсолютного торможения с отсутствием даже намека на гипнотизацию, какие наблюдались при адекватных для него дозах, при дозе в 1.0 г Томбуш сразу же засыпал, лежа на станке, свернувшись клубочком, крепко, иногда с храпом, но при каждом раздражителе, кроме тормозного, стремительно вскакивал и с необычайной жадностью бросался к подаваемой еде и моментально поедал ее, часто выбивая чашку из рук экспериментатора. Такой быстрый переход от сна к бодрствованию указывает также и на огромную подвижность его нервных процессов.

Во время блокады Ленинграда, в условиях военных действий при устрашающих факторах, в противоположность другим собакам, у Томбуша в течение более чем 2 недель наблюдалась нормальная бодрая нервная деятельность. Закон зависимости слюнной реакции от физической силы раздражителя был сохранен. Дифференцировка была абсолютной при вполне бодром состоянии. Рефлексы к концу опыта, как обычно, не уменьшались. Но через 2 недели резко изменилась как условно-рефлекторная деятельность, так и общее поведение животного. Тонус коры снизился. Положительные рефлексы значительно уменьшились и затем исчезли; обычная, всегда абсолютная дифференцировка растормозилась, даже можно было наблюдать ультрапарадоксальную фазу в двигательной реакции: отсутствие двигательной реакции при положительном метрономе и наличие при тормозном, и это гипнотическое невротическое состояние совпало с произведенным накануне и в день опыта артиллерийским обстрелом. Но такое невротическое состояние длилось, опять-таки в противоположность другим собакам, — всего 2 дня. Затем в течение 10 дней имелаась идеальная работа с полным торможением (абсолютной дифференцировкой), со значительной до конца опыта величиной рефлексов, адекватной двигательной реакцией и вполне бодрым, но покойным состоянием.

Но через 10 дней, при такой же обстановке опытов, повторилось то же: 2 дня депрессивного состояния с положительными рефлексами и 10 дней нормального состояния со слегка повышенным до конца опытов нервным тонусом, т. е. собака стала работать не сплошь хорошо, как вначале, а периодически. Получился настоящий циркулярный невроз, длившийся недолго; в дальнейшем, с усилением и продолжением военных действий, он уже потерял свою правильность, имелось уже сплошное невротическое хаотическое, резко депрессивное состояние, продолжавшееся значительно дольше. Итак, в начале военных действий мы имели у сильнейшего сангвиника Томбуша в течение 2 недель нормальную работу при повышенном нервном тонусе. Затем наступило невротическое состояние, проявляющееся лишь кратковременно, в виде циркулярного невроза; затем — более длительная депрессия с почти полным отсутствием рефлексов, и это, повидимому, способствовало тому, что общий тонус этой сильнейшей собаки за 3½ месяца военных действий почти все время был повышен, и гипнотизация совершенно исчезла.

В дальнейшем нас интересовало, как будут реагировать собаки различных нервных типов, и среди них Томбуш, на ружейные выстрелы, специально произведенные в собачьей „ожидалке“. Как видно из даль-

нейшей работы, реакция у собак при этом была различная. За 50 мин. до опыта с Томбушем было произведено из ружья 8 выстрелов (4 — один за другим, а потом еще 4 через 5 мин. после первых четырех). Томбуш при выстрелах оставался спокойным, при этом наблюдалась только слабая ориентировочная реакция. Работа и поведение собаки в этот опытный день были на высоте, только тонус коры еще больше повысился, особенно на 2-й день после ружейных выстрелов, когда имела идеальная работа при очень высоком тонусе коры и почти абсолютной дифференцировке (всего 1 капля против 31 капли при положительном метрономе) и полном спокойствии собаки.

Таким образом, этот сильнейший уравновешенный сангвиник на устрашающие моменты, вызванные военными действиями, довольно продолжительное время реагировал вначале повышением нервного тонуса, а затем развитием циркулярного невроза, вначале имеющего правильный характер. Но тонус его мозговой коры в громадном большинстве случаев оставался повышенным по сравнению с его нормой. За все это время никогда не наблюдалось прежнего глубокого гипнотического состояния, а лишь изредка легкая сонливость. Выяснилось также, что в те опытные дни, когда происходили устрашающие военные действия, тонус коры был выше, чем в следующие, спокойные от военных действий дни.

Таким образом, благодаря природной необычайной силе своей нервной системы, Томбуш был почти неуязвим ко всем трудным нервным испытаниям, которым он подвергался наравне со всеми другими сильными собаками. Ему все давалось легко, ничто не затрудняло его деятельности. Поэтому, считаясь с данными, полученными на собаках-невротиках, мы и не ожидали получить каких-либо патологических изменений в его организме. Несмотря на одинаковые условия содержания и питания, в противоположность другим собакам, мы при жизни его никогда не могли обнаружить у него никаких дистрофических процессов на коже. Ожидания в этом направлении совершенно оправдались. К сожалению Томбуш погиб в период прекращения опытов, связанного с устрашающими военными действиями, при явлениях резко нарастающей худобы, от голода и холода, в возрасте около 15 лет. Вскрытие производилось Е. А. Моисеевым и обнаружило отсутствие каких-либо патологических изменений, кроме значительной худобы (полного обезжиривания) и признаков обморожения всех четырех конечностей.

Целью моей было, как и желал это при жизни И. П. Павлов — продемонстрировать как необычайную силу и подвижность нервных процессов этого исключительного нервного собачьего великана и совершенного типа, так и особенность работы этой собаки при нарушении ее обычного жизненного стереотипа, так как изменение обычного рабочего стереотипа (системы условных рефлексов) на ней ничем не сказывалось. Это важно и с той точки зрения, что Томбуш является родоначальником нескольких поколений собак на Биологической станции им. акад. И. П. Павлова в селе Павлово — теперь Научно-исследовательском институте физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. акад. И. П. Павлова.

ОПЫТ КЛАССИФИКАЦИИ ИМИТАЦИОННЫХ ЯВЛЕНИЙ НА ОСНОВЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ ПТИЦ

А. Н. Промптов

Институт эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности
им. акад. И. П. Павлова Академии Медицинских Наук СССР

I

Среди различных форм поведения высших животных, особенно в условиях дикой природы, большое биологическое значение имеют реакции, обычно называемые „подражательными“ или „имитационными“. Они полезны и для вида в целом, и для отдельных особей, так как способствуют более успешному удовлетворению основных жизненных потребностей — пищевого, самохранительного или полового характера. Особенно отчетливо выступает биологическое значение подражания в развитии поведения у молодых животных, т. е. при онтогенетическом формировании характерных видовых особенностей реагирования ненаследственного характера, например при выработке индивидуальных отношений к новым раздражителям и ситуациям.

Основная ценность подражательной реакции заключается в том, что именно благодаря ей, в большинстве случаев, молодой организм получает более широкие возможности установить жизненно ценную для него временную (условную) связь. Так, например, на основе подражательной реакции цыплята в первый же день выучиваются самостоятельно есть — клевать, удачно схватывать корм и глотать его.

Большое „воспитательное“ значение биологического контакта поколений, особенно у высших животных и, в частности, у большинства птиц, неразрывно связано с существованием и степенью развития врожденной способности к подражанию. Следуя некоторое время за родителями, выводок птенцов получает возможность на своей видовой врожденной основе выработать все необходимые временные связи — пищевые, самоохранительные и пр., и это происходит почти „автоматически“ как в результате стереотипного повторения определенных жизненных ситуаций, так и вследствие инстинктивного подражания молодых птиц повадкам старых. Таким образом, из поколения в поколение передается довольно сложный „арсенал“ навыков, составляющих биологические „традиции вида“, не являющиеся наследственными, но в большей своей части представляющие как-раз самые тонкие „уравновешивания“ организма (И. П. Павлов) с условиями среды (навыки на места кормежки, узнавание врагов и т. п.). Лишь в природных условиях и в обстановке нормальной видовой „традиции“ молодая особь может полноценно развить и проявлять свойственную ей высшую нервную деятельность (Выржиковский и Майоров, 1933; Промптов, 1940, 1946).

Специальное и очень большое биологическое значение имеет также особая форма подражания или имитации — голосовая, высоко развитая у певчих птиц (Промптов, 1944).

II

Имитационные явления естественно и легко разделяются на две группы: двигательные имитационные реакции и голосовые. В биологических ситуациях они иногда сопровождают одна другую, но способности к ним в различных группах птиц очень неодинаковы. С самой общей точки зрения, между двигательной имитацией и голосовой нет принципиальной разницы, так как и голосовая имитация является, по существу, двигательной: лишь в результате сложных координаций в функционировании голосовых мышц нижней гортани (*synginx*) и связанных с ней частей (Groebbels, 1925; Rüppel, 1933; Тереза, 1930) птица издает отдельные звуки и подражает в своей песне слышанному ею.

Для выяснения качественных физиологических различий в многообразных имитационных явлениях, важно подойти к вопросу со стороны рассматривая тех координационных отношений эффекторного аппарата, которые проявляет или же вырабатывает имитатор. Это позволит выделить качественно различные формы имитации, наиболее важные как в физиологическом, так и в биологическом отношениях.

Прежде всего — о физиологической характеристике самого явления. Есть основания полагать, что имитационные реакции являются инстинктивными, т. е. представляют врожденную способность организма. Иллюстрацией могут служить, например, опыты с удалением полушарий мозга у цыплят. Оперированные цыплята клевали только в присутствии нормальных. Врожденный рефлекс клевания стимулировался лишь видом других, клюющих особей (Кржишковский, 1933, стр. 263). Точно так же очень показательны наблюдения над собакой без лобных долей, которая производила целую серию двигательных имитационных актов вслед за нормальной собакой, но становилась совершенно инактивной в одиночестве (Орбели и Уринсон, 1945).

Но существование врожденной основы имитационных реакций, как это ни странно, иногда оспаривается. Так, например, Bierens de Haan (1940) в своей недавней сводке по инстинктам, ссылаясь на аналогичное мнение и McDougall (1923), не допускает существования особого, врожденного инстинкта имитации на том основании, что инстинкты всегда имеют специфическую наследственную закладку видового характера, а имитационные реакции отличаются большой индивидуальностью (очевидно в смысле качества перенятого?). Однако нам кажется, что опыты, отмеченные выше, а также и собственные данные (см. ниже) указывают на то, что рефлекторная основа имитационной реакции заложена в таких этапах центральной нервной системы, что отрицать ее врожденный характер было бы даже странно. Поэтому наиболее правильным, очевидно, является представление о том, что имитационные реакции, всегда имея врожденную основу (подобную той, которую зоопсихологи обычно приписывают инстинктам), в своем протекании и, особенно, повторении сочетаются, объединяются с условно-рефлекторными компонентами. Так, например, в ряде случаев, ясным стимулом к подражанию оказывается вполне определенный зрительный или звуковой сигнал условного значения (например сигнал тревоги, первоначально у птенца вызывающий лишь ориентировочную реакцию).

А. А. Орбели в одном из своих докладов (1942) указал, что „с эволюционной точки зрения мы должны разделить животных на таких, которые могут только непосредственно связывать условный раздражитель с безу-

словным, на таких, которые могут, кроме того, вырабатывать связи, присутствуя в роли только зрителя, либо же путем использования имитационных актов как звукового, так и зрительного происхождения, и, наконец, на таких, которые устанавливают прочные временные связи между определенными словесными знаками и объектами, что дает возможность замыкать все новые и новые временные связи за счет второй сигнальной системы". Эту последнюю группу явлений мы далее оставляем в стороне.

Способность к имитации, являясь, в основе, врожденной реакцией, вместе с тем, несомненно, представляет собой эволюционное приобретение, развившееся в связи с усложнением центральной нервной системы и важнейших афферентных систем, связанных с дистантной рецепцией (зрением и слухом), а также и условно-рефлекторных механизмов.

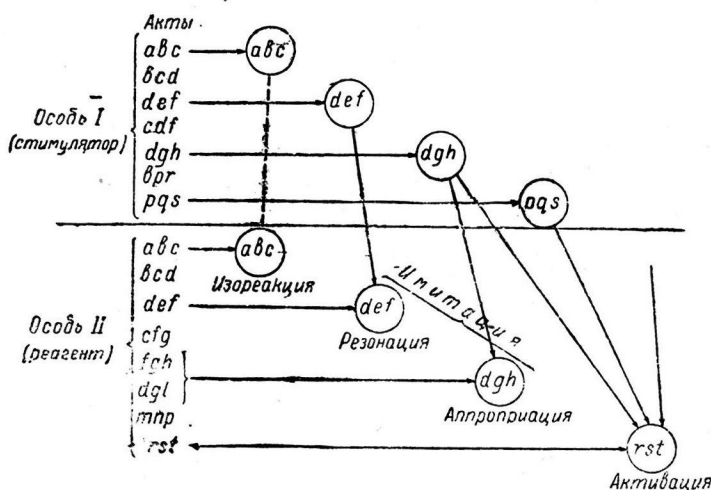
Обращая внимание на самый характер двигательных координаций, составляющих имитационный акт, мы отмечаем очень существенный момент, важный для установления качественных различий между разными формами имитации. Л. Морган (1899) дает такое общее определение имитационной реакции: „где внешний стимул дается поведением другого организма и где вызываемая этим стимулом реакция сходна с самим стимулом, там подобная реакция может быть названа подражательной". В этом определении подчеркивается сходство (точнее тождество) двигательных актов особи-стимулятора и особи-имитатора. Но при изучении имитируемых и имитированных движений в конкретной биологической обстановке, сразу же возникает очень важный вопрос о том, являются ли имитированные двигательные координации новыми для подражающей особи или же они уже „освоены" ею, т. е. принадлежат к уже выполняемым в ее жизни актам. Если в результате имитационного импульса подражающая особь совершает движения уже свойственные ей вообще, то такого рода имитация должна качественно отличаться от имитации, в результате которой „арсенал" двигательных актов животного обогащается новыми координациями. В связи с этим, строго говоря, нельзя считать настоящей имитацией, например, выработку соответствующего условного рефлекса у „зрителя", наблюдающего после условного сигнала акт еды у другой особи — „актера" (в опытах Кряжева с собаками, 1929; Штолина с собаками и низшими обезьянами, 1941; см. также Ахметели, 1941). В этих опытах основой для образования новой условной связи были натуральные (Цитович, 1911) условные рефлексы, уже выработанные ранее у „зрителя", как результат его жизненного опыта. Здесь мы также не найдем у „зрителя" новых для него двигательных координаций, и дело сводится к установлению условных рефлексов „второго порядка" (в смысле И. П. Павлова). Инстинктивный „имитационный импульс" (специфическую безусловную основу) здесь вскрыть нелегко и еще трудно сказать, что он собою представляет, так как точные лабораторные опыты такого рода проведены пока лишь с натуральными рефлексами пищевого и оборонительного комплекса (причем, по данным Кряжева, локальный оборонительный рефлекс у особи-„наблюдателя" не образуется).

Итак, для систематизации различных явлений, обычно называемых „имитационными", существенно: во-первых, строго дифференцировать реакции с перестройкой координационных отношений и без такой перестройки; во-вторых, важно учитывать, является ли данная, так или иначе „индуцированная" реакция построенной на основе натуральных (для данного вида животных) условных связей или же в ее формировании участвуют координации не специфического характера (не пищевого, не оборонительного, не полового). На этой принципиальной основе попытаемся построить общую классификацию имитационных явлений.

III

Рассмотрим прилагаемую схему (см. рисунок). Особь-стимулятор и особь-реагент обладают известным арсеналом уже выработанных двигательных актов различного биологического значения, состоящих из координационных компонентов (*abc* и т. д.). Вследствие индивидуальных (а может быть и видовых) различий, эти акты у особей *I* и *II* не все одинаковы (см. различия в буквах).

Рассмотрим первый случай. При некоторых биологических (ситуационных) условиях находящиеся вместе особи *I* и *II* одновременно проявляют совершенно сходные реакции (*abc*). Факт одновременности и одинаковой экстероцептивной (а быть может, и интероцептивной) стимуляции в данном случае не допускает влияния одной особи на другую, и мы обозначаем это явление термином „изореакция“. Это — не имитация, а лишь стереотипия реагирования сходных организмов



в одинаковых для них условиях. Такое явление необходимо внимательно отличать от тех случаев, когда особь *II* реагирует сходно с особью *I*, но вслед за ней. Здесь уже возможно влияние особи-стимулятора на особь-реагента, но суть дела в том, что реагент проявляет двигательный акт не новый для него, не впервые в жизни, а уже выработанный ранее. Это будет явление резонансы (подражания) и в этом случае необходимо различать, представляет ли этот акт (*def*) у особи-реагента комплекс координаций, характерных для какого-нибудь натурального рефлекса (например пищевого, нормально подкрепляемого соответствующим образом), или же акт *def* не обладает непосредственно очевидной подобной специфичностью (например, простое следование за особью-стимулятором).

Качественно иной формой имитации, уже в истинном смысле этого понятия, будет пример (см. схему), обозначенный как апроприация (или переимчивость). В этом случае особь-реагент, имитационно воспроизводя вслед за особью-стимулятором акт *dgh*, создала его заново, в результате некоторой перестройки координационных отношений (из близких компонентов — см. схему). В дальнейшем, этот имитационно-освоенный (апроприированный) акт *dgh* может вызываться уже в порядке резонанса.

Качественные различия между резонансией и апроприацией можно хорошо пояснить следующим примером. Если вслед за одним запевшим скворцом, начинает петь и другой, повторяя уже свойственные его песне звуки, то это будет инстинктивная резонансия. Но, если такой скворец, слыша, например, кудахтанье курицы, карканье вороны или даже голос человека, в один прекрасный день воспроизведет эти звуки в своей песне, то это будет уже явление апроприации, основанное на выработке несомненно новых координационных отношений, перенятых певцом на основе своей инстинктивной способности.

Наконец — еще один вариант в нашей схеме, включенный лишь для ее полноты. Очень часто определенный акт особи-стимулятора (*pqs*) вызывает ответную реакцию особи-реагента, но двигателью иную (*rst*). Это будет примером активации, уже не имеющей непосредственного отношения к имитационным явлениям, хотя, по существу, базирующейся на общих закономерностях рецепторной специфики. Особенно ясные примеры подобной активации у птиц можно найти в области половых взаимоотношений особей.

Таким образом, резонансия и апроприация являются двумя качественно различными формами имитационных явлений, причем вторая, как более высшая и биологически ценная, может очень изменить поведение особи, являясь одним из выражений лабильности высшей нервной деятельности.

IV

Остановимся теперь на некоторых наших экспериментальных данных из области поведения птиц, которые могут пояснить схематически изложенные выше положения. Основным материалом являются наиболее высоко развитые воробьиные птицы (*Passeres*), у которых имитационные реакции проявляются наиболее ярко, особенно в отношении голоса и пения.

Но — прежде о двигательной имитации. Здесь можно констатировать высокое развитие и большое биологическое значение резонанционных явлений и несравненно меньшее развитие апроприационных. Координационные отношения локомоторного и статокINETического характера развиваются у особи на определенной наследственной основе, подвергаются известной функциональной тренировке, но не претерпевают кардинальных перестроек даже при постоянном общении стимулятора (например особи другого вида) с реагентом. Двигательные специфические координации полета, беганья или прыганья, плаванья и т. п. имитационно не перестраиваются. Но в двигательных резонанциях, стимулируемых другими особями, они широчайшим образом используются. У видов, ведущих в некоторые сезоны года стайный образ жизни, резонанционные явления наиболее выражены и имеют очень большое биологическое значение. Особенно отчетливо „стремление“ птиц следовать друг за другом, повторяя движения, а также усиливать или ослаблять общую активность применительно к поведению других членов сообщества. В лабораторных условиях птица приспособительно меняет свою активность среди флегматичных или же очень оживленных соседей. Сумеречное двигательное возбуждение, связанное с инстинктивными поисками места ночлега, также подвергается ясной резонансии, что может быть показано записями актографа.

Некоторые данные, указывающие на апроприационную имитацию или, во всяком случае, на известную перестройку координационных отношений, мы получили в опытах коллективного выращивания нескольких видов вьюрков. Так, например, молодые канарейки, вырастая в изоляции, были неспособны самостоятельной тренировкой выработать координации

(клюва, шеи, ног), необходимые для извлечения семян китайской капусты из подсохших стручков. Особи же, воспитанные совместно с другими видами (щеглами, чижами), и видевшие, как те достают семена, усвоили необходимые для этого характерные движения и успешно использовали их далее при питании. В этих опытах было исключено влияние натурального условно-рефлекторного компонента (см. выше), так как молодые канарейки до начала опытов не были „знакомы“ с этим растением, как источником питания, и вид других птиц, расщипывающих стручки, сам по себе не мог быть условным возбудителем пищевой реакции. При детальном наблюдении можно было видеть, как постепенно „кристаллизировались“ координационные отношения, необходимые для извлечения мелких семян из стручка. Но подобные опыты, конечно, еще далеко не исчерпывают вопроса и продолжают далее.

Резонанционные явления в голосовой имитации у птиц широко распространены, но совершенно не характерны для нее, так как лишь иллюстрируют уже сказанное выше о двигательной резонанции. Высоко развитая резонанция на начавшееся пенье, или при стайной перекличке особей и тому подобные явления могут служить примерами.

Но совершенно особое положение и значение в рассматриваемых вопросах имеет очень развитая у певчих птиц голосовая имитация типа аппроприаций, т. е. базирующаяся на выработке у имитатора новых для него координационных отношений в эффекторном аппарате нижней гортани (*syrix*) и функционально связанных с ней органах (Groebbels, 1925).

В одной из предыдущих статей (Промптов, 1944) мы остановились на общей характеристике физиологической стороны и биологического значения голосовой имитации у птиц. Передача перенятых отдельных звуков и целых напевов у видов-имитаторов достигает поразительной точности, но физиологический рефлекторный механизм такой способности еще очень неясен, так что мы сейчас воздержимся от его толкования. Отметим лишь важнейшие общие свойства и иллюстрирующие их данные, являющиеся основой для дальнейшей работы.

Имитационные (голосовые) способности являются видовым наследственным свойством, очень различным у разных видов (Hoffmann, 1925; Промптов, 1937). Наиболее „одарены“ в этом отношении попугаи, а из отряда воробьиных — семейства дроздовых (*Turdidae*), сорокопутов (*Laniidae*) и скворцов (*Sturnidae*). Но и среди других певчих птиц голосовая имитация высоко развита. У многих видов песня состоит как из собственных звуко сочетаний, так и из перенятых, причем имитированные звуки иногда вставляются в определенные места песни. Помимо видовой „одаренности“, у каждого вида наблюдаются индивидуальные колебания в этом отношении. Так, например, в нашем материале мы постоянно сталкиваемся с индивидуальными различиями в имитационных способностях у соловьев (*Luscinia luscinia* L.), скворцов (*Sturnus vulgaris* L.) и даже у канареек (*Serinus canarius* L.). Имитационные способности у певчих птиц связаны с возрастом. Наиболее хорошо они выражены в возрасте до одного года и особенно в периоде формирования песни. При соответствующей изоляции или совместном воспитании можно получить певцов, поющих в точности песню другого вида, которую птенец постоянно слышал во время своего самого чувствительного периода развития. Так, например, мы воспитали в лаборатории жаворонка, поющего канарейкой, кенара и щегла, поющих чижом, коноплянком с напевами канарейки и других имитаторов. Даже обыкновенный воробей, при совместном воспитании с канарейками, начинает издавать канареечные трели в период весеннего возбуждения.

В специальных опытах по обучению молодых птиц искусственным свистам (с губ) мы имеем соловьев, славков, кенаров, с полной точностью.

повторяющих несложные свистовые мотивы и их модуляции, а один соловей перенял даже свистовую мелодию известной песенки „чирика“ и воспроизводит ее с большой точностью. Опыты проводятся с применением звукозаписи.

Все это — примеры имитационной апроприации, по нашей классификационной схеме, так как во всех подобных случаях имитирующая птица вырабатывает новые координационные отношения на основе высокочувствительной слуховой афферентации, проприоцептивной афферентации от голосовой мускулатуры и еще неизученных межцентральных взаимодействий.

Следует отметить, что в индивидуальном формировании имитационных актов большое значение имеет характер развития птенца. У вылупляющихся на более ранней стадии птенцовых птиц имитационные способности выше, чем у выводковых. Этот вопрос — о значении птенцового развития в формировании поведения взрослых особей — мы рассматриваем в особой статье (в печати).

ЛИТЕРАТУРА

- Ахметели М., Тр. Инст. физиол. им. Бериташвили, № 4, 345, 1941.
Выржиковский С. И. и Ф. П. Майоров, Тр. Лабор. им. И. П. Павлова, 5, 171, 1933.
Кржишковский К. Н. Физиология сельскохозяйственных птиц. Сельхозгиз, 1933.
Кряжев В. Я., Тр. Инст. высш. нервн. деят. Комкадемии, вып. 1, 248, 1929.
Морган Л. Привычка и инстинкт. 1899.
Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы. 3-е изд. 1938; Усп. совр. биол., 15, № 3, 1942.
Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. 6-е изд., 1938.
Промптов А. Н. Птицы в природе. 1937; ДАН СССР, 27, № 2, 171, 1940; 45, № 6, 1944; Физиол. журн. СССР, 32, № 1, 1946.
Тереза С. Н., Тр. Научно-иссл. инст. зоол. Моск. Гос. унив., 4, № 1, 1930.
Цитович И. С. Просхождение и образование натуральных условных рефлексов. Диссертация, 1911.
Штодин М. П., Тезисы докл. 9-го Совещ. по физиол. пробл. АН СССР, 1941.
Bierens de Haan J. A. Die tierischen Instinkte und ihr Umbau durch Erfahrung. Leiden, 1940.
Groebbels J., Biol. Zentralbl., 45, 4, 1925.
Hoffmann B., Verhandl. d. Ornithol. Ges. in Bayern, 16, 3/4 265, 1925.
McDougall W. An Outline of Psychology. London, 1923. (Цит. по Bierens de Haan).
Rüppel W., J. f. Ornithol., 87, 3, 1933.

МАТЕРИАЛЫ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖЕЛУДОЧНЫХ ЖЕЛЕЗ У ЧЕЛОВЕКА С ФИСТУЛАМИ (СТОМАМИ) ЖЕЛУДКА, ПИЩЕВОДА И ТОНКОЙ КИШКИ ПРИ ЦЕЛЫХ И ПЕРЕРЕЗАННЫХ БЛУЖДАЮЩИХ НЕРВАХ

(К МЕХАНИЗМУ ПЕРВОЙ РЕФЛЕКТОРНО-ПСИХИЧЕСКОЙ ФАЗЫ
ЖЕЛУДОЧНОЙ СЕКРЕЦИИ У ЧЕЛОВЕКА)

И. П. Разенков и Ю. Н. Успенский

Институт физиологии Академии Медицинских Наук СССР и Хирургическое отделение
Центральной клинической больницы М. П. С.

В настоящей работе излагаются результаты исследований по изучению у человека первой рефлекторно-психической фазы желудочной секреции при целых и перерезанных блуждающих нервах.

Исследования имели целью проверить применимость к человеку тех основных закономерностей, которые были установлены И. П. Павловым в его классических опытах на собаках.

Объектом для исследований послужили больные (27 человек) с полной рубцовой непроходимостью пищевода по случаю ожогов его щелочами и кислотами (а также злокачественного новообразования — 6 человек) и с наличием фистул (стом) желудка, пищевода и тонкой кишки. Наличие фистул является следствием многоэтапных, но незаконченных еще операций по созданию искусственного пищевода по способу Roux — Герцена и представляет исключительные условия для производства на людях истинно физиологических исследований.

У троих больных из 27, в связи с необходимостью полного удаления пораженного участка пищевода (ввиду угрозы перфорации его), были перерезаны оба, подходящие к желудку, блуждающие нерва (операция производилась торакальным путем, по специально разработанной профессором В. И. Казанским методике).

В литературе накопился огромный экспериментальный и клинический материал по физиологии пищеварения; однако исследований на человеке (т. е. на оперированных людях — с фистулами пищеварительных органов), близких по условиям и методике к опыту на животных по вполне понятным причинам опубликовано сравнительно немного.

Первые подобного рода исследования на человеке опубликованы были, как известно, еще в 1834 г. Beaumont, который наблюдал сокоотделение во время еды из фистулы желудка у канадского охотника. Далее, можно указать на работу Cade и Latarjet (1905), проведенную на 20-летней девушке, с естественным изолированным желудочком, образованным вследствие ущемления на 1-м году жизни желудочной грыжи; затем были опубликованы работы Hornborg (1904), Umber (1905), Carlson (1919), Schüle (1901), Troller (1889), Bogen (1907), Bauer и Schur

(1921), Friedrich (1921), Bickel (1916), Mantelli (1911), Катнельсон (Katznelson, 1907), Булавинцева (1901), Рыбушкина и Данилова (1937), Гордона (1946) и некоторых других, проведенные как на оперированных (фистульных) больных, но при сохраненных блуждающих нервах, так и на здоровых людях (методом зондирования).

Работы поименованных авторов также были посвящены в основном изучению рефлекторно-психической фазы желудочной секреции у человека; однако результаты исследований и высказывания некоторых авторов о механизмах возникновения секреции при условном раздражении, как известно, весьма противоречивы.

Что же касается работ по изучению у человека деятельности желудочных желез после перерезки блуждающих нервов, то в доступной нам литературе по этому вопросу вовсе не имеется никаких указаний.

Наши исследования на больных как с сохраненными, так и с перерезанными блуждающими нервами, производились, как уже было сказано выше, в период незаконченного оперативного лечения, т. е. когда все стомы (фистулы) были выведены наружу.

Опыты проводились натощак, спустя 16—18 час. с момента последнего приема пищи.

Желудочный сок собирался методом самоистечения через открытую фистульную трубку на протяжении 4—5 час. опыта с учетом количества за каждые 15 мин.

Первоначально, как правило, изучалась у всех больных в течение 1—2 час. секреция, натощак, т. е. до раздражения; затем больные получали тот или иной раздражитель, и наблюдения продолжались еще 2—3 час.

В желудочном соке определялись кислотность и переваривающая сила, по Gross (в усл. ед.) или Метту (в мм).

В целях возбуждения деятельности желудочных желез пользовались методом как условного раздражения, так и безусловного. При безусловном раздражении (мнимом кормлении) в качестве раздражителей больным давалось: жаренная с луком котлета, колбаса, хлеб, печенье и другие продукты.

В опытах с психическим условным раздражением — вкусная аппетитно пахнущая пища (жаренное с луком мясо) приготавливалась в присутствии испытуемых и являлась в течение 15—30 мин. предметом их внимания.

В некоторых опытах дразнение больным видом и запахом пищи подкреплялось соответствующим, возбуждающим аппетит, разговором.

В итоге проведенных исследований (около трехсот опытов) нами получены следующие результаты.

Мнимая еда мяса, колбасы, хлеба и некоторых других пищевых продуктов обуславливает у людей с сохраненными блуждающими нервами значительное отделение кислого желудочного сока с высокой переваривающей способностью (5—6—8 мм, по Метту), причем наибольшая секреция наблюдается при мнимом кормлении мясом и колбасой — до 40—70 мл за час после раздражения (рис. 1).

Выявить продолжительность латентного периода возбуждения у человека в наших опытах почти не представлялось возможным, так как реакция желудочного сока до раздражения, в большинстве опытов у всех больных, была кислая, а абсолютного покоя желудочных желез до начала мнимого кормления не наблюдалось. Количество спонтанного желудочного сока колебалось в среднем от 2 до 8 мл за час.

Какой-либо разницы в степени возбуждения желудочных желез при истинном мнимом кормлении, т. е. при жевании и проглатывании пищи (эзофаготомированными больными), и в опытах с жеванием и выплевыванием раздражителей в наших исследованиях подметить не удалось. Это возможно объясняется тем, что процесс выплевывания пищи является для больных привычным способом питания (сплевывание в желудок через воронку), а потому и не отражается ни на психике, ни на аппетите.

Условное раздражение (дразнение видом и запахом пищи и разговор о вкусной и любимой пище), в противоположность данным Hornborg (1904),

Schüle (1901) и др., также обуславливает у всех больных с сохранными блуждающими нервами отделение кислого желудочного сока; однако степень возбуждения желудочных желез при условном раздражении несколько ниже, чем при безусловном, — до 15—30 мл за час после раздражения.

Жевание в течение 15—30 мин. индифферентных веществ (резины и бумаги), а равно полоскание рта крепким раствором соляной кислоты и солью не оказывали на деятельность желудочных желез, по данным наших исследований, никакого влияния.

Опыты эти были поставлены нами в связи с тем, что по данным некоторых авторов (Schüle, 1901; Troller, 1889; Кацнельсон, 1907; Schreuer и Riegel, 1900) наиболее важным обстоятельством, обуславливающим

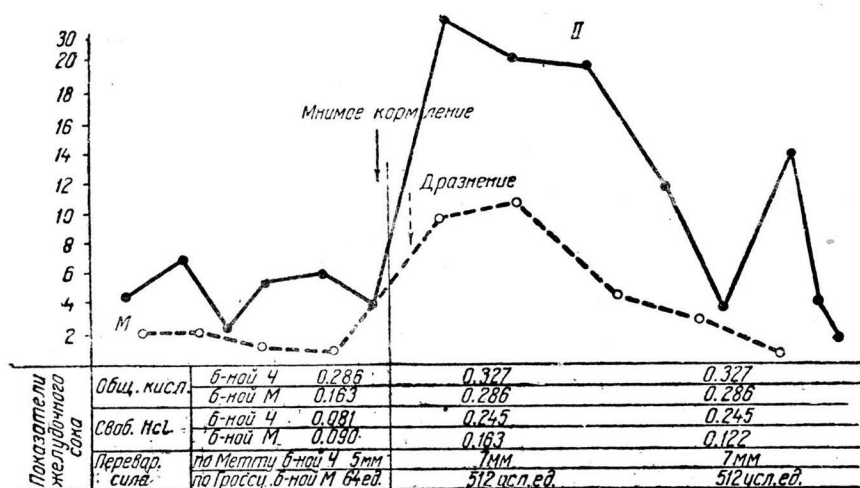


Рис. 1. Секретия желудочных желез у человека с сохранными блуждающими нервами при условном и безусловном раздражении. Сплошная кривая — б-ной Ч., при мнимом кормлении (раздражитель — жареное мясо); пунктир — б-ной М. при дразнении видом и запахом пищи; I — фон; II — секретия после раздражения; стрелка — раздражение в течение 10 мин.; на оси ординат — количество желудочного сока в мл за каждые 15 мин. опыта.

возникновение желудочной секреции, является не психическое возбуждение, а механическое или химическое раздражение слизистой оболочки полости рта и языка, т. е. возбуждение деятельности желудочных желез может возникать при жевании даже индифферентных веществ, а также при полоскании рта различными химическими растворами. В наших опытах, как мы уже отметили выше, эти указания авторов не подтвердились.

Особый интерес представляют опыты на больных с воспроизведенным уже (по способу Roux — Герцена) пищеводом, но с незакрытой еще желудочной стомой (блуждающие нервы при этой операции не затрагиваются).

В отличие от обычных опытов с мнимым кормлением, даваемая этим больным в качестве раздражителей пища не вываливается при проглатывании через шейную стому наружу, а попадает по искусственному пищеводу непосредственно в кишечник, минуя желудок. В результате, в этих опытах удается наблюдать в совершенно чистом виде, отдельно две фазы желудочной секреции: и рефлекторно-психическую, возникающую в процессе жевания и проглатывания пищи (и даже при виде приготовляемой пищи), и гуморально-химическую, кишечную фазу, выявляющуюся вслед за первой через 40-60 мин., в результате циркуляции

в крови гуморально-химических возбудителей, попавших в кровоток при всасывании пищи из кишечника. Кривая желудочной секреции в этих опытах представлена на рис. 2.

Однако не во всех опытах наблюдалось возбуждение желудочных желез при условном и безусловном раздражении.

Были единичные случаи, когда у тех же самых больных, несмотря на соблюдение „одних и тех же равных и прочих условий“, вовсе не отмечалось желудочной секреции при мнимом кормлении. Анализируя эти случаи, нам удалось подметить, что отсутствие секреторного эффекта совпадало обычно с днями, когда больные жаловались либо на общее недомогание или болевые ощущения, либо были чем-нибудь взволнованы. Заметим попутно, что у больных, оперированных по поводу рака пищевода, также не наблюдалось секреторного эффекта при условном и безусловном раздражении, несмотря на целостность п. п. *vagorum*.

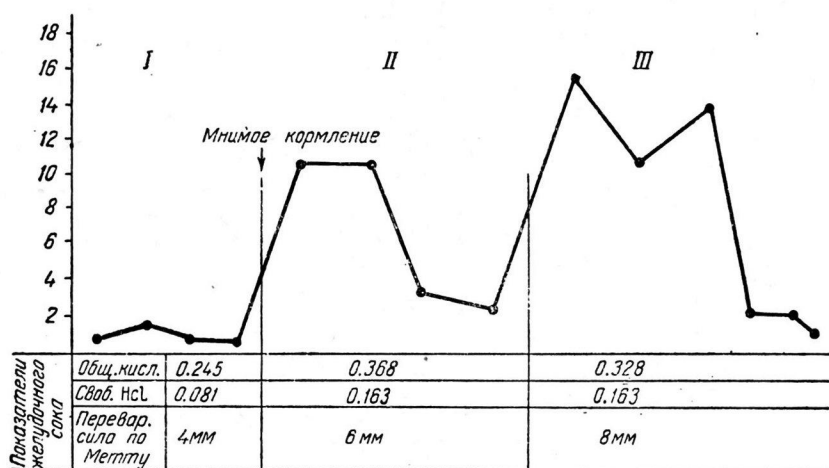


Рис. 2. Секретия желудочных желез у больного с воспроизведенным, по способу Roux — Герцена, искусственным пищеводом (пояснение в тексте). I — фон; II — секретия в 1-ю рефлексорно-психическую фазу; III — кишечная фаза желудочной секреции; стрелка — раздражение (еда котлеты); на оси ординат — количество желудочного сока в мл за каждые 15 мин. опыта.

Таким образом, в опытах на людях, также как и на животных [опыты Павлова и Шумовой-Симановской, 1889; Серебренникова, 1937; Ушакова, 1986; Разенкова и Пчелиной (Razenkov u. Ptchelina), 1936; Шароватовой, 1940; Блиновой, 1928; Зельмановой, 1935; Leconte, 1900; Schiff, 1867; Саппон (Кеннон), 1927, и др.] выявлено торможение желудочной секреции при действии болевых и эмоциональных факторов.

Также было подмечено торможение (или вернее угасание) желудочной секреции при многократно повторяющемся в течение опыта условном и даже (что не удастся подметить на собаках) при безусловном раздражении (рис. 3).

Введение под кожу больным гистамина на фоне угасания секреторной деятельности желудочных желез обуславливало значительное сокоотделение, и желудочный сок при этом характеризовался высокой активностью.

Повидимому, для человека, понимающего смысл опытов, мнимое кормление не является таким мощным раздражением, как для собак, и первоначальное возбуждение коры мозга, не находя в дальнейшем „истинного подкрепления“ (в виде истинной еды), начинает постепенно

ослабевать, а вместе с этим угасает и рефлекторно-психическое сокоотделение.

Остановимся теперь коротко на результатах исследований по изучению деятельности желудочных желез у человека после перерезки обоих подходящих к желудку блуждающих нервов. Исследования эти также были проведены как на больных, оперированных по поводу ожога пищевода (т. е., в сущности, на здоровых людях), так и на больных после удаления злокачественного новообразования (через 12—18 месяцев после операции); но поскольку результаты исследований (как будет указано ниже) и у тех и у других больных оказались совершенно одинаковые и к тому же весьма сходные с данными опытов, проведенных для контроля на ваготомированных собаках, мы и позволим себе рассматривать выявленные изменения со стороны деятельности желудочных желез как следствие перерезки блуждающих нервов. Итак, исследования

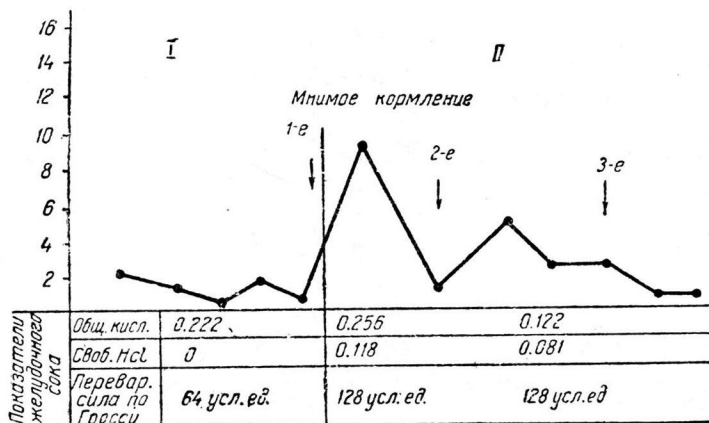


Рис. 3. Угасание желудочной секреции у человека при повторяющемся в течение опыта минимум кормлении. I — фон; II — секреция после раздражения; стрелки — раздражение, 10 мин. (котлета); на оси ординат — количество желудочного сока в мл за каждые 15 мин. опыта.

показали, что двусторонняя перерезка блуждающих нервов у человека ведет к полному исчезновению рефлекторно-психической фазы желудочной секреции.

Однако к подобному заключению мы пришли не сразу, а только после тщательного анализа и различных вариантов опытов. Нами выявлено, что у всех ваготомированных больных наблюдается любопытная особенность со стороны деятельности желудочных желез, а именно — периодическая, волнообразная, „спонтанная“ секреция, причем каждая последующая волна секреции ниже предыдущей, а после временного (от 15 мин. до 1 часа) периода затишья снова обнаруживается обильное сокоотделение и т. д., как это показано на рис. 4.

Однако в некоторых единичных опытах не наблюдалось строгой ритмической закономерности и размах секреторных волн был беспорядочный. Качественный состав спонтанного желудочного сока характеризуется низкой переваривающей способностью (0.5—1.5 мм, по Метту) и отсутствием свободной соляной кислоты.

Спонтанная секреция наблюдалась у больных на протяжении всего периода исследований (5—18 месяцев) и является, повидимому, следствием нарушения регуляторных механизмов в связи с ваготомией.

Такая же непрерывная спонтанная секреция, по данным наших исследований, а также Фрумина (1947), наблюдается после двусторонней перерезки блуждающих нервов и у собак.

Производя на фоне подобной спонтанной секреции опыты с условным и безусловным раздражением, нетрудно допустить ошибку в выводах, приняв очередную волну спонтанной секреции за ответную реакцию желудочных желез на производимое раздражение. Чтобы окончательно убедиться в том, что увеличение секреции (в некоторых наших опытах) является фактом простого совпадения, а не реакцией желудочных желез на раздражение (качественный состав желудочного сока при этом не изменяется), нами дополнительно проведены исследования, в которых дача раздражителей производилась не в период полного затишья спон-

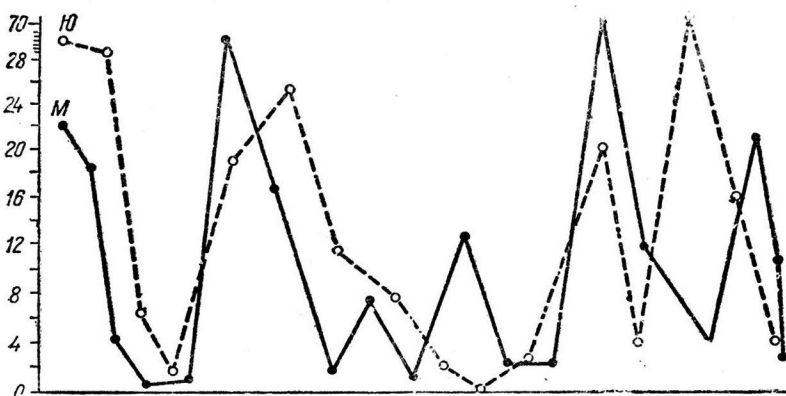


Рис. 4. Спонтанная секреция желудочных желез у человека после перерезки обоих подходящих к желудку блуждающих нервов. Сплошная кривая — секреция у б-ного М.; пунктирная — у б-ного Ю.; общая кислотность желудочного сока у обоих больных колеблется в пределах 0.1—0.2%; переваривающая сила 0.5—1.5 мм, по Метту; своб. HCl=0; на оси ординат — количество желудочного сока в мл за каждые 15 мин. опыта.

танной секреции (когда обычно мы начинали опыт), а на высоте ее или в период начинающегося уменьшения. Как и следовало ожидать, эффекта от раздражения в этих случаях не отмечалось.

В целях выяснения состояния самих железистых клеток желудка у человека после двусторонней ваготомии, мы провели ряд исследований (также на фоне спонтанной секреции) с введением под кожу больным гистамина, действие которого, по нашим данным, выразилось лишь в незначительном повышении общей кислотности желудочного сока; свободная соляная кислота при этом не выявлялась, переваривающая сила сока колебалась на низком уровне (0.5—1.5 мм, по Метту).

Слабый эффект от введения гистамина объясняется, повидимому, не только изменением функционального состояния самих железистых клеток желудка, но, возможно, и морфологическими изменениями в слизистой оболочке желудка.

Предположение это кажется нам допустимым потому, что у собак после перерезки блуждающих нервов, отмечались значительные морфологические изменения в слизистой оболочке желудка (Лазовский и Пчелина и др.), которые наступали без воспалительных явлений и по своей морфологической картине совпадали с таковыми при гастрите.

Двусторонняя перерезка блуждающих нервов у человека отражается также и на гуморальной фазе желудочной секреции. Так, например,

введение в желудок алкогольного „завтрака“ Ehrmann, относящегося к категории гуморальных раздражителей, обуславливает незначительное (по сравнению с контрольными опытами) сокоотделение и почти не отражается на качественном составе желудочного сока.

Причина слабого действия алкоголя на секрецию девагированного желудка еще не представляется ясной. Как указывает Орбели (1906): „с одной стороны, наличие вагусной иннервации не является необходимостью для действия алкоголя на желудочную секрецию, с другой — лишение изолированного желудка собаки блуждающих нервов ослабляет действие алкоголя, а дополнительное введение атропина полностью прекращает сокогонный эффект из изолированного гейденгайновского желудка, независимо от концентрации раствора“.

Возможно, что в цитируемых работах, как и в наших исследованиях на людях, ослабленное влияние алкоголя на деятельность желез девагированного желудка также можно объяснить как морфологическими изменениями в слизистой желудка, так и нарушением механизмов регуляции, вследствие чего реактивность желудочных желез к раздражителям, поступающим и по гуморальным путям, в той или иной степени нарушается.

Итак, из вышеизложенного видно, что полученные при изучении деятельности желудочных желез у человека факты, не только не находятся в противоречии с теми основными положениями, которые были установлены И. П. Павловым на собаках, но полностью их подтверждают и могут быть приняты в клинике за основу при анализе деятельности желудочных желез у здорового и больного человека.

Вместе с тем, исследования на людях выявляют и новые интересные факты (например угасание секреции при повторяющемся безусловном раздражении и др.), которые в опытах на собаках не всегда могут быть учтены, так как проявляются в мало заметной форме или даже вовсе не могут быть выявлены.

ЛИТЕРАТУРА.

- Бабкин Б. П. Внешняя секреция пищеварительных желез. 1927.
Блинова А. М., Журн. exper. мед., 7, № 2, 43, 1928.
Булавинцев. Психический желудочный сок у людей. Дисс. СПб., 1903.
Гордон О. А. Роль нарушенной регуляции в клинике заболеваний желудка. (Дисс.), 1946.
Зельманова. Сб. „К нейро-гуморальной регуляции желудка“, 221, 1936.
Кеннон В. Физиология эмоций. Изд. „Прибой“, 1927.
Орбели Л. А., Арх. биол. наук, 12, № 1, 1906.
Павлов И. П. Лекции о работе главных пищеварительных желез. 1897.
Павлов И. П. и Е. О. Шумова-Симановская, Врач, № 15, 352, 1889.
Разенков И. П. К нейрогуморальной секреции желудка. (Сб. под его редакцией). 1936.
Рыбушкин И. Н. и Н. В. Данилов. Рефлекторная фаза желудочной секреции у гастростомированных больных. Сб. под ред. И. П. Разенкова, ВИЭМ, 1937.
Серебренников С. С. Дисс., 1937.
Успенский Ю. Н., В. М. Рубель и соавторы. Материалы по изучению деятельности желудочных желез у человека с фистулами (стомами желудка, пищевода и тонкой кишки). Сб. тр. по физиол., 1947. (В печати).
Ушаков. Дисс. СПб., 1896.
Шароватова О. Ф. К гуморальному механизму коркового возбуждения. Сб. под ред. И. П. Разенкова, 1940.
Шлапоберский и Саксен. Сб. под. ред. И. П. Разенкова. 1921.
Фружин З. Г. и Е. О. Ковалевский. Бюлл. эксп. биол. и мед., № 1, 1947.
Frauer J. u. M. Schur, Zschr. f. Physiol. u. Diätther., 25, 379, 1921.
Beaumont. Цит. по Бабкину (1927).
Bickel, Verhandl. des XXIII Kongr. f. inn. Med., München, 481, 1906.

Bogen, Pflüg. Arch., 117, 150, 1907.

Cade A. u. Latarjet A., Journ. de Physiol. et de Pathol. génér., 7, 221.

Carlson A. J. The Control of Hunger in Health and in Disease. Chicago, 1919.

Friedrich L., Arch. f. Verd. Krankh., 28, 153, 1921.

Hornborg A. F., Skand. Arch. f. Physiol., 15, 209, 1904.

Kaznelson H., Pflüg. Arch., 118, 1907.

Leconte, La Cellule, 77, 293, 1900.

Mantelli, Wien. Klin. Wschr., No. 13, 451, 1911.

Rasenkoy u. Ptchelina, Pflüg. Arch., 226, 1936.

Schiff M., Leçons sur la physiologie de la digestion. 2, 1867.

Schreuer M. u. A. Riegel, Zschr. f. Diät- u. Physiother., 4, Heft 6, 1900.

Schüle A., Arch., f. klin. Med., 71, 1901.

Troller, Zschr. f. klin. Med., 37, 1889.

U mber, Berl. klin. Wschr., No., 3, 1905.

РЕСТИТУЦИЯ СЕКРЕЦИИ И ДВИЖЕНИЯ ЖЕЛУДКА В УСЛОВИЯХ РЕГЕНЕРАЦИИ БЛУЖДАЮЩИХ НЕРВОВ У СОБАКИ

М. Б. Тетяева

Физиологический институт им. акад. И. П. Павлова АН СССР и Научно-исследовательский институт им. П. Ф. Лесгафта

Приступая к данной работе, мы ставили себе целью выяснить ход восстановления секреторной и двигательной функции желудка в процессе регенерации блуждающего нерва.

Мы исходили из мысли, что между нервом и иннервируемым им органом существуют определенные взаимоотношения, которые обуславливают до известной степени ход развития функциональных особенностей. В силу этого функциональная реституция органа в процессе регенерации его нерва должна пройти через определенные стадии, отражающие в известной мере исторический ход развития этих функций.

Мы рассчитывали, что, наблюдая за восстановлением функций желудка в зависимости от хода регенерации нерва, мы получим факты, которые дадут возможность сопоставить ход регенерации нерва у высшего взрослого животного с ходом образования нервного прибора в процессе эволюции.

Предметом нашего наблюдения были периодические голодные движения желудка и секреция после мнимого кормления.

Перерезка одного блуждающего нерва не вызывала особых изменений в двигательной и секреторной деятельности желудка. Поэтому в дальнейшем данные, полученные на таких животных, служили исходным фоном для сравнения с работой желудка при обоих перерезанных нервах.

В нашем распоряжении имелось 7 собак, у которых были в два приема перерезаны и сшиты оба вагосимпатических ствола на шее. При таком вмешательстве, кроме ствола блуждающего нерва, перерезаются и симпатические волокна, идущие к органам шеи и головы, а также, в небольшом количестве, и волокна, идущие к желудку в стволе блуждающего нерва. Как было выяснено в специальном исследовании в лаборатории Орбели (Лепорский), выключение связи верхних шейных симпатических узлов с органами головы имеет лишь относительно кратковременное влияние на деятельность желудка, и поэтому нами специально не рассматривалось. Выключению симпатических волокон, идущих в стволе блуждающего нерва, мы также не придаем особого значения, поскольку основная масса симпатических волокон к желудку сохранена. В дальнейшем, говоря о перерезке блуждающего нерва, мы всюду подразумеваем перерезку вагосимпатического ствола. Первым

всегда перерезался правый нерв. Левый нерв перерезался у разных собак в разные сроки после перерезки правого нерва. Кроме того, собакам накладывалась фистула дна желудка и производилась эзофаготомия.

I. Секреция желудка после перерезки блуждающих нервов

1. Секреция после перерезки одного нерва (правого). Мнимое кормление (200 г сырого мяса) производилось в течение 5 мин. Через 6—10 мин. латентного периода, в отверстии фистульной трубки показывались первые капли сока с примесью слизи, а затем выделялся прозрачный сок, который мы собирали в течение 2—3 час. Максимум секреции падал на первые 30—45 мин. В ряде опытов мы определяли кислотность и переваривающую силу по Метту. Степень кислотности, а также переваривающая сила варьировали по разному у каждой собаки, но средние величины кислотности были близки между собой у всех собак и колебались от 0.38 до 0.48. Средние величины переваривающей силы равнялись 4.5—8.5 мм.

В некоторых имевших место случаях спонтанной секреции сока мнимое кормление повышало кислотность и содержание фермента, несмотря на значительную кислотность и высокую переваривающую силу сока до еды.

Из сказанного видно, что рефлекторная секреция у собак с одним перерезанным блуждающим нервом ничем не отличалась от рефлекторной секреции с интактными нервами, как это и отмечается в литературе (Санюцкий, 1892; Рабинкова, 1926; Скулов, 1937).

2. Секреция после перерезки второго нерва (левого). Из немногих имеющихся работ по регенерации блуждающего нерва после его перерезки на шее видно, что восстановление функций желудка не наступало, несмотря на весьма длительный срок, прошедший после перерезки нерва.

Так, Schäfer и Teiss (1916), раздражая периферический конец блуждающего нерва через 13 месяцев после перерезки, не получали двигательного эффекта ни на желудке, ни на пищевode. Рабинкова (1926), а также Чешков (1902) не наблюдали восстановления периодических движений, выпавших после перерезки обоих нервов, — первая через 16 месяцев, а второй через 19 месяцев.

Tuckett (1895, 1900) получил двигательный эффект на пищевode кролика только через 3 года после перерезки нерва. Юргенс (1892) на собаке, правда, получил секреторный эффект через 9 месяцев, но он перерезал п. п. vagi под диафрагмой.

На основании этого мы перерезали второй блуждающий нерв не раньше 1 года 4 месяцев после перерезки первого нерва.

Все собаки после второй перерезки быстро поправлялись и удовлетворительно справлялись с нарушениями дыхательной и сердечной деятельности, вызванными выпадением действия блуждающих нервов.

После перерезки второго нерва обращала на себя внимание непрерывная секреция натошак (16—20 час. после еды) сока и слизи кислой реакции. Сок был мутный и выделялся каплями, а слизь густая, кашицеобразная, грязнопесочного цвета, тянулась нитями. Ход секреции был хаотичный: в 15 сек. выделялось то меньше 1.0 мл, то больше 5.0 мл.

Мнимое кормление в большей части опытов нам приходилось производить на фоне такой непрерывной секреции. Бесспорный и давно установленный факт, что рефлекторная секреция отсутствует при перерезке обоих блуждающих нервов, подтвердился и на наших собаках.

Собаки жадно пожирали мясо при мнимом кормлении в течение 15 сек., но из желудочной фистулы выделялась слизь и мутный сок, так же как это было и до еды.

Остановимся более подробно на экспериментальных данных, полученных на собаке № 1 (Дружок), которая жила дольше всех наших собак без блуждающих нервов, а именно 6 лет 3 месяца 11 дней без правого нерва и 3 года 7 месяцев 24 дня без обоих нервов. Второй нерв был перерезан у этой собаки через 2 года 7 месяцев 18 дней после перерезки первого нерва.

Через 2 года 11 месяцев 15 дней после перерезки правого нерва и через 4 месяца жизни животного без п. п. vagorum мы впервые отметили, что непрерывная секретия затормозилась при мнимом кормлении. После 11 мин. покоя желез секретия сока и слизи возобновилась в прежних размерах. Через короткий промежуток времени мы снова получили от мнимого кормления торможение секретии, которое продолжалось 15 мин., а затем мнимое кормление почти каждый раз вызывало кратковременное торможение секретии.

Только через 3 года 23 дня после перерезки правого нерва и 5 месяцев 5 дней после перерезки левого нерва мы впервые получили от мнимого кормления небольшую рефлекторную секретцию. Начиная с этого момента, мнимая еда давала то рефлекторную секретцию, то торможение, то отсутствие эффекта. Но, начиная с 3 лет 10 месяцев 15 дней жизни без одного нерва и 1 года 2 месяцев 28 дней без обоих нервов, мы после каждого мнимого кормления получали рефлекторную секретцию.

Приводим табл. 1, где показаны опыты на собаке № 1 с положительным эффектом после каждого мнимого кормления. Мы приводим в таблице количество сока и слизи, которое выделялось за 1 час до еды и за 2 часа после еды.

Как видно из таблицы, рефлекторная секретия количественно не велика, но качество сока и слизи менялось, сок становился прозрачным, а слизь светлой, тягучей и выпадала комком из пробирки.

Таким образом, более ранняя стадия регенерации блуждающего нерва выражалась в торможении мнимым кормлением непрерывной секретии, и только позже, во вторую очередь, мнимое кормление вызывало секретцию сока; при этом на первых порах имелось чередование положительного эффекта с отсутствием эффекта.

Усиление торможения мы получили снова, когда наступил срок регенерации второго нерва. Через 2 года после перерезки второго нерва мнимое кормление снова стало давать, в большинстве случаев, только тормозный эффект без секреторного. Лишь через 3 года после перерезки второго нерва мнимое кормление вызывало опять каждый раз рефлекторную секретцию.

У двух из шести остальных собак явления регенерации отсутствовали. Это совпало с тем, что у этих двух собак нерв не был шит. Но у тех, у которых регенерация произошла, повторились те же стадии восстановления функций: сначала торможение секретии, затем возбуждение рефлекторной секретии. Эта последовательность показана в табл. 2.

В таблице приведены сроки появления того или иного эффекта от мнимого кормления в зависимости от времени, которое протекло после перерезки нервов. Заметим при этом, что рефлекторная секретия появилась через 3—4 года после перерезки первого нерва. Только у одной собаки (№ 3) первый случай появления рефлекторной секретии наблюдался через 2 года 3 месяца 5 дней после перерезки первого нерва.

К вопросу о ходе регенерации блуждающего нерва мы вернемся ниже, когда будем говорить о моторной деятельности желудка. Здесь же

Таблица 1

Секретция после минимого кормления

Собака № 1 без обоих блуждающих нервов

	Дата	Д о е д ы			Латентный период (в мин.)	П о с л е е д ы						количество за опыт			
		о д и н ч а с				п е р в ы й ч а с			в т о р о й ч а с						
		Сок	Слизь	Сумма		Сок	Слизь	Сумма	Сок	Слизь	Сумма	Сок	Слизь	Сумма	
Без правого нерва: 4 года 1 месяц — 4 года 5 месяцев	1935 г.														
Без обоих нервов: 1 год 5 месяцев — 1 год 9 месяцев	20 XI	0.6	0.3	0.9	11	12.0	9.9	21.9	5.8	3.8	9.6	17.8	13.7	31.5	
	22 XI	2.7	8.1	10.8	15	13.4	4.9	18.3	6.3	9.8	16.1	19.7	14.7	34.4	
	29 XI	1.8	5.3	7.1	15	7.3	1.7	9.0	10.3	5.7	16.0	17.6	7.4	25.0	
	10 XII	3.0	7.0	10.0	8	11.9	5.3	17.2	7.4	3.5	10.9	19.3	8.8	28.1	
	1936 г.														
	3 I	1.7	0.0	1.7	10	19.8	0.6	20.4	20.5	6.6	27.1	40.3	7.2	47.5	
	8 I	0.0	7.0	7.0	11	9.3	1.2	10.5	4.5	3.0	7.5	13.8	4.2	18.0	
	9 I	4.5	3.0	7.5	10	10.3	3.2	13.5	0.6	0.6	1.2	10.9	3.8	14.7	
	15 II	0.0	7.0	7.0	15	4.8	7.2	12.0	1.5	3.5	5.0	6.3	10.7	14.0	
	25 II	0.0	0.0	0.0	15	4.6	3.2	7.8	—	—	—	4.6	3.2	7.8	
	11 III	5.9	5.9	11.8	5	13.3	3.7	17.0	—	—	—	13.3	3.7	17.0	

Без правого нерва: 4 года 1 месяц — 4 года 5 месяцев
 Без обоих нервов: 1 год 5 месяцев — 1 год 9 месяцев

Таблица 2

Время появления положительного эффекта от мнимого кормления

№№ собак	Дата опыта	Перерезка правого нерва	Перерезка левого нерва	Характер эффекта	Примечание
1	26 IX 1934 31 X 1934 23 VIII 1935	2 г. 11 м. 15 дн. 3 г. 23 дн. 3 г. 10 м. 13 дн.	4 м. 5 м. 5 дн. 1 г. 2 м. 28 дн.	Первое появление торможения непрерывной секреции Первое появление рефлекторной секреции Рефлекторная секреция после каждого мнимого кормления	Между 31 X 1934 и 23 VIII 1935 г. чередование наличия эффекта и отсутствия его
2	9 VI 1937 7 VII 1938	4 г. 1 м. 1 д. 5 л. 2 м.	7 дн. 1 г. 1 м. 5 дн.	Эффект от мнимого кормления отсутствовал	Нерв не был шит
3	22 IV 1931 17 V 1931	2 г. 3 м. 5 дн. 2 г. 4 м.	4 м. 4 м. 25 дн.	Слабая рефлекторная секреция	Между этими датами чередование положительного секреторного эффекта, торможения и отсутствия эффекта
4	20 V 1940 10 VII 1940	4 г. 1 м. 16 дн. 4 г. 3 м. 7 дн.	6 дн. 1 м. 27 дн.	Чередование торможения, рефлекторной секреции и отсутствия эффекта	
5	22 IX 1940 4 XII 1940 23 I 1941	4 г. 5 м. 8 дн. 4 г. 7 м. 19 дн. 4 г. 9 м. 9 дн.	3 м. 20 дн. 6 м. 2 дн. 7 м. 21 дн.	Первое появление торможения Первое появление рефлекторной секреции Рефлекторная секреция после каждого мнимого кормления	
6	9 VI 1937 13 VIII 1937	4 г. 3 м. 9 дн. 4 г. 4 м. 13 дн.	7 дн. 2 м. 11 дн.	Эффект от мнимого кормления отсутствует	Нерв не был шит
7	19 XII 1939 10 VII 1940	2 г. 10 м. 17 дн. 3 г. 5 м. 8 дн.	1 г. 6 м. 11 дн. 2 г. 1 м. 2 дн.	Первое появление торможения от мнимого кормления Первое появление рефлекторной секреции от мнимого кормления	

мы хотим обратить внимание на некоторые другие моменты, характеризующие значение блуждающего нерва и выявившиеся в ходе его регенерации.

И. П. Павлов (1946), говоря о значении латентного периода желудочной секреции при мнимом кормлении, высказал предположение, что он является выражением тормозного действия блуждающего нерва. В литературе, наряду с этим, имеются взгляды, которые оценивают латентный период как время, необходимое для возбуждения центральных ядер блуждающего нерва или возбуждения на периферии желез желудка. Но мы на известном этапе регенерации получили стадию торможения секреции без последующего ее возбуждения, а это опровергает взгляд

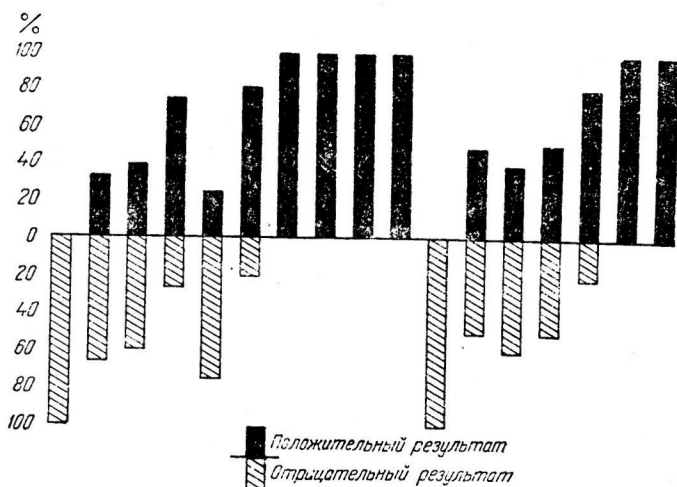


Рис. 1. Желудочная секреция пустого желудка собаки № 1 после перерезки обоих блуждающих нервов. По оси ординат — количество положительных и отрицательных опытов в % к общему количеству за данный период времени. Каждый столбик соответствует периоду в 2—3 месяца.

на латентный период как на время, необходимое для возникновения возбуждения, и подтверждает правильность предположения, высказанного И. П. Павловым.

Далее очень отчетливо выступает в наших опытах значение блуждающего нерва как нерва трофического (табл. 3).

Сравнение переваривающей силы смеси сока и слизи, полученной натошак у собак с одним перерезанным нервом, с переваривающей силой сока, после перерезки второго нерва, не обнаруживает значительной разницы в количестве фермента. Мнимое кормление собак без блуждающих нервов до наступления регенерации также не вызывало увеличения ферментативной силы сока. Но как только мнимое кормление начало вызывать рефлекторную секрецию, т. е. как только начинали регенерировать волокна блуждающего нерва, так одновременно повышалась и ферментативная сила смеси сока и слизи.

Затем наши данные проливают некоторый свет и на вопрос о блуждающем нерве как слизегонном нерве.

Ушаков (1896) в острых опытах при раздражении блуждающего нерва получал секрецию слизи. В связи с этим он находил, что в блуждающем нерве имеются специальные слизегонные волокна. Савич (1922) вызывал секрецию слизи (без сока) из желудка собаки с перерезанным пищеводом тем, что всыпал ей песок в рот, т. е. секрецию слизи на

Таблица 3

Переваривающая сила сока и слизи желудка
Среднее из всех опытов (в мм белковой палочки)

№№ собак	Секретия натошак					
	Перерезан правый нерв			Перерезаны оба нерва		
	Миним.	Макс.	Средн.	Миним.	Макс.	Средн.
1		Не определялось		1.0	5.5	3.7
2	0.5	5.0	2.4	0.5	5.5	2.6
3		Не определялось			Не определялось	
4	0.5	5.0	3.2	1.0	4.0	2.6
5	0.6	3.8	2.7	1.0	4.8	3.1
6	0.6	4.5	3.0	3.0	3.0	3.0
7	0.5	6.0	3.9	1.0	6.5	3.0

№№ собак	Секретия при мнимом кормлении											
	Перерезан правый нерв						Перерезаны оба нерва					
	до еды			после еды			до еды			после еды		
	Миним.	Макс.	Средн.	Миним.	Макс.	Средн.	Миним.	Макс.	Средн.	Миним.	Макс.	Средн.
1		Не определялось					0.5	12.0	4.6	1.5	15.0	6.8
2	Отсутствие секреции			4.0	7.5	6.4	2.0	5.0	3.1	2.0	5.0	3.2
3		Не определялось						Не определялось				
4	0.0	2.5	2.5	4.5	15.0	8.5	0.5	4.5	2.3	0.5	13.0	5.4
5	0.0	2.5	2.5	4.5	5.5	5.2	1.0	4.8	2.3	1.0	5.0	3.2
6	Отсутствие секреции			4.8	5.3	5.0	3.0	5.5	4.3	3.0	3.8	3.4
7	0.0	2.5	4.5	6.0	7.5	7.0	2.0	4.5	3.1	2.0	5.6	3.8

отвергаемое вещество получал рефлекторно. В своей статье Савич высказывает предположение, что имеются два вида слизи: слизь, выделяемая клетками эпителия желез, и слизь, выделяемая главными клетками желудка при участии блуждающего нерва.

В наших опытах, как мы уже указывали, после перерезки блуждающих нервов выделялось большое количество слизи. По мере регенерации нерва секретия слизи уменьшалась. Это показывает, что блуждающий нерв производит тормозное действие и на секретцию слизи (табл. 4).

Но в нерве имеются также волокна, возбуждающие секретцию слизи. Так, при мнимом кормлении, в некоторых опытах на определенном этапе регенерации вместо сока выделялась светлая прозрачная слизь. В других случаях мутный сок или темная густая слизь после мнимого кор-

Таблица 4

Собака № 1

Секреция сока и слизи натошак после перерезки обоих блуждающих нервов

Средние величины из всех опытов

Периоды	Сок	Слизь	Сумма	Примечание
I	17.2	14.9	32.1	Деление на периоды соответствует стадиям регенерации нерва, характеризующимся тем или иным состоянием двигательной деятельности желудка.
II	11.9	40.2	52.1	
III	32.0	28.6	60.6	
IV	16.7	24.4	41.1	
V	14.0	23.2	37.2	

мления сменялись прозрачным соком с примесью прозрачной слизи, в небольшом количестве. Но уже через 1—2 час. после мнимого кормления снова начинала отделяться слизь такого же качества, как до еды. Эти факты подтверждают, во-первых, наличие двух видов слизи и, во-вторых, что секреция прозрачной слизи вызывается импульсами, передаваемыми через блуждающий нерв, трофическое значение которого здесь ясно выступает. Этим самым предположение Савича подтверждается.

II. Периодические движения желудка после перерезки блуждающих нервов

Переходим к вопросу о влиянии блуждающих нервов на периодические голодные движения желудка.

Движения желудка регистрировались на барабане при помощи мареевской капсулы, соединенной с водяным манометром и резиновым пальцем, вставленным в желудок через фистулу.

Все авторы, наблюдавшие голодные периодические движения желудка, отмечают однообразие периодических движений в отношении длительности периодов работы и покоя, характера сокращений и длительности промежутков между отдельными сокращениями (Эдельман, 1906; Кацнельсон, 1904; Чешков, 1902; Болдырев, 1904; Carlson, 1916; Anitschkow, 1924; Рабинкова, 1926; Nechoroshev, 1929, и др.). То же получали и мы после перерезки первого нерва.

После перерезки второго блуждающего нерва периодические движения желудка на длительное время нарушались. В течение 5—6 час. наблюдения желудок либо оставался в покое, либо непрерывно сокращался. Промежутки между сокращениями были различной длительности. Но по мере регенерации блуждающего нерва периодические движения постепенно восстанавливались в определенной последовательности. Мы приводим более подробные данные, полученные на собаке № 1 (Дружок), которая жила дольше других собак.

По характеру двигательной работы пустого желудка без обоих блуждающих нервов мы могли установить пять периодов.

I период. 2 г. 7 м. 23 дн. — 2 г. 9 м. без правого нерва, 4 дн. — 1 м. 12 дн. без обоих нервов.

В этом периоде желудок оставался в покое в течение всего опыта продолжительностью в 5—6 час. Лишь время-от-времени на ленте была видна мелкая волнистость и отдельные сокращения тонического характера.

II период. 2 г. 11 м. 15 дн.—3 г. 2 м. 23 дн. без правого нерва, 3 м. 27 дн.—7 м. без обоих нервов.

На этом отрезке времени впервые появились длительные непрерывные сокращения. Сокращения, как правило, начинались не с начала опыта, но спустя 2—3 час. и в течение опыта, длящегося 5—6 час., не заканчивались. Эти сокращения отличались от нормальных периодических сокращений желудка не только отсутствием правильной периодичности, но также характером каждого отдельного сокращения. Преобладали однообразные одиночные сокращения, значительно более слабые, чем они были до перерезки второго нерва. Ближе к концу этого периода появились непрерывные сокращения сериями, по два-три движения в серии. Промежутки между отдельными сериями были различной длительности. Но вместе с тем, в преобладающем числе опытов желудок оставался в покое в течение всего опыта.

III период. 3 г. 3 м. 7 дн.—3 г. 10 м. 15 дн. без правого нерва, 7 м. 20 дн.—1 г. 2 м. 28 дн. без обоих нервов.

В третьем периоде безвагусной жизни животного наиболее резко была выражена усиленная двигательная деятельность пустого желудка. Сокращения шли сериями по 2—3, а иногда по 4 сокращения в серии. Наряду с этим, в значительном числе опытов желудок оставался в покое. Ближе к концу этого периода были два случая периодических сокращений, хотя и не типичных для нормального желудка. Один из них скорее должен быть отнесен к опытам с непрерывными движениями, тогда как другой—к опытам с покоем желудка.

IV период. 4 г. 1 м. 12 дн.—5 л. 4 м. 1 д. без правого нерва, 1 г. 5 м. 25 дн.—2 г. 8 м. 14 дн. без обоих нервов.

Отличительной чертой этого периода являлось торможение непрерывных движений и преобладание периодических движений. Периоды работы были короткие, иногда состояли всего из нескольких сокращений. В одном и том же опыте один период работы не походил на другой. Паузы между периодами работы были различной длительности. Стереотипность, свойственная нормальным периодическим движениям, отсутствовала. В меньшем количестве случаев были опыты как с непрерывными движениями, так и с полным покоем желудка.

V период. 5 л. 5 м 3 дн.—6 л. 3 м. 11 дн. без правого нерва, 2 г. 9 м. 16 дн.—3 г. 7 м. 24 дн. без обоих нервов.

В течение этого периода движения желудка носили периодический характер; только в одном случае движения были непрерывны, и в одном случае желудок оставался в покое. Мы должны подчеркнуть, что наше деление на 5 периодов является в известной степени условным. В действительности переход от покоя желудка через непрерывные движения к периодическим совершался постепенно.

На рис. 2—7 приводим примеры записи движений голодного желудка у собаки № 1, взятые из разных периодов (читать кривые слева направо и снизу вверх. Отметка времени—1 мин.).

У остальных собак периодические движения в той или иной мере также были нарушены.

Приводим рис. 8 и табл. 5, из которых видно, что преобладание того или иного состояния желудка (покой, непрерывные или периодические движения) зависит от хода регенерации нерва.

Необходимо отметить, что вновь появившиеся периодические движения и у этих собак были далеко не стереотипны как в отношении характера, так и силы сокращений.

Как видно из табл. 5, исключением является собака № 7 (Вайт). В первом периоде после перерезки второго нерва, продолжавшемся 3 недели, движения желудка усилились и голодные периодические дви-

жения сохранились, хотя стали неправильными. Только постепенно сокращения стали ослабевать и к 3 годам без одного нерва и 1 году 8 месяцам без обоих нервов периоды работы стали короткими, а периоды покоя длинными. В некоторых опытах движения отсутствовали вовсе. Собака — молодой самец сеттер, очень возбудимый, до перерезки второго нерва имел усиленную деятельность желудка: периоды работы были

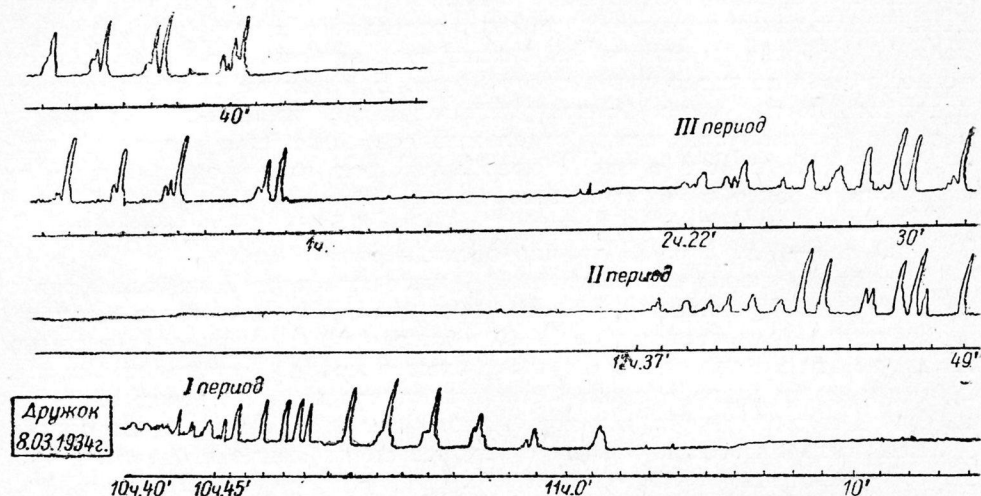


Рис. 2. Периодические движения после перерезки одного блуждающего нерва — 3 правильных периода (I—III). Опыт 8 III 1934.

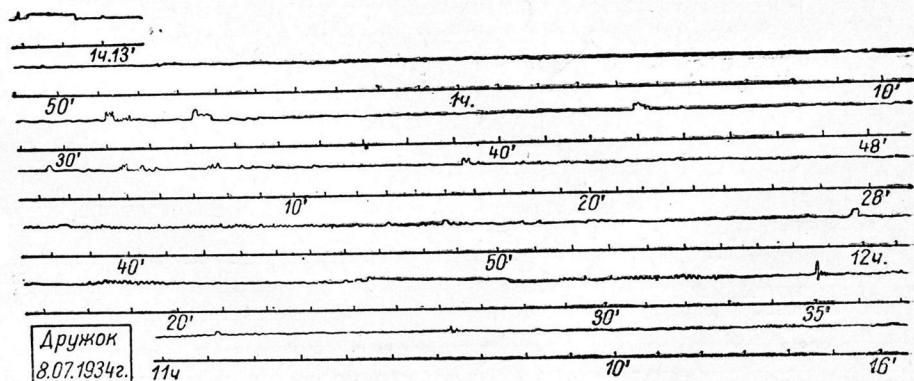


Рис. 3. I период после перерезки второго блуждающего нерва — покой желудка. Опыт 8 VII 1934.

длительными, полного покоя между периодами движений не было; часто наблюдалась спонтанная секреция, которая не тормозилась мнимым кормлением. Очевидно, тормозное влияние блуждающего нерва было слабым в норме и перерезка нервов не отразилась значительно на двигательной деятельности желудка. Только регенерирующие волокна ослабляли и даже иногда нацело тормозили движения желудка. На этой собаке с особой очевидностью подтвердился наш тезис, что более ранней функцией нерва является торможение.

Если мы сопоставим табл. 2, где показано время появления рефлексоторной секреции, с рис. 8, где приведено время регенерации по периодам в зависимости от преобладания характера двигательной деятельности

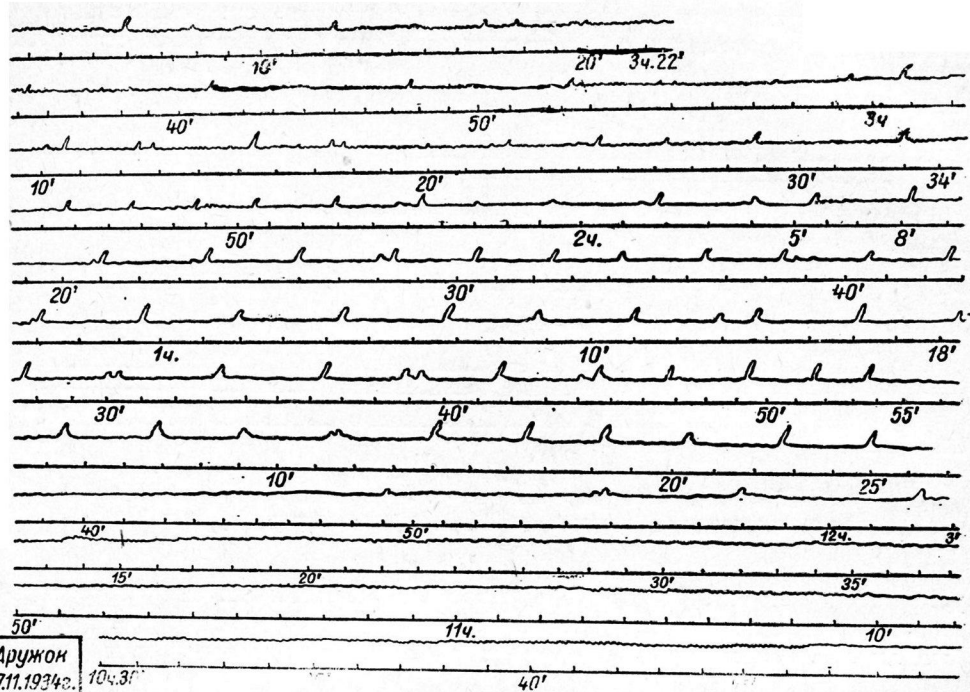


Рис. 4. II период после перерезки второго блуждающего нерва. Слабые непрерывные движения. Опыт 17 XI 1934.

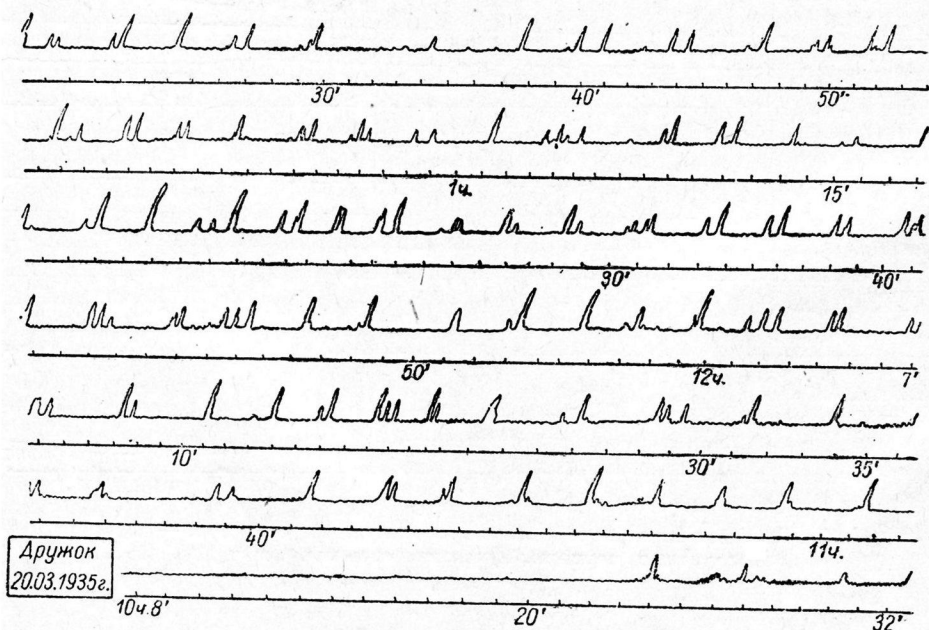


Рис. 5. III период после перерезки второго блуждающего нерва. Сильные непрерывные движения. Опыт 20 III 1935.

желудка, то можно видеть, что регенерация секреторных и двигательных волокон идет почти параллельно. У одних собак немного раньше восстанавливаются периодические движения, а затем рефлексорная секреция,

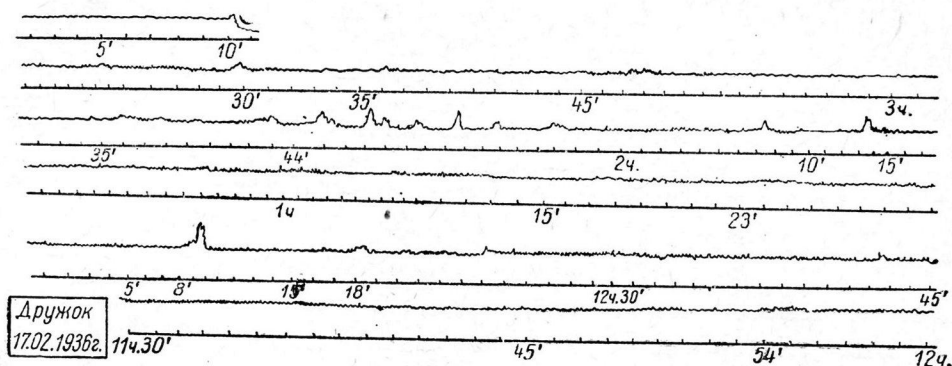


Рис. 6. IV период после перерезки второго блуждающего нерва. Слабые периодические движения — торможение непрерывных движений. Опыт 17 II 1936.

у других наоборот. Но поскольку вообще в начальных стадиях регенерации положительный эффект не постоянен, трудно точно установить, был ли на данном отрезке времени только двигательный или только

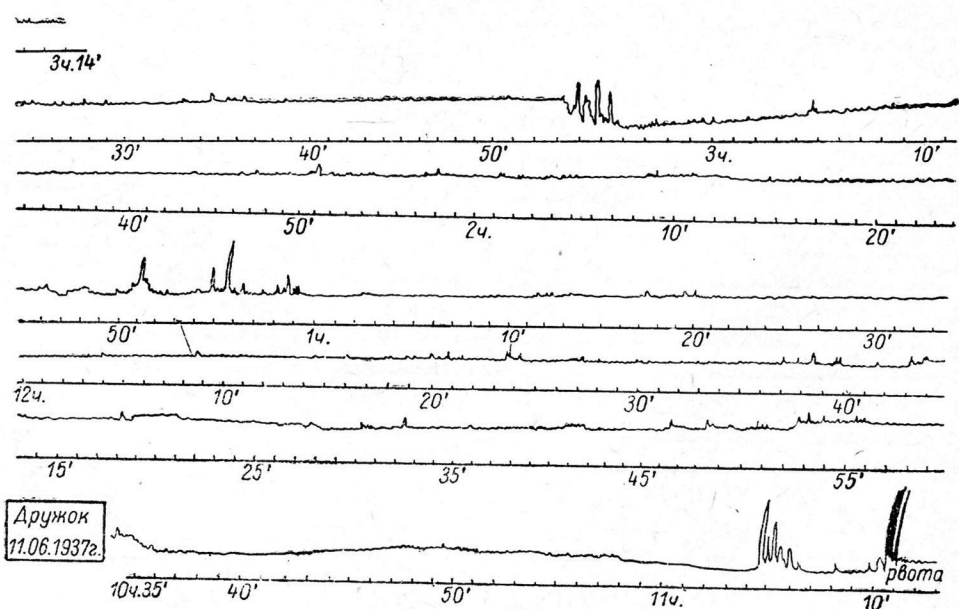


рис. 7. V период после перерезки второго блуждающего нерва — короткие, но определенные периоды. Движения сильные. Опыт 11 VI 1937.

секреторный положительный эффект. Во всяком случае, в той стадии Регенерации, когда мнимое кормление давало каждый раз положительный секреторный эффект, движения желудка имели преимущественно периодический характер.

На основании приведенных данных мы вправе сделать вывод, что регенерация блуждающего нерва во всех случаях наблюдения идет по вполне определенному пути.

Данный ход реституции двигательной и секреторной функций воспроизводит в основном те же стадии, которые прошел пищеварительный тракт на том этапе филогенетического развития, который связан был с возникновением нервного аппарата регуляции.

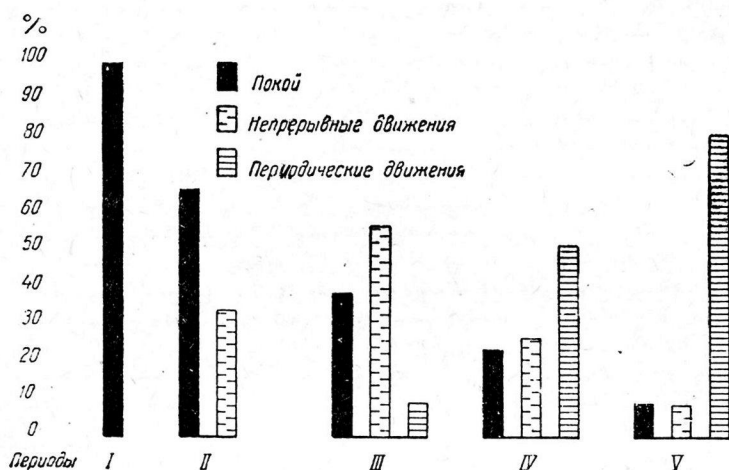


Рис. 8. Собака № 1. Движения желудка после перерезки обоих блуждающих нервов. Покой, непрерывные и периодические движения (% к общему числу опытов за данный период).

Таблица 5¹

Двигательная активность желудка в различные периоды после перерезки нерва

	С о б а к и															
	№ 1					№ 2			№ 3	№ 4	№ 5	№ 6	№ 7			
	П е р и о д ы															
	I	II	III	IV	V	I	II	III	I	II	I	I	II	I	I	II
Покой . . .	100	67	37	22	9	72	23	—	100	26	12	60	—	12	—	34
Непрерывные сокращения	—	33	55	26	9	28	77	63	—	37	12	—	13	—	40	9
Периодические сокращения	—	—	8	52	82	—	—	37	—	37	76	40	87	88	60	57

¹ Цифры показывают количество опытов (в % к общему их числу за данный период), в которых наблюдалось то или иное состояние желудка.

В своей статье „Вопросы эволюционной физиологии“ акад. Л. А. Орбели (1939) пишет:

„Связь сократительных элементов с нервным прибором проходит определенный путь... На многих примерах мышечной ткани у примитивных форм животных мы видим, что всегда работа сократительных органов и тканей осуществляется автоматически, под влиянием местной химической среды, а со стороны иннервирующего нервного прибора происходит только регуляция автоматизма, вызванного химическими раздражителями. Эта регуляция... направлена в сторону усиления или ослабления учащения или замедления тех сократительных реакций, которые автоматически протекают под влиянием химических условий внешней среды.

„Но по мере того как сократительная ткань в своем процессе развития усложняется и совершенствуется, мы обнаруживаем, что некоторые из этих регулирующих нервных приборов приобретают новые свойства. Именно: обычно те нервные приборы, которые в своей регуляторной стадии носят не возбуждающий, не усиливающий, а тормозный, ослабляющий деятельность характер, постепенно все больше углубляют свое тормозящее влияние и, в конце-концов, приводят ткань к тому, что она перестает реагировать на окружающую химическую среду.

„В конце-концов мы видим полное подавление автоматизма. Вместе с тем, тот самый нерв, который сначала только проявлял регулирующее влияние, который потом стал противником автоматизма..., начинает передавать импульсы нового характера, и мы получаем тот иннервационный аппарат, который, по предположению Павлова, мы называем функциональным нервным прибором“.

В самом деле, у наших собак, не считая первого периода преобладания покоя, о котором будет сказано ниже, мы имеем стадию, в которой отсутствует влияние блуждающих нервов и которая характерна непрерывными движениями, возникающими под влиянием химических факторов. Это состояние продолжается длительное время, пока не начинается регенерация нерва. Первые этапы регенерации характерны торможением двигательного автоматизма. Непрерывные движения желудка сменяются его покоем. Покой желудка только временами прерывается серией кратковременных сокращений в форме слабых периодов движения. По мере дальнейшей регенерации нерва, сокращения повышаются в силе в связи с восстановлением двигательных функций нерва, но торможение автоматических движений остается его основной функцией.

Ход восстановления секреторных волокон блуждающего нерва повторяет те же этапы. Перерезка нервов влечет за собой наступление, наряду с непрерывным движением, непрерывной секреции, наподобие паралитической секреции слюнных желез после перерезки *chordae thympani*. Первым проявлением регенерации блуждающего нерва является торможение этой непрерывной секреции мнимым кормлением. Только в дальнейшем ходе регенерации мнимое кормление начинает вызывать рефлекторную секрецию. Наряду с появлением рефлекторной секреции усиливается также содержание фермента.

Таким образом, в процессе регенерации отчетливо выявляется значение блуждающего нерва для желудка, как нерва тормозного и трофического.

Что касается наступления покоя в первом периоде после перерезки второго нерва, то, по нашему мнению, состояние покоя в данном случае является результатом тормозного действия симпатической системы, так как при производившейся нами перерезке основная масса симпатических волокон, идущих к желудку, сохранялась.

Регуляторная функция симпатической нервной системы состоит в стабилизации работы внутренних органов (Орбели). В данном случае, когда влияние блуждающих нервов выключено, симпатический нерв тормозит движение желудка. Однако с течением времени наступает освобождение периферического автоматизма от этого торможения.

То же тормозное влияние симпатического нерва мы видим и на секреторной деятельности желудка. Непрерывная секреция слабее в первом периоде после перерезки нервов. Она усиливается в следующем и снова уменьшается в связи с возрастанием тормозного влияния регенерирующих волокон блуждающего нерва. Но полного прекращения непрерывной секреции мы не наблюдали.

Наличие параллелизма хода регенерации блуждающего нерва в индивидуальной жизни и хода развития функций нервной системы в процессе эволюции наводит нас на предположение, что тормозное влияние блуждающего нерва на более ранней стадии регенерации зависит не от регенерации специально тормозных волокон, а представляет собой первую тормозную „эпоху“ подчинения эфектора нервному влиянию, как это имеет место в случае соматического нервно-мышечного прибора.

Итак, на примере секреторной и моторной деятельности желудка мы еще раз экспериментально подтверждаем плодотворность применения эволюционного принципа для понимания наличных функциональных отношений.

ВЫВОДЫ

1. Перерезка одного блуждающего нерва на шее у собаки не нарушает ни секреторной функции желудка, ни периодических движений.

2. Перерезка второго нерва на шее вызывает непрерывную спонтанную секрецию мутного сока и густой темного цвета слизи кислой реакции. Мнимое кормление не возбуждает рефлекторного сокоотделения.

3. Периодические движения после перерезки второго нерва пропадают и наступает состояние усиленной двигательной деятельности желудка, состоящей из непрерывных, более или менее однообразных сокращений.

4. Восстановление нормальной секреторной и двигательной деятельности желудка, благодаря регенерации нерва, начинается приблизительно через 3 года после перерезки и сшивания нерва.

5. Ход восстановления нормальных функций желудка имеет вполне определенный характер: первый период характеризуется торможением непрерывной секреции и непрерывных движений; во втором периоде мнимое кормление вызывает рефлекторную секрецию, а движения желудка приобретают характер периодических движений.

6. Ход регенерации блуждающего нерва повторяет ход эволюции нервного механизма в его историческом развитии, подтверждая этим правильность эволюционной концепции Орбели о развитии нервного прибора у высших животных.

ЛИТЕРАТУРА

- Болдырев В. Н. Периодическая работа пищеварительного аппарата при пустом желудке. Дисс., 1904.
Кацнельсон Л. З. Нормальная и патологическая рефлекторная возбудимость слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки. Дисс., 1904.
Орбели Л. А., Архив биол. наук, 67, 43, 1939.
Орбели Л. А., Лекции, читанные в ВМА, 1945.]

- Павлов И. П., Труды, II, 36 и 256, 1946.
Рабинкова Л. М., Русск. физиол. журн., 9, 241, 1926.
Саноцкий А. С. Возбудители отделения желудочного сока. Дисс., 1892.
Савич В. В., Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 5, 45, 1922.
Скулов Д. К., Архив биол. наук, 46, 83, 1937.
Ушаков В. Г. К вопросу о влиянии блуждающих нервов на отделение желудочного сока у собаки. Дисс., 1896.
Чешков А. М. Год семь месяцев жизни собаки после одновременного иссечения обоих блуждающих нервов на шее. Дисс., 1902.
Эдельман И. У. Движение желудка и переход содержимого из желудка в кишки. Дисс., 1906.
Юргенс Н. П. О состоянии пищеварительного канала при хроническом параличе блуждающих нервов. Дисс., 1892.
Anitschkow S. W. Zschr. f. d. gesamm. exper. Med., 42, 405, 1924.
Carlson A. The Control of Hunger in Health and Diseases, 1916.
Nechoroshev N. P., Zschr. f. d. gesamm. exper. Med., 64, 1929.
Schäfer E. u. H. Teiss, Quart. J. Physiol., 9, 329, 1916.
Tuckett Th., J. Physiol., 19, 267, 1895; 25, 303, 1900.
-

АДАПТАЦИОННО-ТРОФИЧЕСКОЕ ВЛИЯНИЕ СИМПАТИЧЕСКОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ НА ЖЕЛЕЗИСТЫЕ ОРГАНЫ

Г. В. Фольбо́рт

Киев

Исследования школы Л. А. Орбели по адаптационно-трофической функции симпатической нервной системы широко известны.

В этом учении впервые со всей свойственной Орбели широтой охвата и глубиной понимания разработаны представления о физиологической роли симпатического отдела нервной системы, до того в основном изученного лишь с морфологических позиций.

Это учение охватило почти все функции организма. Однако в меньшей степени эти вопросы подверглись экспериментальной разработке в отношении секреторных процессов. А как мне кажется, именно под таким углом зрения секреторная ткань представляет особый интерес. Эту мысль неоднократно выражал Иван Петрович Павлов. Так, например, в своем выступлении на V Пироговском съезде врачей в 1894 г., говоря о необходимости для фармаколога изучать вещества, влияющие на процессы восстановления органов, он сказал следующее: „В особенности различные представители железистой ткани, работа которой так резко отражается на микроскопической картине и точно выражается в продуктах и составе органа, могли бы служить объектом для таких исследований“.

На основании проведенного нами большого комплекса работ по физиологии процессов истощения и восстановления, мы можем полностью подтвердить справедливость слов И. П. Павлова. Действительно, каждая порция секрета железистой ткани точно и полно отражает состояние вырабатывающей его ткани в момент взятия порции секрета. Слюнная железа дала нам возможность следить во времени за изменением состояния ее работоспособности и установить определенные закономерности, которыми связаны между собою процессы истощения и восстановления, закономерности, которые не могли попасть в поле зрения исследователей, работавших на других объектах.

Изучая эти процессы на железистой ткани, мы, конечно, не могли не заинтересоваться и влиянием на них симпатической нервной системы, особенно с точки зрения учения Орбели об адаптационно-трофическом действии этих нервов. В этой статье мы и намерены представить ряд наших данных, касающихся влияния симпатической системы на железистые органы. Приводимый ниже материал, отчасти уже опубликованный, имеет непосредственное отношение к вопросу о влиянии симпатической системы и, как нам кажется, очень убедительно подтверждает взгляды, высказанные и отстаиваемые Л. А. Орбели.

Прежде всего, мы выработали методы, дающие нам возможность в хроническом опыте следить за процессами истощения и восстановления, и установили кривую нормального развития этих двух процессов. После этого был установлен ряд закономерностей, которым подчиняются эти процессы при разной длительности и интенсивности деятельности слюнных желез. В настоящее время мы могли убедиться в том, что установленные нами явления повторяются и при деятельности других желез, а также мышечной и нервной системы, и поэтому они должны быть признаны более или менее общими закономерностями.

В отношении специального вопроса о влиянии симпатической нервной системы на процесс секреции и на развитие процессов истощения и восстановления в секреторной ткани мы имеем следующий материал.

Острые опыты Алексенцевой (1938, 1939) сводились к тому, что у собаки под амиталовым наркозом или после перерезки спинного мозга при искусственном дыхании производилась длительная ритмическая

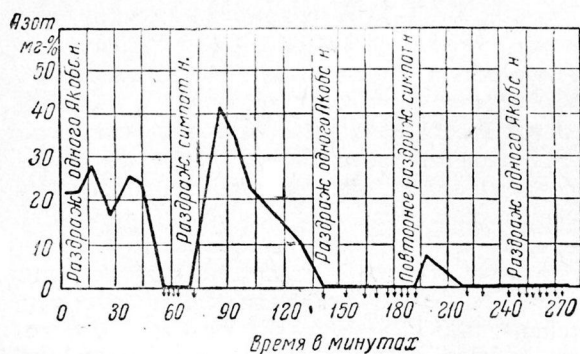


Рис. 1. Изменение концентрации азота в слюне околоушной железы. Острый опыт. На фоне постоянной секреции от раздражения яacobsoнова нерва два раза присоединяется раздражение симпатического нерва на шее. Стрелочки под нулевой линией показаны исследованные порции слюны, не содержащие азота.

Интересно то, что концентрация азота повышается даже в тех случаях, когда железа настолько истощена, что дает слюну, совершенно не содержащую белка.

На подчелюстной слюнной железе влияние раздражения симпатического нерва изучала Приходькова (1939). На фоне секреции от постоянного раздражения хорды она присоединяла раздражение шейного симпатического нерва; в слюне определялся плотный остаток с разделением его на органические и неорганические вещества. Как видно из кривой, приведенной на рис. 2, раздражение симпатикуса всегда вызывает резкий подъем концентрации органического вещества, часто даже с понижением неорганических веществ.

В данном случае мы имеем яркий пример специфического трофического воздействия в смысле Гейденгайна. Дальше Приходьковой удалось показать, что это трофическое действие, вызываемое электрическим раздражением шейного симпатического нерва, имеет свой оптимум и пессимум силы и частоты раздражения. Соответствующие данные на кривой показывают, что оптимум ритма лежит около 30 ударов индукционного тока в секунду. Как видно, и это трофическое действие симпатического нерва, изменяющее работоспособность ткани, тоже оказалось подчиненным закону оптимума и пессимума Введенского.

тетанизация яacobsoнова нерва и временами к этому раздражению присоединялось раздражение симпатического нерва на шее. В этой части наша постановка опыта копировала опыты Гейденгайна, но в качестве показателя концентрации слюны в опытах на околоушной железе мы пользовались количеством азота, а не плотным остатком. Рис. 1 дает кривую такого опыта.

Как видно на приведенной кривой, за каждым раздражением симпатического нерва следует повышение концентрации азота.

Развитие процесса истощения в околоушной железе в зависимости от деятельности симпатической нервной системы в остром и хроническом опыте изучала Алексенцева (1939).

В острых опытах с самого начала перерезался симпатический нерв одной стороны, после чего приступали к длительному раздражению обоих яacobсоновых нервов. Рис. 3 дает кривую такого опыта.

Как показывает кривая, на десимпатизированной стороне падение концентрации азота идет крайне стремительно; 10-я порция уже совершенно не содержит азота, тогда как нормальная сторона в течение 6 часов раздражения дала 39 порций, содержащих азот.

Хронические опыты велись на собаках с двусторонними фистулами околоушных желез. Работами Слярова (1932) установлено, что в норме обе околоушные железы работают совершенно одинаково и одна вполне может служить контролем другой. Как видно из кривой на рис. 4, у собаки Черная (Алексенцева) левая железа давала в норме слюну с несколько меньшей концентрацией азота, чем правая. Истощение до полного исчезновения азота в слюне развивалось на левой железе за 75 мин., а на правой за 90 мин. После десимпатизации правой железы (экстирпация правого верхнего шейного и звездчатого узлов) полное истощение ее развивалось уже за 40 мин., — левая железа, как и до операции, в течение 75 мин. давала слюну, содержащую азот. Из кривых истощения, представленных на рис. 5, видно, что эта истощаемость десимпатизированной железы осталась стационарной в течение более года, пока велись опыты на этом животном.

Диаграмма рис. 5 представляет процесс восстановления у нормальной и десимпатизированной железы после истощающей секреции. Как видно, время восстановления до своей нормы у десимпатизированной железы не больше, чем у нормальной, но следует принять во внимание, что эта норма значительно ниже, чем у желез с сохраненной симпатической иннервацией. На основании целого ряда опытов, мы можем еще добавить, что на десимпатизированной железе после восстановления состояние нестойкой восстановленности, согласно нашему пониманию, держится значительно дольше, чем в норме; очевидно задерживается процесс упрочнения восстановленного состояния.

Весь приведенный материал указывает нам на то, что симпатическая система действительно обладает трофическим влиянием по отношению к железистой ткани, но разобранные случаи касаются трофического влияния в том смысле, как это понимал Гейденгайн. Дальше мы приводим опыты, которые показывают, что это влияние симпатикуса не является просто возбуждением трофических процессов, но что оно

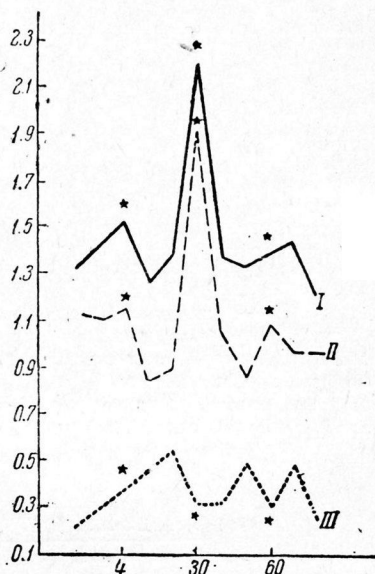


Рис. 2. Плотный остаток в слюне подчелюстной слюнной железы. Острый опыт. На фоне постоянной секреции от однообразного слабого раздражения хорды 3 раза присоединяется раздражение симпатического нерва на шее. Раздражение симпатического нерва обозначено звездочками. По оси ординат (в %): I — плотный остаток, II — органические вещества, III — зола. По оси абсцисс — отдельные порции слюны; указан ритм раздражения симпатического нерва в секунду.

является строго регуляторной функцией, поддерживающей тонус функциональной способности ткани на определенной высоте, соответствующую

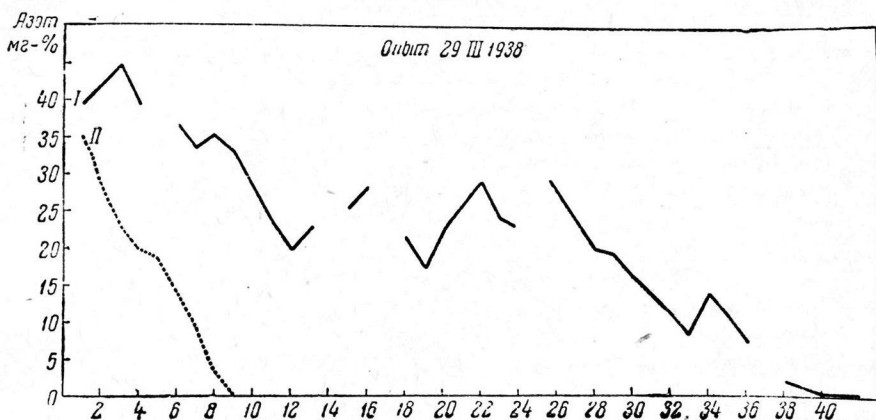


Рис. 3. Изменение концентрации азота в слюне околоушной железы. Острый опыт. Длительное раздражение обоих яacobсоновых нервов. Перед началом опыта перерезан один симпатический нерв на шее. По оси абсцисс — номера порций, получаемых за 3 мин.; I — нормальная железа; II — десимпатизированная железа. Порции от 10-й до 41-й из десимпатизированной железы совершенно не содержали азота. Пропуски на кривой нормальной железы — порции, анализ которых не был окончен.

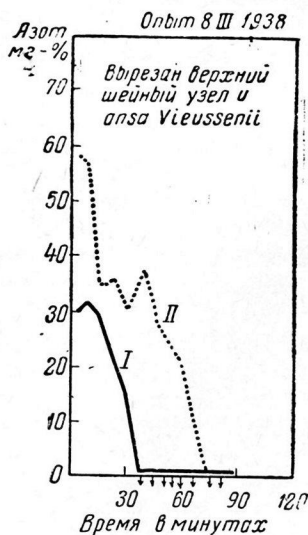
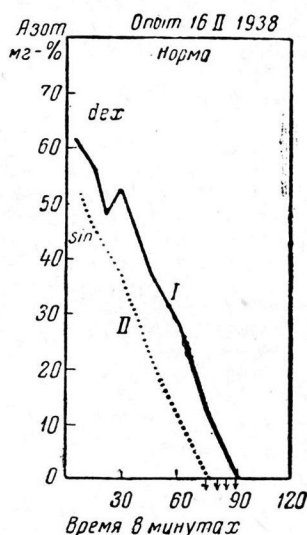


Рис. 4. Хронический опыт. Собака с двусторонними фистулами околоушных желез. Возбуждение секреции длительным кормлением сухарем. I — слюна из правой околоушной железы; II — слюна левой околоушной железы. Стрелки под кривой — порции, не содержащие азота. Десимпатизирована левая железа, дававшая в норме более высокую концентрацию азота.

щей данным физиологическим условиям, т. е. что оно является именно адаптационно-трофическим влиянием в том смысле, как это понятие выработано школой Орбели.

На подчелюстной слюнной железе соответствующие опыты были проведены покойным сотрудником нашей лаборатории Ю. И. Холодным (1941). Когда мы ставим наши обычные опыты с истощением слюнных желез, мы собираем порции слюны по 3 мин. и их исследуем.

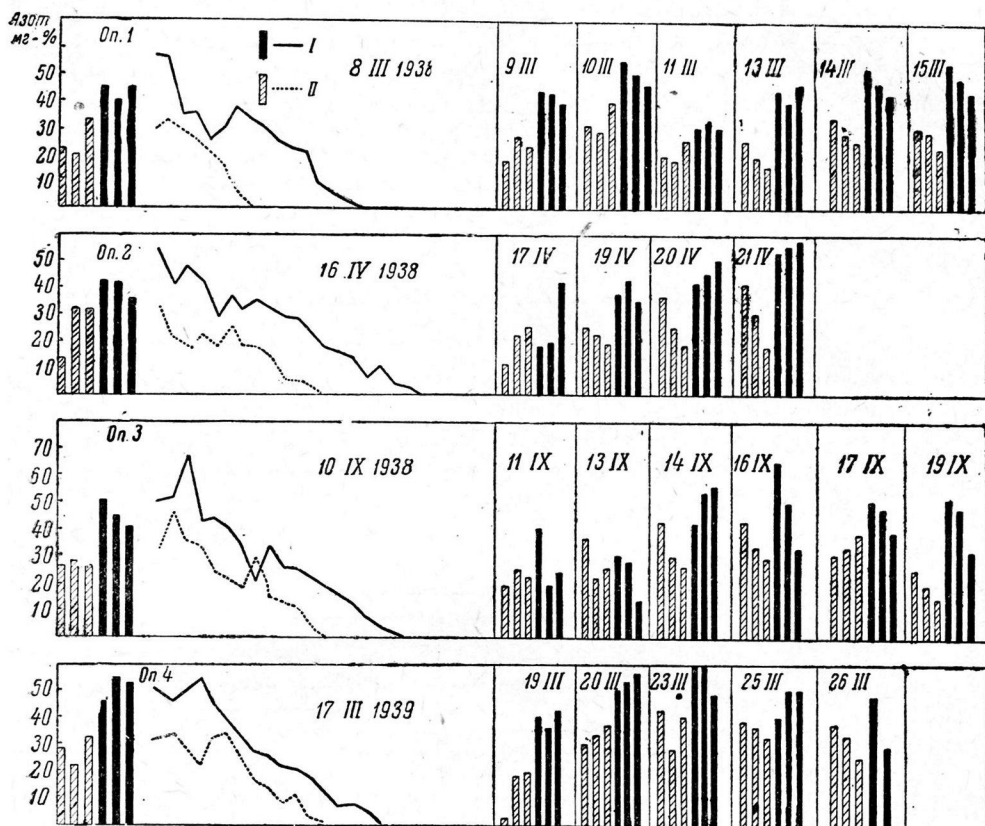


Рис. 5. Хронический опыт. Собака с двусторонними фистулами околоушных желез. Развитие истощения и восстановления десимпатизированной и нормальной желез. Раздражитель — длительное кормление сухарем. Кривые представляют развитие процесса истощения; столбики показывают: в левой — средние нормы концентрации азота в правой части — восстановительный период по отдельным дням. Раздражение (кормление сухарем) производится в норме и в период восстановления 3 раза в день; в опыте с истощением производится непрерывное кормление в течение $1\frac{1}{2}$ —2 час. Высота столбиков и уровень кривой соответствуют концентрации азота в мг.-%. По горизонтальной линии — время, для кривых истощения — в 5-минутных промежутках. 6 столбиков соответствуют трем порциям слюны из каждой железы, взятым в течение опытного дня. I — нормальная железа; II — десимпатизированная железа. Десимпатизация: экстирпация звездчатого и верхнего шейного узлов произведена 25 II 1938.

Холодный в своих опытах первую 3-минутную порцию собирал отдельными частями по 30 сек.; таким образом он имел возможность за эти 3 мин. устанавливать концентрацию слюны (по общему плотному остатку) в шести дробных порциях. Прежде всего он мог установить, что концентрация слюны в первых двух-трех порциях возрастает, т. е. что и в химической деятельности железистой ткани мы имеем какой-то начальный период вырабатывания, — явление, очевидно соответствующее лестнице Бовдича при начале серии сокращений мышцы. За этим подъемом концентрации следует начало падения; начинает развиваться состояние истощения.

У животного с нормальной иннервацией слюнных желез этот подъем концентрации и последующее ее падение представляют графически прямую линию с одним переломом — в момент начала развития процесса истощения, как это представлено на рис. 6 пунктирной линией.

После установления этой закономерности мы экстирпировали у подопытного животного звездчатый и верхний шейный симпатические узлы. Теперь развитие вработывания и истощения заметно изменилось. Как видно из штриховой кривой на рис. 6, подъем концентрации слюны начинается позже и начало падения тоже не представляет той плавности, как в норме. Исходя из того, что после десимпатизации железы ее функциональное состояние может еще регулироваться адреналином, выделяющимся под влиянием рефлекторного возбуждения чревных нервов, мы у этого же животного произвели экстирпацию пра-

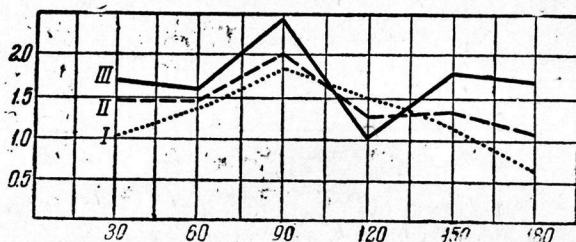


Рис. 6. Хронический опыт. Концентрация плотного остатка в слюне подчелюстных желез. Каждая кривая представляет среднее не менее чем из 20 опытов. При непрерывном кормлении в течение 6 мин. порции слюны собирались по 30 сек. По оси ординат — концентрация общего плотного остатка в ‰. По оси абсцисс — время в 30-секундных промежутках. I — нормальная железа; II — та же железа после десимпатизации; III — кроме десимпатизации, экстирпация левой и денервация правой надпочечной желез.

вого надпочечника и денервацию левого. Вытянутая кривая на рис. 6 показывает, что при таком, еще более полном исключении симпатических влияний на железу мы имеем еще более ломанную кривую, т. е. процесс вработывания и начало истощения происходят как бы отдельными толчками.

Нам кажется, что приведенный материал должен быть понят следующим образом. От самого начала деятельности железы симпатическая система эффективно регулирует процессы траты и восстановления энергетических потенциалов в ее тканях. Благодаря этому отдача в секрет органических веществ несколько ограничивается, и возрастающая в это время работоспособность железы обеспечивает плавное усиление ее функции, выражающееся в плавном повышении концентрации слюны, — так же урегулированно, плавно, развивается и процесс истощения.

Другую картину представляет десимпатизированная железа (штриховая линия). Только после 60 сек. секреции начинает развиваться повышение концентрации слюны, т. е. усиливается химическая деятельность секреторной клетки. Это указывает на известную инертность в переходе ткани к новому уровню деятельного состояния. По достижении максимума концентрации слюны, наступает резкое падение концентрации, которое, однако, задерживается и сменяется новым подъ-

емом. После операции на надпочечниках, при резком нарушении адреналиновой секреции, все эти переломы кривой (сплошная линия) еще более выражены.

Очевидно, в норме, деятельность симпатической системы не допускает резких изменений состояния секреторной ткани, а следовательно и самого секрета под влиянием секреторного процесса: во-время, слаженно усиливаются процессы, повышающие работоспособность ткани или ведущие к более экономному расходованию ее энергетических ресурсов. На нашей кривой это дает плавный подъем при вработывании и столь же плавное, медленное развитие процесса истощения. После нарушения симпатической иннервации ткань железы еще способна как-то регулировать свое функциональное состояние, но для того, чтобы в ответ на начало процесса истощения (как раздражитель) последовало повышение работоспособности железы, выражающееся увеличением concentra-

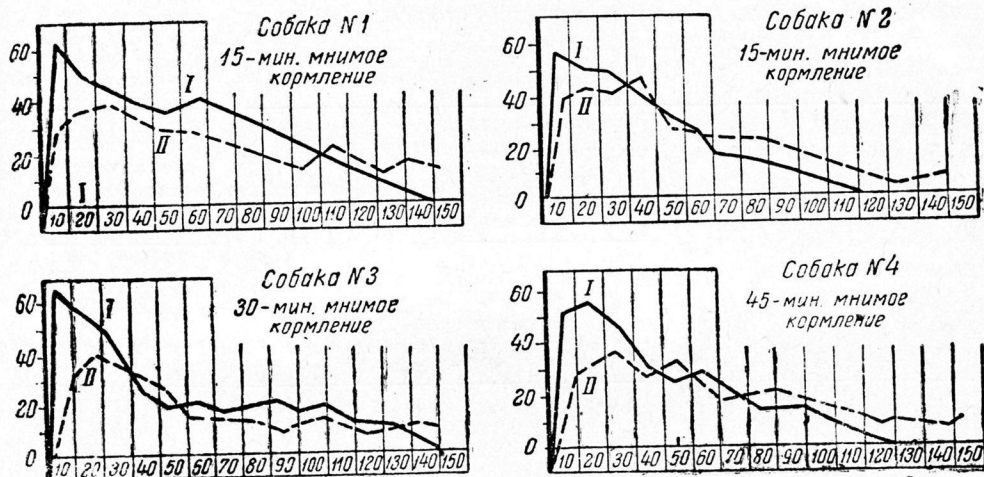


Рис. 7. Хронический опыт. Эзофаготомия и желудочная фистула. Количество желудочного сока после дозированного мнимого кормления. По оси ординат — количество желудочного сока в мл. По оси абсцисс — время в 10-минутных промежутках. I — норма; II — после перерезки обоих больших чревных нервов.

ции ее секрета, истощение должно достигнуть значительно большей степени, чем в норме. Кривая показывает несколько изломов, тем более выраженных, чем сильнее затруднены воздействия симпатической системы.

Аналогичные данные получены нами с Воробьевым (1935) и для желудочных желез. На собаках с эзофаготомией и желудочной фистулой мы устанавливали норму секреции и качества желудочного сока при строго дозированном мнимом кормлении. После перерезки обоих чревных нервов эти опыты повторялись. На рис. 7 даны кривые количества секреции у четырех собак, до (сплошная линия) и после (пунктир) перерезки чревных нервов.

Как видно из этих кривых, после перерезки чревных нервов наступают характерные изменения кривой секреторного процесса. Процесс возбуждения развивается медленно и не достигает той интенсивности, которую он имел в норме, но вместе с тем, продолжительность секреторного процесса заметно больше; раз придя в деятельное состояние, железы не могут быстро перейти в состояние покоя.

Об изменениях качества желудочного сока дает достаточное представление приводимая нами таблица. Как видно из нее, после перерезки чревных нервов, кроме уменьшения общего количества желудочного сока, отмечается довольно резкое падение и его ферментативной силы. Кислотность остается без изменений.

Интересно отметить, что И. П. Павлов (1889) в одной из своих первых работ по вопросу о секреторном действии нервов отмечает, что перерезка чревных нервов, не имея решающего значения для количества сока, все-таки сказывается на его концентрации, измеряемой общим плотным остатком.

Как видно из всего приведенного материала, общая характеристика изменений органа после его десимпатизации сводится к развитию известной инерции в его деятельности. Вся картина производит впечатление, что орган потерял способность достаточно быстро и в достаточной степени изменять свой обмен, и поэтому не может следовать за теми требованиями, которые к данной ткани предъявляет развитие функции определенной интенсивности. Кроме этого, мы в большинстве случаев отме-

С о б а к и	Общее количество желудочного сока за двухчасовой секреторный период (в мл)		Переваривающая сила сока, по Метту, (в мм) белкового столбика		Кислотность. Содержание сво- бодной соляной кислоты (в ‰)	
	до пере- резки нервов	после пере- резки нервов	до пере- резки нервов	после пере- резки нервов	до пере- резки нервов	после пере- резки нервов
Собака № 1	348	261	6.8	4.2	0.47	0.43
" № 2	312	300	8.2	6.4	0.51	0.51
" № 3	433	293	7.0	4.8	0.58	0.54
" № 4	344	284	8.4	5.6	0.54	0.54

чаем падение концентрации секрета, что считаем за указание на понижение работоспособности железы, на ее неспособность к полному восстановлению. Исключение составляет в этом отношении группа подчелюстных слюнных желез; эта их особенность нам становится ясной из некоторых данных их функциональной характеристики.

Функциональная разница нормальной и десимпатизированной железы, как оказалось, имеет и свое морфологическое выражение. Бробмерг (1944) гистологически изучала подчелюстную железу до и после ее десимпатизации. Опыты показали, что в спокойном состоянии нет резкой разницы между нормальной и десимпатизированной железой, но при длительной секреции разница в гистологической картине этих желез выявляется тем сильнее, чем интенсивнее и длительнее была секреция железы. Десимпатизированная железа обнаруживает значительно большую вакуолизацию железистых клеток, чем контрольная железа.

Значительно более заметные изменения в подчелюстной железе вызывает хроническое раздражение верхнего шейного симпатического узла. Для этой цели мы его прошивали ниткой, смоченной в скипидаре, или тонкой проволокой. Специальными опытами предварительно было установлено, что в подчелюстной железе имеет место синхронный ритм работы всех клеток одного концевой отдела. Что касается разных

концевых отделов, то они обнаруживают асинхронный ритм. Эти данные относятся в одинаковой мере как к нормальной, так и к десимпатизированной железе. Другую картину представляют железы в период состояния раздражения верхнего шейного узла. В этих случаях обнаруживается вовлечение в секреторный процесс значительно большего числа концевых отделов. Кроме этого изменяется рабочий ритм железы в целом; он становится гемисинхронным, т. е. мы видим дольки только в двух состояниях — или совершенно не работающие, или полностью истощенные.

Мы считаем эту картину указанием на то, что всякий концевой отдел, раз он включился в деятельность, стремительно расходует все свои энергетические ресурсы.

Приведенная параллель между физиологическими и морфологическими изменениями железистой ткани повидимому тоже указывает на то, что симпатическая нервная система не просто усиливает способность ткани к деятельности, но в норме обеспечивает замедление процесса истощения при интенсивной деятельности. Очевидно, это и есть адаптационно-трофическая регуляция, благодаря которой, путем повышения работоспособности деятельных элементов, предотвращается их стремительное полное истощение.

Весь приведенный здесь, собранный нами за многие годы, материал представляет добавочное фактическое подтверждение тех предположений, над которыми работает школа Орбели. Во-первых, нам удалось показать, что и железистая ткань, на которую в системе работ Орбели не обращено специального внимания, тоже испытывает постоянное трофическое воздействие со стороны симпатической нервной системы, и, таким образом, к изученным в этом направлении школой Орбели тканям прибавить еще одну функциональную единицу. Во-вторых, эта ткань (так как она в каждый данный момент деятельности отражает свое функциональное состояние и в вырабатываемом ею секрете) оказалась очень выгодной для того, чтобы показать именно адаптированность органа к деятельности данной интенсивности при целостности симпатической нервной системы.

Я рад, что могу в настоящей статье дать материал, являющийся подтверждением тех мыслей, которые Леон Абгарович Орбели высказал более 20 лет тому назад, и что я этим самым имею возможность принести дань искреннего уважения тому большому творческому труду Леона Абгаровича Орбели, который составляет гордость современного советского естествознания.

ЛИТЕРАТУРА

- А лексенцева Э. С. Истощение и восстановление околушной железы и анализ регуляции этих процессов. Харьков, 1939. (Дисс.)
 А лексенцева Э. С. и Г. В. Фольборт, Физиол. журн. СССР, 24, 1938.
 Б р смберг Э. Д. Морфология и физиология подчелюстной слюнной железы в норме и при нарушении симпатической иннервации. М., 1944. (Дисс.)
 О рбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы. Медгиз, 1938.
 П авлов И. П. Ежегод. клин. газ. Боткина, 1888; Тр. Общ. русск. врачей в СПб., 65, 1898; Тр. Съезда врачей в память Н. И. Пирогова, 7, 1894; Врач, № 15, 1889, «О трофической иннервации». Сб. в честь Нечаева, Ленинград, 1921; Полн. собр. тр. И. П. Павлова, Изд. Ак. Наук СССР, 1, 1940; полн. собр. тр. И. П. Павлова, Изд. Ак. Наук СССР, 2, 1946.
 П риходькова Е. К. Материалы к физиологии секреторного процесса. Харьков, 1939. (Дисс.)

- Фольборт Г. В. „Физиология процессов истощения и восстановления“. Сб. Каф. норм. физиол. Харьк. мед. инст., Харьков, 1941; „Условные рефлексы, процессы истощения и восстановления в высшей нервной деятельности“. Сб. Лаб. усл. рефл., Тр. Укр. психоневрол. инст., 17, Укрмедгиз, Харьков, 1946.
- Фольборт и Воробьев, Тр. Харьк. мед. инст. Юбилейный сб., Харьков, 1935.
- Фольборт и Кудрявцев, Врач. дело, № 19/20, 1925.
- Холодный Ю. И., Сб. Каф. норм. физиол. Харьк. мед. инст., Харьков, 1941.
-

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА НЕРВНО-МЫШЕЧНОГО ПРИБОРА В ОНТОГЕНЕЗЕ

А. Т. Худорожева

Физиологический институт им. акад. И. П. Павлова Академии Наук СССР

Исследование физиологических процессов на различных стадиях онтогенетического развития является одной из важнейших сторон изучения эволюции функций.

Preyer (1885), первый систематически занимавшийся исследованиями в области эмбриофизиологии, так определяет необходимость этих исследований: „Как орган, ткань и клетку можно понять, только исследовав их генезис, также и функция может быть понятна только через ее собственную историю“.

Эволюционный подход к изучению физиологических процессов позволил Л. А. Орбели выдвинуть и в дальнейшем экспериментально обосновать целый ряд новых представлений в области функциональных отношений.

Особое место в его учении занимает вопрос об эволюции нервно-мышечного прибора. Согласно этим представлениям, скелетная мышца высокоорганизованных животных, в процессе своей предшествующей истории, под влиянием развивающейся „пусковой“ или „функциональной“ (по Павлову) иннервации, утрачивает непосредственную реакцию на гуморальные раздражители и может вновь приобрести эти свойства после дегенерации соответственных моторных волокон.

Совершенно закономерно было предположить, что процесс филогенетической эволюции нервно-мышечного прибора имеет свое отражение и в онтогенезе.

Соображения подобного рода побудили нас в свое время исследовать тономоторный феномен у эмбрионов и новорожденных млекопитающих (Худорожева, 1937).

Нам действительно удалось тогда показать, что на ранних этапах развития тономоторный феномен получается и без предварительной моторной денервации мышцы.

В той же работе мы пришли к выводу, что с развитием пусковой иннервации наблюдается постепенный переход одного вида деятельности мышечной ткани в другой (тонической в нетоническую) и на протяжении некоторого отрезка времени возможно сосуществование этих двух форм деятельности.

В настоящем исследовании мы делаем попытку проследить изменение функциональной характеристики мышцы на различных этапах ее

индивидуального развития. Систематически проследив эти изменения в динамике, мы надеялись приблизиться к пониманию механизма, лежащего в их основе.

Здесь уместно указать, что в литературе имеются наблюдения относительно функциональных свойств нервно-мышечного прибора в онтогенезе (Soltmann, 1878; Preyer, 1885; Rückert, 1930; Рябиновская, 1934; Аршавский, 1939, и т. д.).

Однако, полученный материал не всегда был систематичным, — сами авторы подчас проходили мимо отдельных фактов, в результате чего эти факты не послужили для понимания некоторых сторон механизма развития.

На эмбрионах млекопитающих первые наблюдения принадлежат Bichat (1803), который отметил медленность движений зародышей морской свинки.

В дальнейшем исследования Soltmann, Preyer в этом направлении положили основание для ряда работ по изучению особенностей функциональных свойств мышц и нервов эмбрионов и новорожденных, во многом предвосхитив современные, более детальные исследования. Так, Soltmann показал, что кривая одиночного мышечного сокращения у новорожденного кролика оказалась резко растянутой во времени по сравнению с кривой взрослого животного.

Кривая тетануса новорожденного также отличается от кривой тетануса взрослого животного. Она имеет пологое начало и постепенное расслабление, напоминая тетанус утомленной мышцы взрослого. Автор высказывает предположение о возможности более быстрого накопления продуктов обмена в мышцах новорожденного, чем и объясняется подобный характер кривых.

Рябиновская (1934) из лаборатории Коштоянца подтвердила в своей работе данные Soltmann относительно кривой мышечного сокращения, показав возрастные изменения длительности одиночного мышечного сокращения.

В лаборатории Аршавского показаны возрастные изменения в отношении лабильности и длительности рефрактерной фазы. Величины, типичные для взрослых, устанавливаются к 1½—2 месяцам постнатальной жизни животного. В той же лаборатории (1938) показано, что длительно продолжающаяся стимуляция дает столь же длительное сокращение мышц, не переходящее в пессимум или утомление.

Гинецинский и Михельсон (1937) показали, что и тоническим мышечным волокнам лягушки (реагирующим длительной контрактурой на простое погружение в раствор ацетилхолина) пессимальная реакция не свойственна даже при таких специальных условиях, какие создаются эзеринизацией. Отсутствие пессимальной реакции несомненно является показателем наличия „тонических“ свойств в мышце.

Rückert (1930), приняв за критерий тоничности ряд показателей (длительное укорочение мышцы на ацетилхолин, никотин, затем специальный вид кривой растяжения, свойственный тоническим мышцам, и, наконец, длительное укорочение мышц при прохождении постоянного тока), установил в мышцах эмбрионов и новорожденных наличие тонических свойств, исчезающих по мере развития животного.

Подводя итог приведенным литературным данным, можем сделать заключение, что нервно-мышечный прибор эмбрионов и новорожденных животных по своей функциональной характеристике резко отличен от такового взрослых животных.

Систематическое исследование соотношения тонических и нетонических свойств мышц и их взаимодействие на различных стадиях развития представляло значительный интерес для выяснения динамики эволюционного процесса мышцы.

С целью осуществления этих задач мы и приступили к данному исследованию.

В качестве критериев для изучения функциональных свойств нервно-мышечного прибора в онтогенезе мы использовали исследование образования тетануса при различных ритмах раздражений, оптимум и пессимум, в зависимости от ритма и силы раздражения и определение хронаксии мышц.

МЕТОДИКА

Нами была применена следующая методика. Беременное животное под уретановым наркозом помещалось в ванну с теплым физиологическим раствором температуры 37—39°. Затем разрезалась кожа живота по средней линии, вскрывались: брюшная

полость, матка и околоплодные оболочки. Эмбрион спинкой укладывался на пробковую доску, укрепленную в штативе, фиксировался марлей, верхняя челюсть отрезалась, нижняя же хорошо фиксировалась, кончик языка прошивался тонкой ниткой, которая шла через блок к рычажку, уравновешенному легким грузом. В таких условиях, сохраняя связь с маткой через пуповину, зародыши часами сохраняли подвижность. Но в некоторых опытах приходилось извлекать зародышей из полости матки; в таких случаях перевязывалась пуповина и плод отделялся от матери. Плод быстро покрывался теплой ватой и укладывался на грелку. Температура грелки поддерживалась все время от 38—40°. Остальные эмбрионы продолжали находиться в полости матки и извлекались оттуда по мере необходимости.

Для раздражения *p. hypoglossi* и *p. lingualis* мы должны были обеспечить три возможности: вариацию интенсивности тока, проходящего через объект, вариацию его длительности и вариацию различных ритмов раздражения.

Частота ритмов обеспечивалась включением прерывателя Hill, имеющего несколько секций прерываний. Частоту раздражений мы могли варьировать от 1 до 100 разрядов в секунду. Длительность отдельного импульса достигалась разрядами конденсаторов различных емкостей. В качестве источника тока мы пользовались батареей аккумуляторов в 10 V, причем величина напряжения регулировалась потенциометром.

Так как мы пользовались этой схемой и для определения хронаксии, то необходимым явилось введение параллельно включенного сопротивления шунта, для чего мы использовали безиндукционные сопротивления Каминского.

Способ раздражения, применяемый нами в этой серии опытов — униполярный. При таком раздражении дифферентный электрод (серебряная хлорированная проволока, диаметром около 0.5 мм) прикладывался к нерву или мышце, а второй индифферентный электрод (серебряная пластинка в 1 см²) укреплялся на груди матери плода. Реобазы и хронаксии мышц определялись так, как это принято школой Lericque: по минимальному изменению светового блика около вколотого в мышцы дифферентного электрода, зависящему от локального сокращения мышечных волокон в ответ на электрическое раздражение пороговой силы и длительности. В части опытов наблюдение велось через лупу, в других случаях — невооруженным глазом.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Изложение полученного материала мы начнем с фактов, установленных при исследовании пессимальной реакции.

Технические трудности позволили мне эту серию экспериментов начать лишь с 25-го — 26-го дня эмбриональной жизни зародышей кролика.

На первое ритмическое (значительно выше порога по силе) раздражение *p. hypoglossi* в этот период мышца языка отвечает медленным сокращением и после этого как бы застывает в этом новом для нее положении. Только через 1—2 мин. после конца раздражения мышца начинает медленно расслабляться (рис. 1, А).

Сокращения такого типа мы будем впредь для краткости именовать „тоническими“ в отличие от быстрой нетонической реакции мышцы взрослого животного.

Переход на другую характеристику раздражения (усиление интенсивности или увеличение частоты раздражения) не сопровождался, как правило, изменением хода кривой.

На 27-й — 28-й дни эмбрионального развития, наряду с увеличением высоты сокращения мышцы в ответ на оптимальное раздражение *p. hypoglossi*, значительно укорачивается латентный период (рис. 1, Б и В).

Смена частот или силы раздражения попрежнему не дают изменений в кривой мышечного сокращения.

В конце эмбрионального периода (29-й — 30-й дни) в единичных случаях удается получить пессимум частоты. Это явление становится постоянным с 7-го — 9-го дня после рождения животного (рис. 2, А и Б).

„Пессимумом“, как известно, Введенский (1886) обозначал ослабление тетануса, вызванное усилением или увеличением частоты раздражения.

Пессимум частоты в ранние сроки (1—10 дней) постнатального периода развития животного можно получить при относительно редкой

частоте раздражения (12—30 в сек.). Оптимум в этом возрасте наблюдается при 3—15 раздражениях в секунду.

В отношении пессимума силы мы не получали отчетливых результатов как в эмбриональном периоде развития, так и в первые 5 дней постнатальной жизни животного. Образование пессимума на усиление раздражения в наших условиях в отчетливом виде появляется только с 5-го дня постнатальной жизни животного и становится постоянным явлением с 7-го—10-го дня.

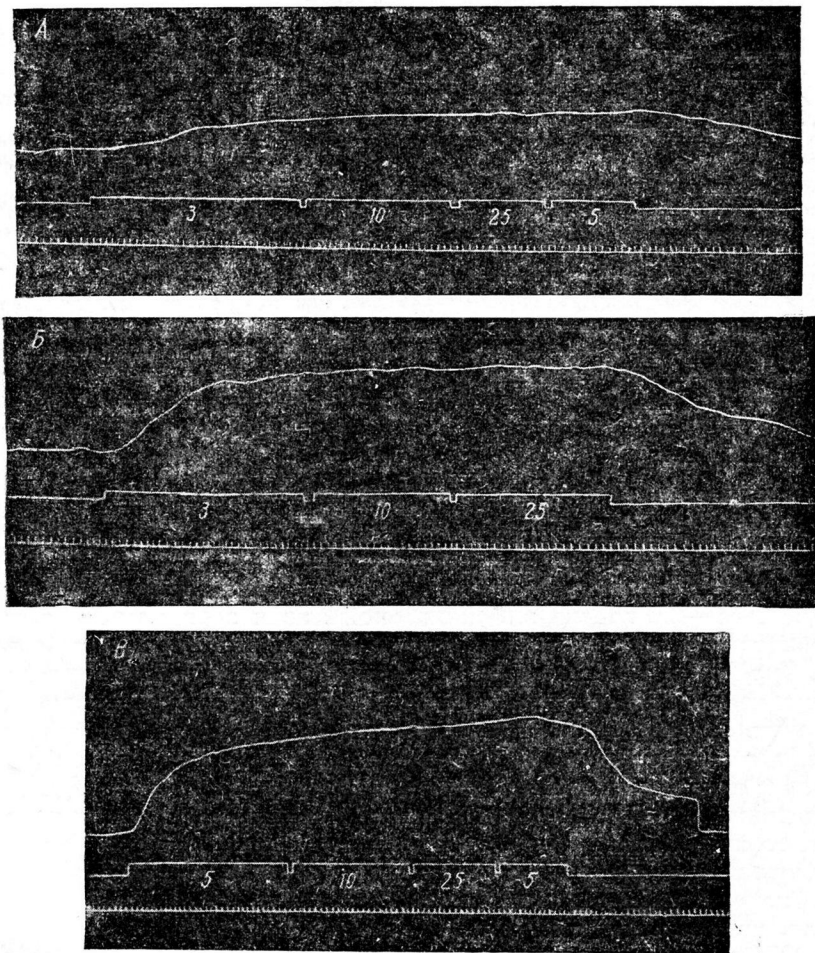


Рис. 1. А — кролик на 25-й день эмбриональной жизни; реакция мышцы языка на раздражение п. hypoglossi прерывистым гальваническим током; напряжение 8 V; емкость 4 μ F, частота — 3, 10, 25, 5 в сек. Б — то же на 28-й день эмбриональной жизни. В — кролик на второй день после рождения; реакция мышцы на раздражение п. hypoglossi; напряжение 5 V; емкость 3 μ F; частота 5, 10, 25, 10 в сек.

При исследовании образования оптимума и пессимума у других животных (морских свинок, крыс, щенков) принципиального отличия от кролика не наблюдалось.

Имеющиеся количественные отличия у разных объектов связаны, повидимому, с неодинаковой зрелостью их к моменту рождения. Так,

у морских свинок, рождающихся значительно более зрелыми, чем кролики, крысы и щенки, в первый же день после рождения можно получить явления оптимума и пессимума на изменения как частоты, так и интенсивности раздражения.

По степени зрелости ко дню рождения и соответственно этому способности образовывать пессимум, перечисленные животные располагаются в следующий ряд: морские свинки — собаки — кролики — крысы (последние являются наименее зрелыми).

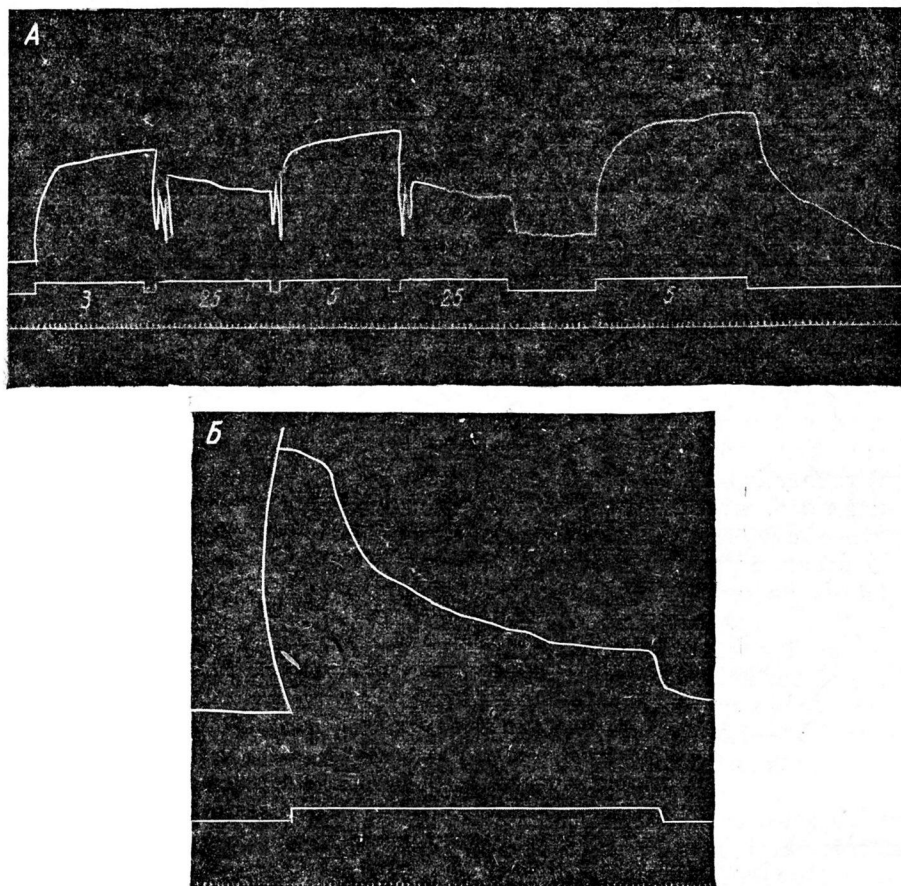


Рис. 2. А — кролик на 6-й день после рождения; реакция мышцы языка на раздражение п. hypoglossi; напряжение 4 В; емкость 2 μ F; частота 5, 25, 5, 25, 5 в сек. Б — кролик на 17-й день после рождения; реакция мышцы на раздражение п. hypoglossi; напряжение 5 В; емкость 0.5 μ F; частота 50 в сек.

Это хорошо согласуется с данными о степени миелинизации нервов у различных животных к моменту рождения (Гутнер, 1935).

На этих же объектах выявляется четкая зависимость между возрастом животного и способностью образования слитного тетануса при разных ритмах раздражений (см. таблицу).

Чем моложе животное, тем меньшая частота раздражения требуется для образования слитного тетануса.

Образование тетануса и пессимальной реакции мы проследили также и на других мышцах конечностей и туловища кролика в те же сроки

**Зависимость образования слитного тетануса мышц языка (при разных ритмах)
от возраста животного**

Наименование животных	Число раздражений в 1 сек.						
	Эмбрионы 29—30 дней	Новорож- денные	5-дневные	10-дневные	2-недель- ные	1 месяца	Взрослые
Морские свинки .	—	12—25	—	—	40—75	—	60—75
Собаки	—	3—8	5—15	—	—	40—60	—
Кролики	2—5	3—5	3—10	10—20	12—25	25—50	50—75
Крысы	—	—	—	5—10	—	20—35	35—60

развития, что и на мускулатуре языка. Для исследования этих реакций мы остановились на следующих мышцах: *m. biceps*, *m. quadriceps*, *m. gastrocnemius* и *m. rectus abdominis*.

Оказалось, что разные мышцы к моменту рождения обнаруживают различные свойства. Так, *m. biceps* дает слитный тетанус на ритмы 12—25 в сек. в первый же день после рождения. Пессимальная реакция получается на ритм 25—50 в сек.

M. quadriceps на ритм 12—25 в сек. дает слитный тетанус лишь на 7-й—10-й дни после рождения животного.

M. gastrocnemius по срокам развития близок к мышце языка. Так же, как и в мышце языка, слитный тетанус образовывается на ритм 12—25 лишь на 10-й—12-й дни после рождения. Пессимальная реакция в этом периоде получается на изменение ритма от 25—50 в сек.

Из всех мышц, исследованных нами, дольше всего сохраняет свои эмбриональные свойства *m. rectus abdominis*. Мышца реагирует слитным тетанусом на ритмы 12—25 в сек. даже на 17-й—20-й дни после рождения.

Таким образом, последние факты свидетельствуют, что подобно тому, как одна и та же мышца у разных животных ко дню рождения характеризуется различным уровнем развития, так и разные мышцы у одного и того же животного достигают уровня, свойственного взрослому животному, не в одно и то же время. Поскольку не было получено принципиальных различий между исследованными мышцами, дальнейший анализ кривых мышечного сокращения мы ограничили исследованием мышц языка.

Необходимо отметить некоторые особенности кривых сокращения мышц языка при раздражении двигательных нервных волокон в первые дни постнатальной жизни животного.

1) Нередко наблюдается отличие в реакции мышцы на первое раздражение от последующих при одной и той же характеристике раздражения. Первое ритмическое раздражение *n. hypoglossi* сопровождается медленной реакцией мышцы, последующие сокращения приобретают

характер более быстрых, с более крутым подъемом и более быстрым расслаблением (рис. 3, А).

2) Первое сокращение нередко имеет еще и другое отличие — ступенеобразный ход реакции, исчезающий при последующих раздражениях (рис. 3, Б).

Особенно следует подчеркнуть двухфазность кривых сокращения мышц, отмеченную нами на кроликах в 4—10-дневном возрасте постнатального развития.

В ответ на раздражение п. hypoglossi наступает первичное быстрое поднятие кривой мышечного сокращения и сразу же быстрое падение, после чего, по ходу продолжающегося раздражения той же характеристики, кривая вновь поднимается, но уже медленно и так же медленно спадает по прекращении раздражения (рис. 4, А и Б).

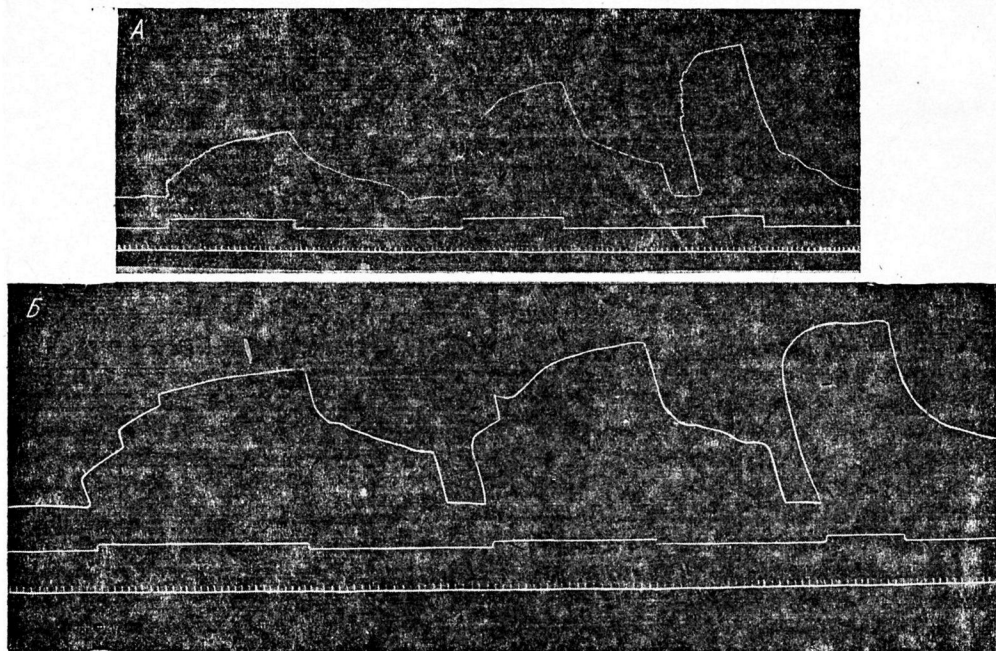


Рис. 3. А — кролик в первый день после рождения; реакция мышцы языка на раздражение п. hypoglossi; напряжение 6 В; емкость 2 μ F; ритм 5 в сек. Б — кролик на 5-й день после рождения; реакция мышцы на раздражение п. hypoglossi; напряжение 6 В 2 μ F, ритм 10 в сек. Характеристика всех раздражений одинакова.

На этих кривых четко выявляется двойственный характер сокращения: первая фаза (быстрый пик) — реакция свойственная мышцам животного более поздних этапов развития (нетоническая), и вторая фаза (медленная, постепенная) — характерная для более ранних этапов (тоническая). Эти кривые могут быть объяснены одновременным наличием в мышце волокон различной функциональной зрелости, причем одни, быстрее развившиеся, обуславливают нетоническую часть кривой — первую фазу, а другие, сохранившие еще тонические свойства, дают медленную реакцию, выражением чего является вторая фаза на кривой мышечного сокращения.

Период развития животного, когда мы встречались с такой двухфазной кривой сокращения, характеризуется появлением быстрой реак-

ции (нетонического типа) на раздражение и угасанием медленной, тонической.

Этот факт в дальнейшем лег в основу нашего объяснения природы функциональных изменений, имеющих место в развитии животного.

После 10-го дня постнатальной жизни животного такая картина сокращения имеет место лишь в единичных случаях. Не удается ее получить и на мышце взрослого животного.

Наши наблюдения по „тономоторному феномену“ и фактический материал, представляемый в настоящем исследовании, дают нам основания предположить, что в процессе эволюции мышечной ткани происходит неравномерное развитие как отдельных мышц, так и различных

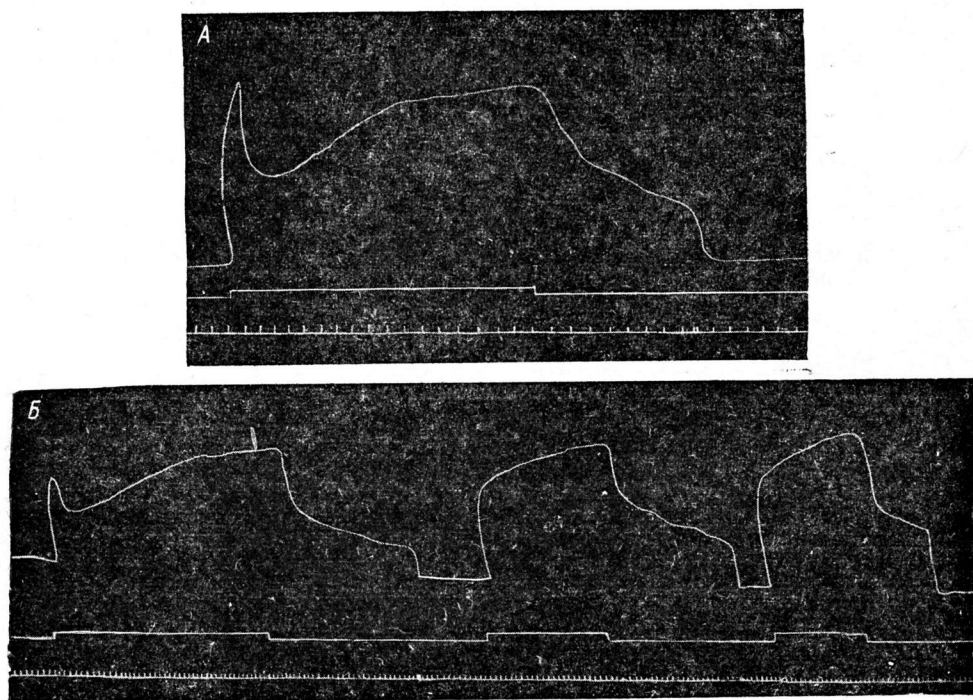


Рис. 4. А — кролик на 8-й день после рождения; реакция мышцы на раздражение п. hypoglossi; напряжение 3.2 V; емкость 2 μ F; частота 10 в сек. Б — кролик на 7-й день после рождения; реакция мышцы на раздражение п. hypoglossi; напряжение 3.2 V; емкость 2 μ F; ритм 10 в сек. Характеристика раздражений одинакова.

мышечных волокон в одной и той же мышце. С точки зрения такого представления легко объяснить двухфазный тип кривых, на определенном этапе развития, а также два типа мышечных сокращений при раздражении разных нервов (Худорожева, 1937).

Если предположение об одновременном сосуществовании в мышце волокон различной функциональной зрелости справедливо, то следовало ожидать различных показателей при локальном определении возбудимости в различных участках (точках) мышцы.

Мы не встречали в литературе работ, посвященных специально этому вопросу.

Исследование было предпринято нами. В качестве показателя возбудимости была избрана хронаксия.

Хронаксия обнаруживает достаточное постоянство для определенного объекта в одинаковых условиях и дает представление о протекании во времени самого процесса возбуждения. Кроме того, нервно-мышечный прибор на ранних стадиях онтогенеза является системой, реагирующей значительно медленнее, чем во взрослом состоянии, и поэтому определение временного фактора возбуждения является наиболее подходящим методом, тем более что определение хронаксии включает в себя и измерение гальванического порога (реобазы). Получаются, следовательно, сразу два показателя.

Основной закономерностью эволюции мышцы в отношении ее возбудимости (по литературным данным), так же как и нерва, является укорочение хронаксии с возрастом животного (Bani и Bourguignon, 1921; Colombo и Rowinski, 1934; Вул, 1937; Клаас, 1939).

Ряд исследователей, определяя прямую возбудимость мышц, приходит к выводу о непостоянстве величин хронаксии. Wachholder и Ledebur (1933), исследуя хронаксию „тонических“ и „нетонических“ волокон мышцы лягушки точечными электродами, наблюдали большие колебания в возбудимости в течение опыта в разных точках мышц.

О сложности картины, наблюдаемой при исследовании прямой возбудимости мышц, говорят также работы школы Lapicque. Langier и Liberson (1932), раздражая *m. gastrocnemius* лягушки двумя серебряными электродами, вколотыми в ее проксимальный и дистальный концы, нашли, что при исследовании возбудимости восходящим и нисходящим током величины хронаксии отличаются в 2—3, даже иногда в 10 раз.

К таким же выводам о непостоянстве мышечной хронаксии приходят Bonvallet и Neoussikine (1934). В точках с малой хронаксией эти авторы получили простые закономерности в течении кривых возбудимости; для точек с длинными хронаксиями эти закономерности сложнее.

Хотя, как мы уже упоминали выше, прямых указаний в интересующем нас направлении мы не нашли, однако материал, полученный в работе Клаас, может быть рассмотрен под этим углом зрения. По ее данным, хронаксия мышцы не обнаруживает определенности и постоянства величины, как это имеет место при исследовании возбудимости нервов: наряду с короткими хронаксиями наблюдались и длинные, даже до 19 сигм.

С возрастом животного количество длинных хронаксий постепенно уменьшалось, и колебания наблюдались в меньшем диапазоне. Клаас, исходя из предположения, что короткие хронаксии являются более постоянными и имеют основное значение для характеристики возбудимости мышцы, не нашла необходимым входить в этой работе в более подробный анализ длинных хронаксий. На основании этих данных создается впечатление об уменьшении с возрастом относительного числа длинных хронаксий.

Совершенно отчетливо эта закономерность выступает при специальном рассмотрении нашего материала.

Как уже выше указано, реобаза и хронаксия в наших опытах определялись по минимальному изменению светового блика около вколотого в мышцу дифферентного электрода, зависящему от локального сокращения мышечных волокон в ответ на электрическое раздражение пороговой силы и длительности.

Определения производились на мышце языка, *m. gastrocnemius* и *m. biceps* в разных участках и в различных точках. Полученный нами материал находится в полном согласии с литературными данными отно-

сительно общей тенденции укорочения мышечной хронаксии с возрастом животного.

Но в наших опытах отчетливо выявилось, кроме того, закономерное изменение с возрастом соотношения коротких и длинных хронаксий.

Само собою разумеется, что подобное изменение соотношения могло выявиться только на очень большом материале. Для сопоставления относительного числа точек с короткими и длинными хронаксиями (в %) мы выделили по 100 определений из каждой возрастной группы для *m. lingualis* и *m. biceps*. Результаты вычислений представлены на рис. 5.

Очевидно, во-первых, что, в то время как у новорожденных в первые 2 дня постнатальной жизни 62.5% всех определений — точки с короткими хронаксиями и 37.5% — с длинными хронаксиями, у взрослых животных отношения иные, а именно: 82.5% точек с короткими и 17.5% точек с длинными хронаксиями.

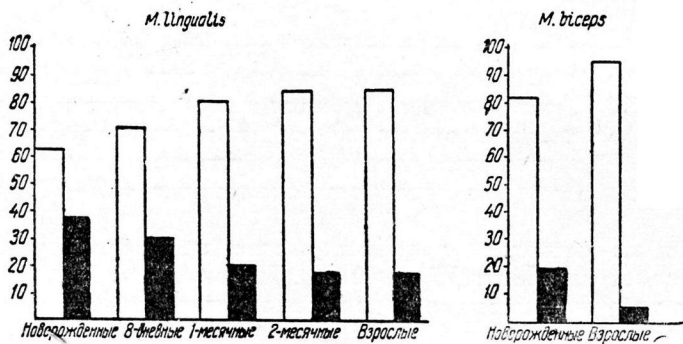


Рис. 5. Соотношение точек коротких и длинных хронаксий *m. lingualis* и *m. biceps* в различные периоды онтогенеза. Белые столбики — число точек коротких хронаксий (в %); черные — число точек длинных хронаксий.

То же справедливо и для *m. biceps*: у новорожденных 81.3% точек с короткими хронаксиями и 18.7% точек с длинными, у взрослых же 95% первых и 5% вторых.

К этому необходимо добавить, что сами по себе средние величины коротких и длинных хронаксий мышц новорожденных значительно длиннее таковых взрослого.

Так, у животных в первые 2 дня постнатальной жизни средние величины для точек с короткой хронаксией 0.8—1.0 сигм; для точек с длинной 5.6 сигм. У взрослых же — для точек с короткой хронаксией 0.072, для длинных 2.4 сигм.

Таким образом в опытах наблюдалось различие в функциональных свойствах различных мышц не только у молодых, но также у взрослых животных. То, что в процессе развития у молодых животных отчетливо выявилось даже на основании сравнительно небольшого числа определений, в мышцах взрослых животных выступило лишь на основании тщательной статистической обработки многочисленного материала.

Среди мышц взрослого животного обнаружены и более и менее „передовые“ мышцы, т. е. в меньшей или большей степени сохранившие примитивные функциональные особенности, свойственные мышцам молодых животных.

Как длинные, так и короткие хронаксии удается получать в точках всей поверхности мышцы, однако отмечаются места, где имеется большее количество точек с длинными хронаксиями, и, наоборот, на других участках мышцы — преобладающее количество точек с короткими хронаксиями.

Так, для *m. lingualis* длинные хронаксии чаще всего сосредоточены ближе к корню языка и по средней линии; короткие — большей частью на кончике и по краю языка.

Для *m. gastrocnemius* и *m. biceps* точки длинных хронаксий преимущественно встречались в проксимальных отделах мышц. Соотношение коротких и длинных хронаксий для *m. gastrocnemius* обнаруживает большое сходство с таковым у *m. lingualis*.

M. biceps мы рассматриваем, на основании литературных и наших данных, как мышцу, ушедшую вперед в своем развитии, мышцу, которая утрачивает тонические свойства раньше, чем *m. lingualis* или *m. gastrocnemius*.

Но отличие *m. biceps* от других мышц сказывается не только в онтогенезе. И у взрослых животных эта мышца занимает особое „передовое“ место. В этом смысле мы должны считать ее наиболее нетонической мышцей из всех, нами исследованных. Так, определение хронаксий на *m. biceps* у взрослых животных показывает наличие длинных хронаксий лишь в одиночных точках, сосредоточенных преимущественно в проксимальной части.

Рассмотрение данных по определению реобазы дает менее четкую картину (возможно в связи с большей зависимостью от физических условий), чем определение хронаксии; в основном изменения реобазы идут параллельно с укорочением хронаксии и также обнаруживают общую тенденцию к уменьшению с возрастом.

Таким образом, и в результате исследования хронаксии мы можем констатировать, что с возрастом животного происходит постепенное угасание эмбриональных свойств мышечной ткани в разные сроки для различных мышц и даже для отдельных мышечных волокон.

Хотя эти свойства и угасают, они однако не совсем пропадают и на мышцах взрослых животных (наличие единичных точек длинных хронаксий), что отчетливо выступило в закономерном изменении относительного числа длинных и коротких хронаксий.

Нам кажется правомерной попытка связать эти данные с изменением относительного числа мышечных элементов различной зрелости. Правомерность эта особенно возрастает при сопоставлении этого момента с данными по другим показателям: сосуществование в одной и той же мышце, на известном этапе развития, двойной реакции в каждом отдельном сокращении как на раздражение нерва, так и на ацетилхолин, а также наличие у одной и той же мышцы различных ответов на раздражение разнородных нервов (*n. lingualis* и *n. hypoglossus*) (Худорожева, 1937 и 1939).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изложенный выше экспериментальный материал может быть кратко сформулирован следующим образом: на ранней стадии эмбрионального развития мышца после длительного латентного периода отвечает на раздражение медленным сокращением, застывая на значительный промежуток времени в этом состоянии. Пороги в этот период высоки. Пессимума получить не удается.

Сопоставляя приведенную характеристику мышечной ткани на ранних этапах онтогенеза с нашими данными по тономоторному феномену и по реакции на ацетилхолин в онтогенезе, а также с литературными данными (Rückert, 1930; Миньковский, 1925; Аршавский, 1939; Гинецинский и Михельсон, 1937, 1938), мы еще раз можем охарактеризовать эмбриональную мышцу, как тоническую. В дальнейшем развитии мышца характеризуется постепенным переходом к свойствам нетоническим — быстрой сократительной реакции, слитному тетанусу при относительно частых ритмах, появлению способности давать пессимум, снижению порогов и укорочению хронаксии.

В процессе этого перехода может быть уловлен период сосуществования двух форм реакции — тонической и нетонической. Выражением такого состояния ткани является как наличие двухфазной кривой сокращения мышцы на ацетилхолин (Худорожева, 1939) и на раздражение нерва, так и различный характер моторных ответов мышцы на раздражение разнородных нервов — *n. lingualis* и *n. hypoglossi* (Худорожева, 1937).

Подобные реакции могут быть уловлены в тот период развития, когда зарождается быстрый компонент реакции (нетонической) и еще не угас компонент медленный (тонический).

Изучение функциональной характеристики различных мышц у одного и того же животного и одних и тех же мышц у различных животных, на основании примененных критериев, приводит нас к заключению о различном их „возрасте“.

Эти факты находятся в согласии с данными Rückert (1930), Duke-Elder (1931), Langley (1905—1907), Wachholder и Ledebur (1932), Riesser (1922), Sommerkamp (1928) и др.

Об этом же свидетельствуют, с нашей точки зрения, гистологические наблюдения о неравномерном морфологическом развитии мышечных волокон не только в пределах целого класса или вида животных, но даже у одного и того же животного (Маурер, 1915; Глюксман, 1934).

На неравномерном развитии различных мышц, возможно, основано и то, что способность поперечно-полосатой мышечной ткани к росту вне организма, отчетливо выраженная у эмбриональных мышц, заметно понижается с возрастом животного.

Ослабление этой способности идет не в одинаковой степени для различных мышц тела, и связано это с разными темпами их дифференцировки (Хлопин, 1946).

Наличие на известном этапе развития двухфазной кривой заставило нас заподозрить, что в основе этого явления лежит сосуществование в одной мышце элементов различной функциональной характеристики — различной зрелости.

Соответственные данные о различном уровне возбудимости (оцениваемой по величине хронаксии) в различных участках и точках мышц еще больше убедили нас в правильности этого предположения.

Само собою разумеется, что, наряду с неравномерным развитием отдельных мышц и волокон, в онтогенезе имеет место общий сдвиг по пути эволюции нервно-мышечного прибора, о чем свидетельствуют как данные по пессимуму и слитному тетанусу, так и общий сдвиг хронаксии с возрастом.

Весь наш материал в целом оправдывает высказанную Л. А. Орбели мысль:

„Нужно предполагать, что среди всей массы скелетной мускулатуры млекопитающих могут быть или должны быть отдельные представители

мышечных волокон, которые в сравнительно большей степени сохранили остатки основных функциональных свойств примитивной мускулатуры“.

ВЫВОДЫ

1. В эмбриональный период развития и в первые дни (3-й—5-й) постнатальной жизни животного наблюдается тоническая сократительная реакция мышц, оцениваемая по:

а) отсутствию пессимальной реакции на изменение ритма и силы раздражения;

б) способности мышц давать слитный тетанус на редкие ритмы раздражения;

в) низкому уровню возбудимости мышц, определяемому методом хронаксиметрии.

2. Функциональные свойства нервно-мышечного прибора развивающегося организма достигают уровня, свойственного нервно-мышечному прибору взрослого животного в разные сроки для различных мышц и животных.

3. В процессе развития нервно-мышечного прибора тоническая сократительная реакция постепенно заменяется нетонической, причем в течение некоторого периода обе формы реакций сосуществуют вместе.

4. Сосуществование двух форм мышечной реакции (тонической и нетонической) мы объясняем возможностью наличия в одной и той же мышце мышечных волокон, находящихся на различных ступенях развития.

ЛИТЕРАТУРА

- Аршавский И. А. и В. Д. Розанова, Физиол. журн., 26, № 6, 1939.
Введенский Н. Е. О соотношении между раздражением и возбуждением при тетанусе. Диссерт., 1886; "Возбуждение, торможение и наркоз. Изд. 3-е, 1934.
Вул И. М., Физиол. журн., 22, № 1 и 2, 1937.
Генецинский А. Г. и Н. И. Михельсон, Усп. совр. биол., 6, № 3, 399, 1937; Бюлл. эксп. биол. и мед., 5, 390, 1938.
Гутнер, Бюлл. Всес. Инст. эксп. мед., № 8, 27, 1935.
Глюксман (цит. по Н. Г. Хлопину).
Клаас Ю. А., диссерт., 1939.
Маурер Б. В. (цит. по Н. Г. Хлопину).
Минковский Л. А., Сб., посвящ. 75-летию акад. И. П. Павлова, 1925.
Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы. 215, 1938.
Рябиновская А. М., Физиол. журн., 17, № 6, 1934.
Розанова В. Д., Физиол. журн., 25, № 4, 1938; 30, № 3, 1941.
Хлопин Н. Г. Общебиологические экспериментальные основания гистологии. 1946.
Худорожева А. Т., I Совещ. Био группы АН СССР по физиол. пробл., тезисы докл., 1937; Реакция мышц эмбрионов и новорожденных животных на ацетилхолин. (Рукопись, 1939).
Banu G. et G. Bourguignon., C. R. Soc. Biol., 85, 349, 1921.
Bichat. Anatomie générale, appliquée à la physiologie. 1803.
Bonvallet et Neoussikine, C. R. Soc. Biol., 116, 750, 1934.
Colombo G. u. P. Rowinski. Цит. по Ber. u. d. ges. Physiol., 80, 23, 1934.
Duke-Elder N. S. a. R. M. Duke-Elder, Proc. Roy. Soc., Ser. B., London 107, 332, 1931.
Langier et Liberson, C. R. Soc. Biol., 117, 944, 1932.
Langley J., J. Physiol., 33, 374, 1905; 36, 347, 1907.

Preyer W. Specielle Physiologie des Embryo. Leipzig, 1885.

Riesser O., Arch. exper. Path. u. Pharm., 91, 342, 1922.

Rückert W., Arch. f. exper. Pathol. u. Pharm., 150, 221, 1930a; Pflüg. Arch., 226, 323, 1930b.

Soltmann O., J. Kinderheilk., 12, 1, 1878.

Sommerkamp, Arch. f. exper. Pathol. u. Pharm., 128, 99, 1928.

Wachholder u. Ledebur, Pflüg. Arch., 229, 657, 1932; 231, 77, 1933.

АДАПТАЦИОННО-ТРОФИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ СИМПАТИЧЕСКОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И СВЕРТЫВАНИЕ КРОВИ

Г. И. Цобкалло

Институт эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности
им. акад. И. П. Павлова Академии Медицинских Наук СССР

Целью нашей работы было изучение тех изменений в тканях, которые зависят от адаптационно-трофического влияния симпатической нервной системы. Для этого в качестве теста мы воспользовались отношением тканей к процессу свертывания крови. Следовало выяснить, как отражаются на свертывании крови те физико-химические сдвиги в тканях, которые наступают под влиянием симпатической нервной системы. Исследование этого вопроса было проведено нами на тканях икроножных мышц лягушек.

МЕТОДИКА

Зимние лягушки (*Rana temporaria*) готовились для опытов таким образом, что одна лапка имела только симпатическую иннервацию, а другая была лишена иннервации. Для этого накануне опыта на одной стороне перерезались спинномозговые нервы 7-й, 8-й, 9-й и 10-й сразу по выходе из позвоночника до присоединения *rami communicantes*. На другой стороне перерезался седалищный нерв на бедре. Кровообращение в лапках было прекращено за несколько часов до начала опыта путем перевязки бедренных артерий, а также путем перетягивания лигатурой прочих тканей бедра, за исключением седалищного нерва на стороне с сохраненной симпатической иннервацией. Таким образом, мы получали лягушек, у которых одна лапка была связана с центральной нервной системой только посредством симпатических волокон, а другая не имела никаких связей.

Для исследования свойств тканей каждой лапки мы вырезали икроножную мышцу, взвешивали ее, измельчали и смешивали с десятикратным количеством физиологического раствора. Смесь оставляли стоять 15 мин. и затем фильтровали. Получался прозрачный фильтрат, представлявший вытяжку из икроножной мышцы. Такие вытяжки приготавливались из „симпатической“ мышцы и из десимпатизированной мышцы, и они испытывались в отношении действия на процесс свертывания цитратной крови кролика, содержащей 0,4% лимоннокислого натрия. При этом в каждом опыте брались три пробирки. В первую пробирку наливали 0,1 мл вытяжки из „симпатической“ мышцы, во вторую пробирку — 0,1 мл вытяжки из симпатэктомированной мышцы и в третью пробирку — 0,1 мл физиологического раствора для контроля. Затем, в каждую пробирку прибавляли по 1 мл цитратной крови кролика и после этого еще по 0,3 мл 5%-го раствора хлористого кальция. Содержимое пробирок перемешивалось и велось наблюдение за ходом свертывания крови. Для того, чтобы судить о скорости свертывания крови, мы отмечали по секундомеру время первого появления фибрина как момент начала свертывания, и время полной желатинизации крови — как момент окончания свертывания. Опыты ставились при комнатной температуре 18–20° С.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Работая по вышеуказанной методике, мы всегда наблюдали, что в тех пробирках, где в реакции участвовали вытяжки из мышц, скорость свертывания была иной, чем в той пробирке, где для контроля было

взято такое же количество физиологического раствора. Это зависело от того, что ткани мышц содержат тромбозиназу и гепарин, которые могут ускорять или замедлять процесс свертывания крови. Основным факт, полученный нами, состоял в том, что в пробирке, где была вытяжка из „симпатической“ мышцы, свертывание происходило значительно быстрее, чем в пробирке, где была вытяжка из симпатэктомированной мышцы. На табл. 1 представлены некоторые из этих опытов.

Таблица 1

Влияние на процесс свертывания крови вытяжек из мышц, имеющих симпатическую иннервацию и десимпатизированных

№ лягушки	Время первого появления фибрина (в мин.)			Время полной желатинизации (в мин.)		
	вытяжка из мышц с симпатической иннервацией	вытяжка из мышц десимпатизированной	физиологический раствор	вытяжка из мышц с симпатической иннервацией	вытяжка из мышц десимпатизированной	физиологический раствор
30	13	20	22	27	35	36
35	7	12	7 ³ / ₄	17	24	12
39	15	18 ¹ / ₂	23 ¹ / ₂	20 ¹ / ₂	26	27
52	12	20	26	17 ¹ / ₂	33	38

Из приведенных данных видно, что там, где была прибавлена в пробирку вытяжка из „симпатической“ мышцы, свертывание крови началось и заканчивалось раньше, чем там, где была прибавлена вытяжка из симпатэктомированной мышцы. Таким образом, совершенно отчетливо выступил тот факт, что при наличии симпатической иннервации в тканях мышцы значительно больше активной тромбозиназы, чем без симпатической иннервации.

Такое влияние симпатической нервной системы на ткани мышцы наблюдалось нами в опытах на нормальных лягушках. Но далее оказалось, что при определенных условиях может иметь место действие другого рода. Это наблюдалось в тех случаях, когда лягушке предварительно наносилось сильное болевое раздражение или она доводилась до состояния шока путем эквентрации. В опытах с болевым раздражением мы брали на лигатуру центральный отрезок седалищного нерва на стороне денервированной лапки и раздражали его сильным током от индукционной катушки в течение 10 мин.

В тех опытах, в которых производилась эквентрация, ненаркотизированная лягушка прикалывалась; у нее вскрывалась брюшная и грудная полости и затем в течение 25—60 мин. внутренности раздражались путем поколачивания, пощипывания пинцетом и потягивания за брызжейку. На табл. 2 представлены результаты некоторых опытов этой группы.

Как видно из приведенных опытов, прибавление к крови вытяжки из „симпатической“ мышцы действовало иначе, чем в норме, на процесс свертывания крови, если лягушка была подвергнута сильному раздражению. Следовательно, при шоке и при сильных болевых раздражениях, симпатические волокна по-другому влияли на ткани. В этих случаях вытяжка из мышцы, имевшей симпатическую иннервацию, не только не ускоряла реакции свертывания крови, а, наоборот, замедляла ее, причем

Таблица 2

* Влияние на процесс свертывания крови вытяжек из мышц, имеющих симпатическую иннервацию и десимпатизированных, при шоке и сильном болевом раздражении

Испы- тующий	Продолжительность и форма раздражения	Время первого появления фибрина (в мин.)				Время полной желатинизации (в мин.)		
		вытяжка из мышц с симпатиче- ской иннервацией	вытяжка из мышц десимпати- зированной	физиологи- ческий раствор		вытяжка из мышц с симпатиче- ской иннервацией	вытяжка из мышц десимпати- зированной	физиологи- ческий раствор
20	Эвентрация и раздражение брюшных внутренностей, 20 мин.	29	21	19		60	27	27
23	Эвентрация и раздражение внутрен- ностей, 30 мин.	42	15	18		51	20	24
26	Эвентрация и раздражение внутрен- ностей, 33 мин.	25	14	27		43	28	43
28	Эвентрация и раздражение внутрен- ностей, 60 мин.	20	5 $\frac{1}{2}$	15		30	21 $\frac{1}{2}$	35 $\frac{1}{2}$
29	Раздражение центрального отрезка седа- лищного нерва, 10 мин.	29	20	23		40	30	33
47	Сдавление лигатурой нервов пояснично- крестцового сплетения, 4 час. . . .	14	9	13		28	15	25
58	Раздражение центрального отрезка седа- лищного нерва, 10 мин.	12	9	8		22	17 $\frac{1}{3}$	13
64	Раздражение центрального отрезка седа- лищного нерва, 10 мин.	12	8 $\frac{1}{3}$	7		20	16	10 $\frac{1}{2}$

имело место не выпадение функции симпатической нервной системы, как это бывает после симпатэктомии, но активное влияние симпатической нервной системы только в противоположном направлении по сравнению с нормой. Это выражалось не только в уменьшении активности тромбокиназы, но и в увеличении активности гепарина. Такие особенности тканевого химизма при болевых раздражениях представляют большой интерес, так как наглядно раскрывают нам результаты изменения нервной трофики при этих условиях.

Изучая влияние симпатической нервной системы на ткани при сильных болевых раздражениях, мы ставили эти опыты на лягушках с интактным головным мозгом. Но дополнительно мы еще испытывали действие болевого раздражения и на лягушках с экстирпацией некоторых отделов головного мозга. И тут оказалось следующее. Если у лягушки удалялся только передний мозг и получалось „мезэнцефалическое животное“, то при болевых раздражениях наступало в „симпатической“ мышце уменьшение активности тромбокиназы и увеличение активности гепарина, как и у нормального животного с интактным головным мозгом. Если же у лягушки предварительно удалялся передний и промежуточный мозг, т. е. получалось „мезэнцефалическое животное“, то в этом случае болевое раздражение не вызывало вышеуказанного уменьшения активности тромбокиназы в „симпатической лапке“. У мезэнцефалических лягушек, несмотря на болевое раздражение, всегда в „симпатической“ мышце активность тромбокиназы была больше, чем в симпатэктомированной мышце. Это указывало на то, что данный эффект болевого раздражения был связан с наличием центров промежуточного мозга.

Резюмируя результаты наших опытов, можно сказать, что трофическое влияние симпатической нервной системы на ткани мышцы в отношении их к процессу свертывания крови может проявляться по-разному, в зависимости от состояния всей нервной системы. При нормальном состоянии ее получается увеличение активности тромбокиназы, ускоряющей процесс свертывания крови, а при шоке и после болевых раздражений получается усиление активности гепарина, тормозящего свертывание крови. Этот эффект болевого раздражения воспроизводится только при целостности промежуточного мозга. Он представляет, таким образом, результат рефлекса, начинающегося с афферентных волокон, к которым приложено болевое раздражение, и дальше идущего через центры с неизменным участием промежуточного мозга, от которого импульсы проводятся по системе симпатических путей в ткани мышцы.

Изложенные данные наших опытов относительно влияния мышечных вытяжек на процесс свертывания крови представляют результат изменения активности присутствующих в тканях мышц тромбокиназы и гепарина, так как при данной методике другие возможные сдвиги химизма мышц не могли оказывать никакого действия. Так, изменения pH не могли иметь значения, потому что мы смешивали один объем вытяжки с десятью объемами крови. При этом буферные вещества превосходящего объема крови полностью уничтожали влияние тех незначительных различий pH, которые могли быть в мышечных вытяжках. Что касается возможных различий в содержании кальция в мышечных вытяжках, то это тоже не могло иметь никакого значения, потому что мы прибавляли в начале опыта в каждую пробирку по 0.3 мл 5%-го раствора хлористого кальция. Этим создавалась такая большая концентрация кальция в смеси, что возможные незначительные различия содержания кальция в мышечных вытяжках не могли оказывать никакого влияния на ход реакции свертывания крови.

Кроме изучения действия вытяжек из мышц на процесс свертывания крови, мы еще обратили внимание и на то, как сказываются изменения в активности гепарина и тромбокиназы на коллоидах самой мышцы. Эти наблюдения мы сделали во время приготовления вытяжек из мышц следующим образом. Мы прибавляли к измельченной мышце десятикратное количество физиологического раствора и затем, после 15-минутного стояния смеси, фильтровали ее. При этом большая часть физиологического раствора переходила при фильтровании в вытяжку, а меньшая (30—40%) удерживалась тканями мышцы, оставшимися на фильтре.

Высчитывая эту часть, мы выражали ее в каждом случае в процентах от общего количества взятого физиологического раствора. Полученная таким образом величина была использована нами для количественной характеристики водоудерживающей способности мышцы. Эти наблюдения были поставлены в опытах на 31 лягушке и дали следующие результаты. В опытах на 15 лягушках получилось увеличение водоудерживающей способности в среднем на 2,7% у тех мышц, в которых активность гепарина была больше. В остальных 16 опытах большей частью не наблюдалось никакой разницы в водоудерживающей способности мышц, несмотря на различия в активности гепарина. Таким образом, в 48% опытов наблюдался параллелизм между повышением активности гепарина в мышцах и увеличением водоудерживающей способности их коллоидов. Хотя это удавалось наблюдать не во всех опытах, процент положительных результатов все же был такой, что нельзя было с ним не считаться, и мы имеем основание утверждать, что изменения в активности гепарина и тромбокиназы в мышце отражаются и на коллоидах ее тканей. При этом с увеличением активности гепарина в тканях повышается их водоудерживающая способность. Таким образом, если в процессе свертывания крови изменения в содержании гепарина влияют на явления гидратации и дегидратации коллоидов, то этим действие гепарина не ограничивается, а оно распространяется и на коллоиды тканей мышцы. Тут тоже — чем больше активность гепарина, тем больше сродство коллоидов к воде.

Таким образом, результаты наших опытов, относительно регулирующего влияния симпатической нервной системы на содержание в мышце гепарина и тромбокиназы, могут иметь значение не только при изучении свертывания крови. В части опытов удалось наблюдать и изменения физико-химических свойств коллоидов самой мышцы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основной вывод из наших опытов состоит в том, что под влиянием симпатической нервной системы изменяется сила действия двух очень активных веществ — тромбокиназы и гепарина. Это представляет интерес по различным причинам.

Прежде всего, надо отметить, что изменения активности тромбокиназы и гепарина могут очень сильно сказываться в реакции данного органа на внешние воздействия. Форма коллоидного состояния тканевых белков и, в частности, свертываемость или несвертываемость крови имеют при этом большое значение. Возможность регулирования этих явлений посредством симпатической нервной системы представляет поэтому очень интересное проявление ее адапционно-трофического влияния.

ИНТЕРОЦЕПТОРЫ И СКЕЛЕТНАЯ МУСКУЛАТУРА

СООБЩЕНИЕ I. ВЛИЯНИЕ РАЗДРАЖЕНИЯ ИНТЕРОЦЕПТОРОВ КИШЕЧНИКА И МОЧЕВОГО ПУЗЫРЯ (МЕХАНОРЕЦЕПТОРОВ) НА СКЕЛЕТНЫЕ МЫШЦЫ

В. Н. Черниговский

Кафедра физиологии Военно-морской Медицинской Академии, Ленинград

Изучение интероцепторов, принявшее за последние годы столь широкий размах, привело не только к открытию новых фактов, но и заставило по-иному оценить наблюдения, сделанные ранее.

Можно считать твердо установленным самый факт существования интероцепторов. Поэтому главной задачей является сейчас не описание новых рефлексов, а детальный анализ тех физиологических механизмов, которые определяют развитие и протекание интероцептивных рефлексов.

В процессе изучения интероцептивных рефлексов были исследованы, главным образом, рефлексы на дыхание и сердечно-сосудистую систему. Важность изучения этих влияний очевидна. Однако ясно, что раздражение интероцепторов сказывается не только на дыхании и сердечно-сосудистой системе. Особо интересным представляется вопрос о возможных влияниях интероцептивных стимулов на функции скелетной мускулатуры.

Отдельные наблюдения, сделанные во время прежних работ (Черниговский, 1939, 1940, 1941, 1943) побудили нас заняться систематическим изучением прямых влияний с интероцепторов на скелетные мышцы. Это казалось нам тем более своевременным, что не прямые влияния с интероцепторов на скелетные мышцы в порядке временной связи уже служили предметом исследования школы К. М. Быкова.

Заслугой Э. Ш. Айрапетьянца является то, что ему и его сотрудникам удалось не только показать полную возможность вызвать движения мышц в порядке временной связи, воздействуя на интероцепторы, но и изучить основные закономерности образования временных интероцептивных связей на скелетную мускулатуру (Айрапетьянц, 1937, 1939, 1940, 1941, 1942).

Помимо этого нам казалось, что изучение прямых влияний с интероцепторов на мышцы при надлежащей разработке в будущем сможет оказать помощь в объяснении тех изменений в состоянии мышц при заболеваниях внутренних органов, которыми так богаты клиники внутренних и нервных болезней. Эти изменения, во многих случаях являясь патогномоничными симптомами, не имеют надлежащего физиологического объяснения.

В литературе имеется значительное количество работ, в которых описывается изменение в состоянии мышц при воздействии на внутренние органы.

Budge (1846), Curboki (1872), Goltz (1863) и Sano (1909) наблюдали общие движения у животных при воздействиях на различные внутренние органы. Эти явления были достаточно постоянны для того, чтобы привлечь к себе внимание.

Повидимому Sherrington (1911) впервые предпринял попытку обсудить возможные пути связей экстероцептивного и интероцептивного полей. По его мнению, „Экстероцептивные дуги оказываются в большинстве сегментов менее тесно связанными с висцеральной мускулатурой, чем со скелетной. Интероцептивные же дуги оказываются в большинстве сегментов менее тесно связанными со скелетной мускулатурой, чем с висцеральной. Выражаясь физиологически, между теми и другими как бы вставлено сопротивление. Но оба как экстероцептивное, так и интероцептивное поля, легко влияют с помощью нервных путей на сосудистую мускулатуру“.

Это положение, определяющее взаимоотношение экстероцептивного и интероцептивного полей в самой общей форме, сохраняет свою силу и по сей день.

Наряду с явлениями возбуждения скелетной мускулатуры, ряд авторов уже давно отметил также и торможение. Meltzer (1882) наблюдал торможение скелетных мышц, наступающее во время акта глотания. Впоследствии Ухтомский (1911) наблюдал торможение сокращений мышц, вызванных раздражением моторных центров коры во время акта глотания и дефекации, тщательно это исследовал и, как известно, использовал его в созданном им учении о доминанте.

Изменения в состоянии скелетных мышц при поражении внутренних органов патологическими процессами привлекались и для анализа синдромов, наблюдаемых в клинике (Mackenzie, 1930).

Однако наиболее интересные в плане наших работ эксперименты были опубликованы в ряде исследований, появившихся в печати в 30-х годах нашего столетия. Johnson и Luckhardt (1927) обнаружили, что повышение интрапульмонального давления ведет к отчетливому торможению коленного рефлекса. Через два года Strughold (1929) опубликовал работу, в которой отметил, что торможение коленного рефлекса наблюдается и у человека в момент глубокой инспирации. В дальнейшем, King, Blair и Garrey (1931), Смирнов (1936), Schweitzer и Wright (1937), Kaufmann (1938), Трофимов и Раевский (1938а, 1938б), Гедеванишвили (1941) также описали торможение коленного рефлекса или рефлекторных сокращений мышц, вызываемых раздражением соответствующих афферентных нервов, при раздражении центрального конца блуждающих нервов. Расходясь в различных деталях, все авторы единодушны в том, что изменения рефлексов не связаны с колебаниями кровяного давления.

Коленный рефлекс тормозится также, как это показали Dusser de Barenne и Ward (1937), при растяжении мочевого пузыря, прямой кишки, желчного пузыря и кишечника. По их мнению, торможение сокращений разгибателя являлось следствием возбуждения центра сгибателя. Впрочем, последнее вряд ли верно, так как Bower (1939) показал, что торможение может охватывать как сгибатели, так и разгибатели. Прямые влияния на мышцы с интероцепторов мочевого пузыря, выражавшиеся в сокращении прямых мышц живота, были описаны Pratt (1938), Barclay и Franklin (1937). Торможение рефлекса питания у лягушки при растяжении клоаки было описано Макаровым (1926).

Феномен защитного напряжения мышц передней брюшной стенки послужил объектом изучения в работах Гончарова (1945) и Лавочкина (1939).

Наконец, совсем недавно Франкштейн (1946) наблюдал у дегеребрированных кроликов уменьшение ригидности экстензоров задних конечностей при сжимании наполненного мочевого пузыря.

Однако наиболее обстоятельной работой, заслуживающей особого упоминания, является работа Беритова и Бакурадзе (1943), с которой мы познакомились в конце 1944 г. Беритов и Бакурадзе раздражали, путем растяжения, механорецепторы мочевого пузыря, двенадцатиперстной кишки, прямой кишки, желудка и желчного пузыря. Регистрировались рефлекторные сокращения мышц антагонистов задних конечностей, вызывавшиеся ритмическими раздражениями соответствующих афферентных нервов или задних корешков. Опыты были поставлены на люмбальных или торако-люмбальных препаратах. По данным этих авторов, раздражение интероцепторов или нервов, иннервирующих внутренние органы, вызывает общее, разлитое торможение мускулатуры всего тела. Только на препаратах с высокой возбудимостью иногда отмечались сокращения мышц конечностей. Более постоянным был двигательный эффект прямых мышц живота.

Наблюдавшиеся при раздражении интероцепторов явления облегчения не постоянны и за ними почти всегда следует общее торможение. Раздражение интероцепторов желудка, кроме того, вызывало и торможение дыхания, чего авторы не наблюдали при раздражении других интероцепторов. По мнению Беритова и Бакурадзе, раздражение интероцепторов вызывает в общем те же самые последствия, что и раздражение рецепторов кожи, т. е. общее, разлитое торможение. Оно является следствием активирования нейропиля и анаэлектротонического торможения двигательных нейронов.

Уже во время подготовки этой работы к печати мы познакомились с исследованием Downpen и McSwiney (1946), в котором сообщается о возможности получать движение конечности в ответ на раздражение (пощипывание) кишечника, брыжейки

и поджелудочной железы. К этой работе мы вернемся при обсуждении собственных результатов.

Следует добавить также, что раздражение интероцепторов не только влияет на функцию сократимости мышц, но и на возбудимость. В работе Могеновича (1941) приводится целый ряд экспериментов, указывающих, что раздражение интероцепторов вызывает изменения моторной хронаксии мышц.

Резюмируя приведенный краткий обзор литературы, можно сказать следующее: несомненно, что прямые влияния с интероцепторов на скелетные мышцы — достаточно твердо установленный факт. Несомненно также и то, что до сего времени этот вопрос не подвергался детальному и систематическому изучению. Пока невозможно дать сколько-нибудь удовлетворительное объяснение механизмам прямых влияний на мускулатуру.

Наконец, подавляющее большинство исследователей отмечает торможение, как единственный или почти единственный тип влияний импульсов с интероцепторов на мускулатуру.

Все это дает основание думать, что планомерное изучение разобранного вопроса может дать важные в теоретическом и практическом отношении результаты и что работа в этом направлении вполне оправдана.

МЕТОДИКА

Приступая к систематическому изучению влияний с интероцепторов на мышцы, мы остановились на такой форме опыта, которая позволила бы учесть прямое влияние на сократительную способность мышц — свойство наиболее существенное с точки зрения функций, выполняемых ими в организме.

Опыты ставились на кошках. Большая часть была проделана на животных децеребрированных по Шеррингтону. Все подготовительные операции (препаровка сосудов, нервов, мышц, подготовка соответствующих внутренних органов и децеребрация) велись под общим ингаляционным наркозом (эфир + хлороформ). После децеребрации наркоз прекращался и спустя 1 час или более начинался опыт.

У животного отпрепаровывались на обеих задних конечностях *m. semitendinosus*, *m. tibialis anticus*, *m. gastrocnemius* и иногда прямые мышцы живота. Сухожилие мышцы соединялось прочной нитью с туго натянутой капсулой Маррея. Рычаг капсулы, к которому прикреплялась нить, опирался на укрепленный на резине пелот. Рычаг был снабжен пружиной, плотно прижимавшей его к пелоту. При сокращении мышца давила на рычаг и давление это передавалось пелоту. Если происходило расслабление мышцы, тяга ее на рычаг ослабевала и под действием эластичности резины, затягивавшей капсулу, рычаг вместе с пелотом двигался в противоположную сторону.

Таким образом, мы могли достаточно точно регистрировать как сокращения, так и расслабления соответствующих мышц. Сокращения мышц записывались в виде движения рычага записывающей капсулы вверх, расслабление — движением рычага вниз. Воспринимающая капсула воздушной передачей соединялась с записывающей. Эта методика, не уступая в точности обычной, с помощью прямого миографа Маррея, как показали специальные опыты, дает возможность без труда записывать на барабане кимографа одновременно с сокращениями мышц ряд других показателей (кровенное давление, дыхание и т. п.). Конечности животного прочно фиксировались винтами. В ряде опытов, где мы не прибегали к децеребрации, животное после привязывания к станку переводилось на внутривенный наркоз (уретан, хлоралоза, гексенал, циклонал), на фоне которого и велось все исследование.

В опытах, где изучалось действие раздражения интероцепторов на текущую деятельность мышц, соответствующий нерв подвергался раздражению ритмичными тетанизирующими ударами индукционного тока. Частота раздражения — 1 раз в 3—4 секунды.

В качестве раздражения интероцепторов мы прибегали к повышению давления в отрезках тонкого и толстого кишечника, мочевого пузыря и особо области баугиниевой заслонки.

Степень повышения давления регистрировалась ртутным манометром.

ОПЫТЫ

Прямые влияния с интероцепторов на мышцы возможны а priori в двух вариантах: во-первых, раздражение интероцепторов может вызывать сокращение или расслабление соответствующей мышцы или группы мышц, дотоле находившихся в состоянии покоя; во-вторых, раздражение интероцепторов может оказать то или иное воздействие на деятельное состояние мышцы, в которое она приведена раздражением соответствующего афферентного нерва. Мы позволили себе ради удобства воспользоваться для определения обоих типов влияний той терминологией, которая давно принята школой К. М. Быкова по отношению к влияниям, исходящим из коры головного мозга на внутренние органы.

Как известно, различают „пусковые“ и „корректирующие“ влияния. В соответствии с этим тот случай, когда раздражение интероцепторов вызывало сокращение покоящейся мышцы, мы обозначали как „пусковое“ влияние. В тех случаях, когда импульс с интероцепторов оказывал действие на текущую деятельность мышц, мы говорим о „корректирующих“ влияниях.

Проделанные опыты показали, что раздражение интероцепторов всех перечисленных выше органов способно вызвать сокращение до того покоящихся мышц. Иными словами, со стороны интероцепторов могут исходить „пусковые“ влияния на скелетные мышцы. Примеры таких влияний иллюстрируются рисунками 1, А, В, В.

Приводимые рисунки, конечно, составляют только часть из большого количества подобных записей. Мы можем сказать, что любой из испытанных нами органов был способен при определенных условиях „пустить в ход“ дотоле покоящуюся мышцу. При этом характер наблюдавшихся ответов мышц охватывал все возможные комбинации. Мы наблюдали сокращения двух мышц-антагонистов, могли иметь место типичные реципрокные отношения, а также и одновременное расслабление обеих мышц. Однако не все мышцы в одинаковой степени легко реагируют на раздражение интероцепторов, и не все органы одинаково легко способны „пускать в ход“ мышцы.

С наибольшей легкостью реагируют на раздражение механорецепторов прямые мышцы живота. Во-первых, даже в тех случаях, когда мышцы конечностей остаются спокойными, прямые мышцы живота отвечают отчетливым сокращением (рис. 1, В). Во-вторых, пусковые влияния с наибольшей легкостью возникали с мочевого пузыря, толстого кишечника и баугиниевой заслонки. Сравнительно трудней их можно было вызвать раздражением интероцепторов тонкого кишечника. Это вполне согласуется с утверждением Шеррингтона, что некоторые участки интероцептивного поля находятся в особо тесной связи с соматическими рефлекторными дугами. К таким участкам, по его мнению, относятся глотка, мочевого пузыря и конечная часть кишечной трубки. Совершенно несомненен также и тот факт, что степень вегетативной реакции не находится в какой-либо прямой связи с ответом мускулатуры. Можно наблюдать великолепные „пусковые“ влияния в отсутствии или при очень скромных вегетативных рефлексах и наоборот.

Наконец, мы могли отметить явственное торможение дыхания при раздражении интероцепторов мочевого пузыря (рис. 1), в противоположность Беритову и Бакурадзе, наблюдавшим такое влияние только при раздражении интероцепторов желудка.

Если сделать попытку схематически выразить сравнительную способность интероцепторов отдельных органов оказывать „пусковое“ влияние, то можно построить следующий ряд: мочевой пузырь > толстый кишечник > баугиниева заслонка > тонкий кишечник. Таковы в общих

чертах данные, относящиеся к „пусковым“ влияниям с интероцепторов на мышцы.

По сравнению с „пусковыми“ влияниями, „корректирующие“ изучены гораздо полнее. Это нельзя не поставить в связь с тем, что последние

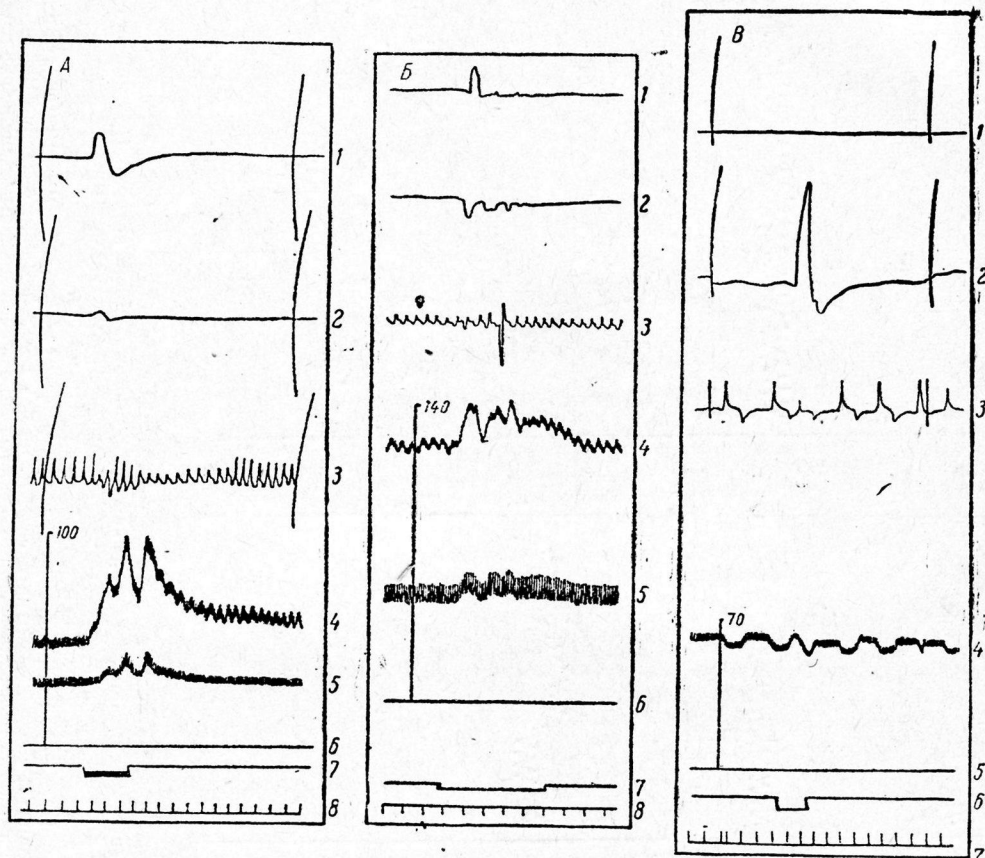


Рис. 1, А. Влияние раздражения интероцепторов мочевого пузыря на мышцы, находящиеся в покое. Децеребрированная кошка. 1—правый *m. tibialis ant.*; 2—правый *m. gastrocnemius*; 3—дыхание; 4—кровяное давление в сонной артерии (рт. манометр); 5—то же самое—запись мембранным манометром; 6—нулевая линия ртутного манометра; 7—отметка раздражения; 8—время—5 сек. Давление в мочевом пузыре—100 мм Hg.

Рис. 1, Б. Влияние раздражения интероцепторов баугиниевой заслонки на мышцы, находящиеся в покое. Интактная нервная система. Наркоз—уретан. 1—правый *m. semitendinosus*; 2—левый *m. semitendinosus*; 3—дыхание; 4—кровяное давление в сонной артерии (рт. манометр); 5—то же самое—запись мембранным манометром; 6—нулевая линия манометра; 7—отметка раздражения; 8—время—5 сек. Давление—100 мм Hg.

Рис. 1, В. Влияние раздражения интероцепторов толстого кишечника на мышцы, находящиеся в покое. Децеребрированная кошка. 1—правый *m. semitendinosus*; 2—левая прямая мышца живота; 3—дыхание; 4—кровяное давление в сонной артерии (рт. манометр); 5—нулевая линия ртутного манометра; 6—отметка раздражения; 7—время—5 сек. Давление—70 мм Hg.

вызываются с большей легкостью и находятся под управлением экспериментатора, в большей степени, чем „пусковые“ влияния. Как это следует из приведенного обзора, подавляющее большинство авторов наблюдало тормозящие влияния с интероцепторов на текущую деятельность мышцы. Это, действительно, весьма частый, но далеко не являющийся правилом тип воздействия. Он обычно хорошо выражен и потому

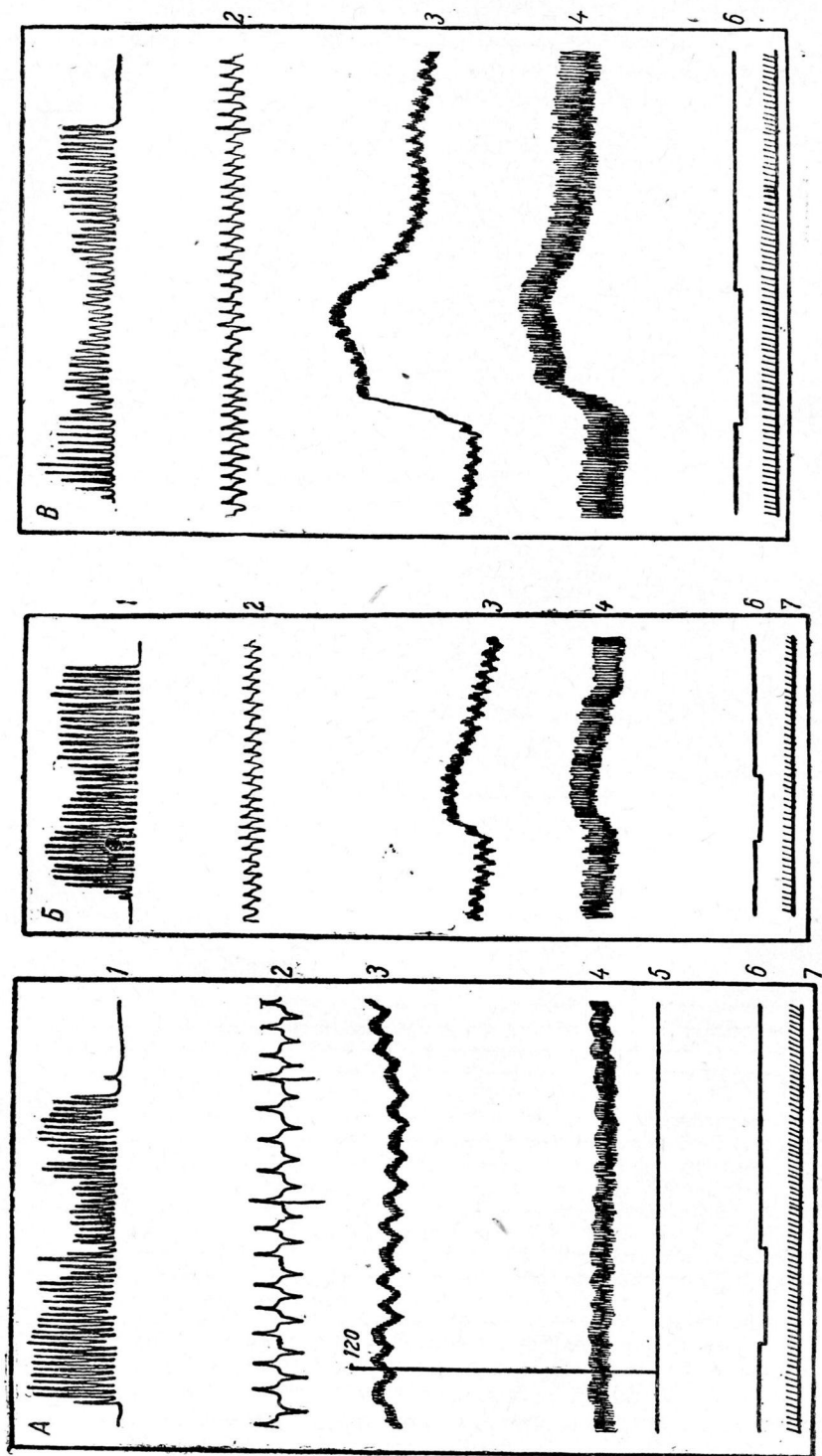


Рис. 2, А. Влияние раздражения интероцепторов тонкого кишечника на рефлекторные сокращения мышц. Децереброванная кошка. 1 — сокращения правого *m. semitendinosus*; 2 — дыхание; 3 — кровяное давление в сонной артерии (рт. манометр); 4 — то же самое — запись мембранным манометром; 5 — нулевая линия ртутного манометра; 6 — отсчетка раздражения; 7 — время — 1 секунда. Субмаксимальная стимуляция нерва. Давление 110 мм Hg.

Рис. 2, Б. Влияние раздражения интероцепторов баугиниевой заслонки на рефлекторные сокращения мышц (*m. semitendinosus*). Децереброванная кошка. Порядок записей тот же, что и на рис. 2, А, но без нулевой линии. Давление 100 мм.

Рис. 2, В. Влияние раздражения интероцепторов мочевого пузыря на рефлекторные сокращения мышц. Децереброванная кошка. Первая сверху запись — сокращения левого *m. semitendinosus*. В остальном порядок записей тот же, что и на рис. 2, Б. Давление 80 мм Hg.

прежде всего привлекает внимание наблюдателя. Подобного типа влияния могут быть иллюстрированы записями, представленными на рис. 2, А, Б, В и рис. 3. Во всех случаях угнетение рефлекторных сокращений совершенно явное. При этом снова можно отметить, что налицо отсутствие прямой связи между величиной вегетативной реакции и сте-

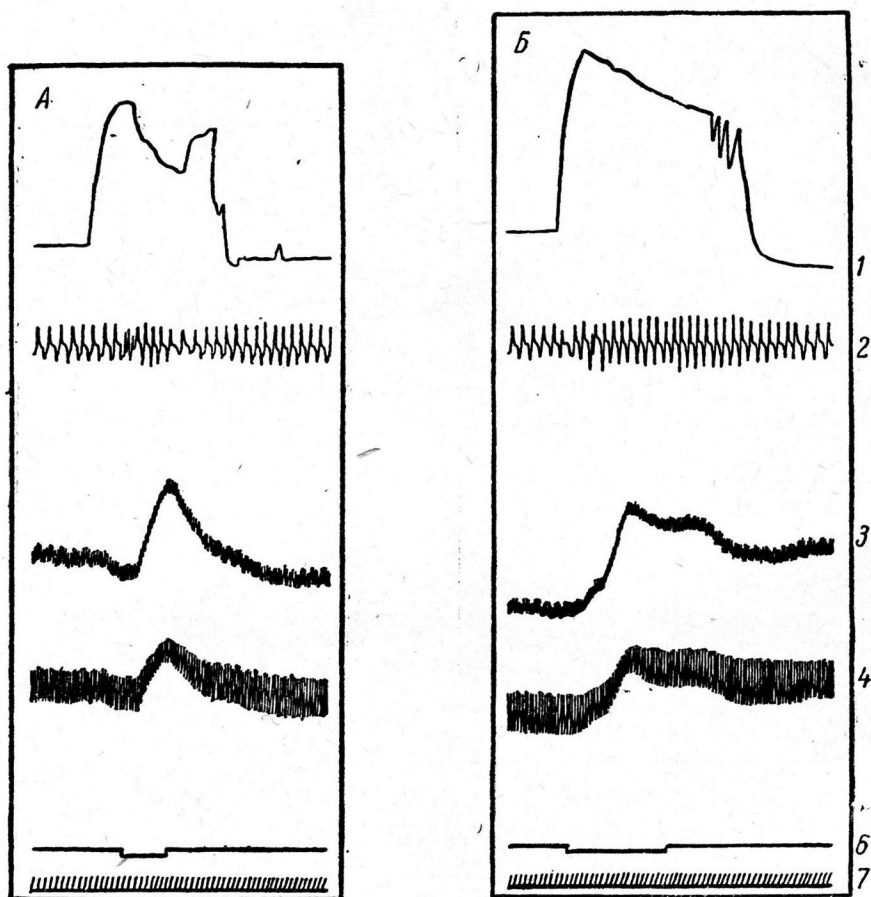


Рис. 3. Влияние раздражения интероцепторов мочевого пузыря на рефлекторный тетанус правого *m. semitendinosus*, вызванный непрерывной стимуляцией *n. peroneus*. А — Раздражение интероцепторов мочевого пузыря. Давление 80 mm Hg. Б — контрольная запись. Раздражения интероцепторов не производилось. Порядок записей тот же, что и на рис. 2, Б.

пенью торможения мышечных сокращений (ср. рис. 2 А и 2 Б). Как видно из рис. 3, торможение может быть обнаружено достаточно убедительно и в том случае, когда интероцептивное раздражение „накладывается“ на рефлекторный тетанус. Ясное „западение“ на кривой мышечного сокращения совпадает с вершиной развития вегетативного рефлекса.

Однако как ни рельефно выступает тормозящее влияние интероцептивных стимулов, все же оно не может быть признано исключительным. Далеко нередко, даже в тех опытах, где мы видели торможение сокращений мышц во время действия интероцептивных импульсов, ему предшествует явная стимуляция сокращений (рис. 4).

Это явление наблюдали Беритов и Бакурадзе и оценили его как облегчение. С нашей точки зрения дело не в терминологии, а в том, что мы имеем явную стимуляцию рефлекторных сокращений мышцы. Эта стимуляция эфемерна, преходяща, но она несомненно может быть обнаружена и не представляет экспериментального раритета. Кроме того,

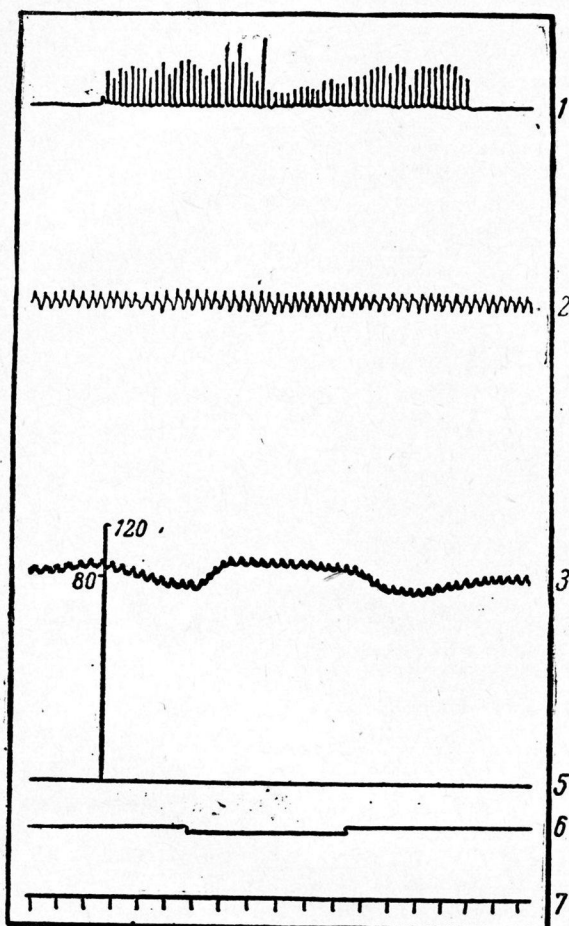


Рис. 4. Влияние раздражения интероцепторов тонкого кишечника на рефлекторные сокращения правого *m. semitendinosus*. Субмаксимальная стимуляция нерва. Интактная нервная система. Наркоз — диклонал. Усиление сокращения мышцы в первую фазу действия интероцептивного раздражения. Порядок записей тот же, что и на рис. 2, Б, за исключением записи мембранным манометром. Время — 5 секунд. Давление 100 мм Hg.

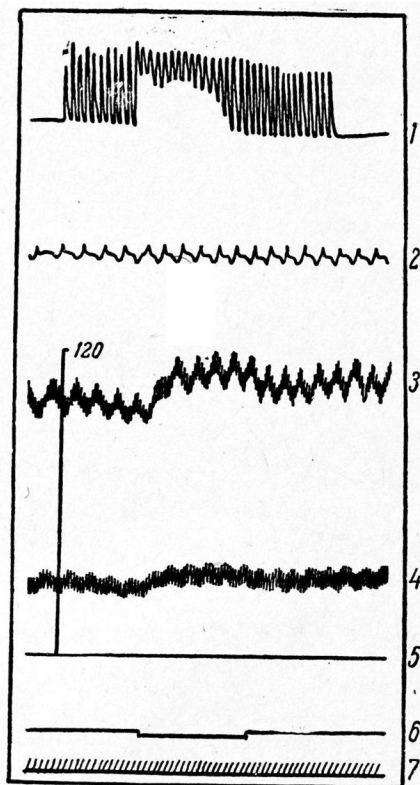


Рис. 5. Влияние раздражения интероцепторов мочевого пузыря на рефлекторные сокращения правого *m. semitendinosus*. Децеребрированная кошка. Порядок записей тот же, что и на рис. 2, А. Время — 1 секунда. Давление — 80 мм Hg. Субмаксимальная стимуляция нерва.

мы располагаем материалом, где единственным следствием интероцептивного импульса является возбуждение сокращений мышцы.

В этом отношении интерес представляют опыты, в которых мы наблюдали весьма своеобразную форму влияния интероцептивных импульсов. Один из таких опытов представлен на рис. 5.

Эта запись представляет собою как бы зеркальное изображение записи, приводимой на рис. 2, А. Мышечные сокращения в момент действия интероцептивного стимула резко уменьшены, но это уменьше-

ние идет за счет нижней части кривой, в то время как уровень подъема рычага остается неизменным.

Мы полагаем, что в данном случае речь идет не о торможении сокращений, а о повышении тонуса сокращающейся мышцы, своеобразной контрактуре ее, которая в сочетании с ответами мышцы на каждую ритмическую стимуляцию афферентного нерва и дает особую картину записи.

Однако в наиболее простой и ясной форме стимулирующее действие импульсов с интероцепторов представлено на рис. 6 и 7. В обоих случаях

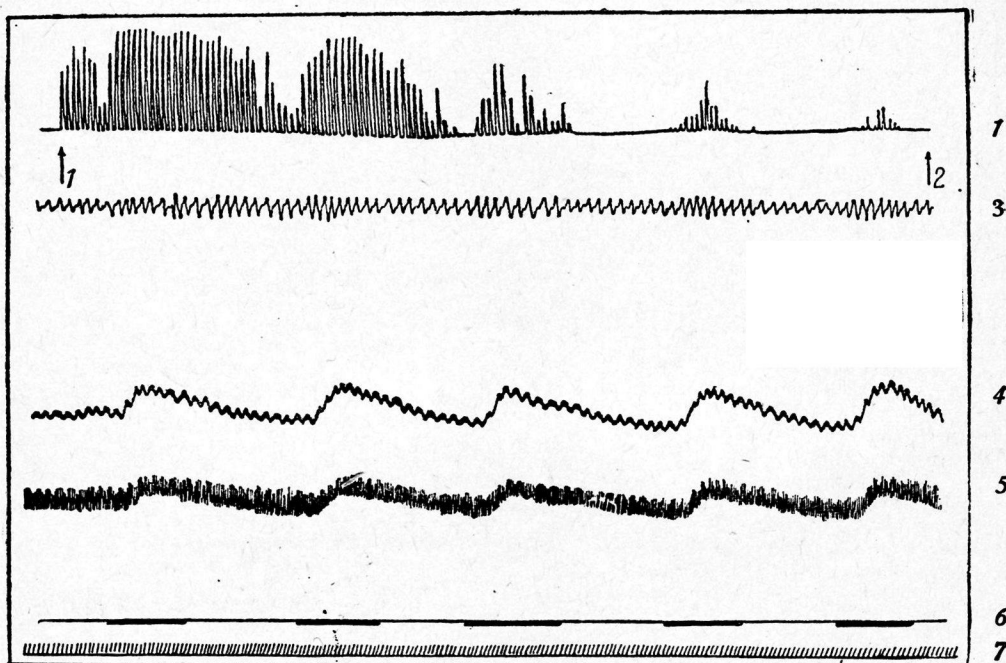


Рис. 6. Влияние раздражения интероцепторов тонкого кишечника на рефлекторные сокращения правого *m. semitendinosus*. Децеребрированная кошка. Субмаксимальная стимуляция нерва. Нерв (*n. peroneus*) стимулируется непрерывно с момента, указанного стрелкой 1 по 2. Давление — 80 мм Hg. Порядок записей тот же, что и на рис. 2, А но без нулевой линии.

усиление сокращений мышц в момент действия интероцептивных импульсов совершенно явственным. При этом оно не сопровождается последующим торможением. В обоих случаях усиливающий эффект мог быть получен несколько раз подряд,¹ и записи, представленные на этих рисунках, — не что-либо исключительное, а достаточно часто наблюдавшееся явление.

Подобного же рода стимуляцию мы могли наблюдать и в несколько иной форме опыта, когда на фоне явного торможения сокращений одного *m. semitendinosus* под влиянием интероцептивных импульсов, второй, на контралатеральной стороне, находившийся до этого в покое, давал ряд отчетливых сокращений (рис. 8). Таковы данные, относящиеся к вопросу о коррегирующих влияниях с интероцепторов на скелетные мышцы.

¹ На рис. 6 все эти повторные раздражения и приведены полностью.

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Экспериментальный материал, приведенный выше, вполне подтверждает необходимость расширить представление о рецепторном поле, с кото-

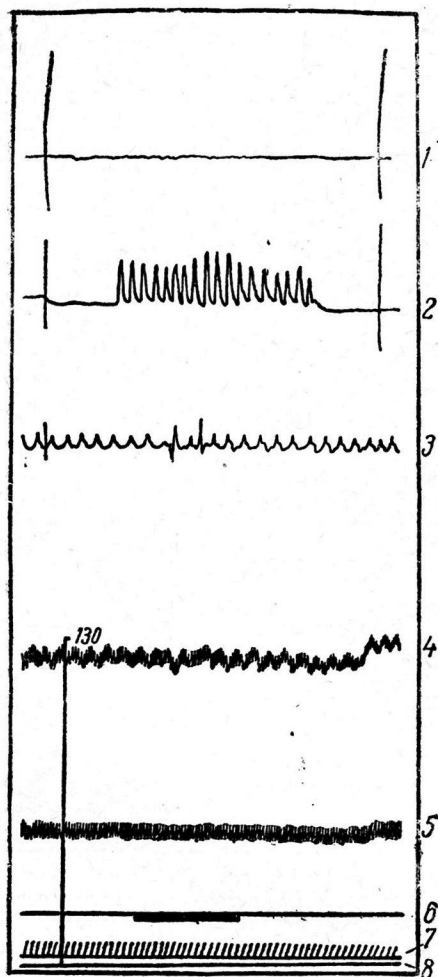


Рис. 7. Влияние раздражения интероцепторов толстого кишечника на рефлекторные сокращения правого *m. semitendinosus*. Децеребрированная кошка, сверхпороговая стимуляция нерва. 1 — левый *m. semitendinosus*; 2 — правый *m. semitendinosus*; 3 — дыхание; 4 — кровяное давление в сонной артерии (рт. манометр); 5 — то же самое — запись мембранным манометром; 6 — отметка раздражения; 7 — время 1 секунда; 8 — нулевая линия ртутного манометра.

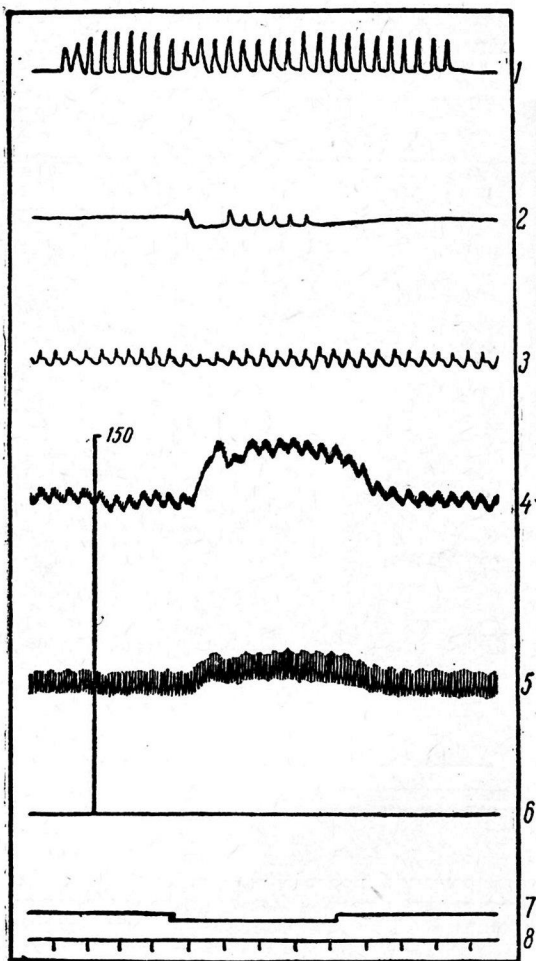


Рис. 8. Влияние раздражения интероцепторов баугиниевой заслонки. Животное с интактной нервной системой. Незначительное торможение рефлекторных сокращений правого *m. semitendinosus* и возбуждение левого. 1 — сокращения правого *m. semitendinosus*; 2 — сокращения левого *m. semitendinosus*; 3 — дыхание; 4 — кровяное давление в сонной артерии (рт. манометр); 5 — то же самое — запись мембранным манометром; 6 — нулевая линия манометра; 7 — отметка раздражения (давление 110 mm Hg); 8 — время — 5 секунд.

рого могут быть получены рефлекторные влияния на скелетные мышцы, за пределы экстероцептивного. Импульсы с интероцепторов способны вызвать не только ответ покоящихся мышц в виде сокращения их или изменения тонуса, но они способны оказать также существенное влия-

ние на текущий процесс возбуждения в соматической рефлекторной дуге.

Характерно при этом, что в случае „пусковых влияний“ ответ мышц носит вполне упорядоченный характер. Однако остается и на сей день правильной мысль Шеррингтона, приведенная нами выше, о своеобразном „сопротивлении“, вставленном на пути, по которому двигаются интероцептивные импульсы к соматическим двигательным центрам.

Это выражается прежде всего в том, что получить влияния с интероцепторов на мышцы значительно труднее, чем с экстероцепторов. Эти затруднения особенно ощутительны, когда дело идет о получении „пусковых влияний“.

Естественно поэтому, что прежде всего возникает вопрос о природе „сопротивления“ и, следовательно, о причинах затруднений в получении прямых влияний на мышцы.

Можно было бы полагать, что раздражения интероцепторов редко достигают той силы, какая необходима для получения рефлекторного ответа мышц. Трудно, конечно, сравнивать интенсивность раздражения интероцепторов в условиях повышения давления в полом, гладко-мышечном органе с интенсивностью, например тактильного раздражения кожи. Однако если принять во внимание большую величину поверхности, подвергаемой раздражению (resp. число интероцепторов), в одном случае, и ничтожно малые размеры ее в другом, то вряд ли можно отнести трудность получения „пусковых влияний“ на счет более слабого раздражения интероцепторов.

Кроме того, для того, чтобы получить рефлекс на мышцы, мы должны были всегда превышать ту степень раздражения интероцепторов, которая необходима для получения отчетливой реакции со стороны кровяного давления и дыхания.

Если принять во внимание, что любой афферентный импульс вызывает возбуждение в целом ряде центральных нейронов, а локальная рефлекторная реакция является следствием торможения в определенных частях соматической рефлекторной дуги, то вероятно, что особая интенсивность, необходимая для получения рефлекса на мышцы, требуется для преодоления торможения в соответствующих рефлекторных дугах. Более интенсивное воздействие на интероцепторы вызывает не только возбуждение в центральных образованиях, прямо связанных с данным интероцептивным полем, но возбуждение иррадирует и на другие центральные нейроны, „пробивая“ имеющееся сопротивление.

Мы не располагаем сейчас материалом, который мог бы вполне раскрыть сущность этого сопротивления. Однако кажется, что сейчас могут быть намечены пути для его понимания. Помощь в этом отношении нам могут оказать наблюдения, сделанные на новорожденных животных (котят) в первые дни после рождения. Оказалось, что в этих условиях получить „пусковые влияния“ не составляет особого труда и что они отличаются весьма большой интенсивностью и постоянством.

Несомненно, что нервная система новорожденных животных далеко не вполне сформирована функционально и локомоция их не носит того упорядоченного характера, как это имеет место у взрослых животных. У новорожденных животных координация, в смысле правильных отношений мышц-антагонистов конечностей, несовершенна и, по данным Аршавского и его сотрудников (Еникеева 1944; Розанова, 1944), возникает между 14-м и 20-м днем жизни, когда может быть осуществлен рефлекс стояния. Согласно данным Волохова и Стакалич (1946), у эмбрионов также имеет место обобщенная двигательная реакция на раздражение на определенных стадиях развития.

Нам кажется, что первостепенное значение имеет здесь окончательное формирование афферентных влияний, поступающих с мышечных проприоцепторов в центральную нервную систему.

Из исследований Л. А. Орбели и Кунстман (1924), Черневского (1935), Шумиловой (1945) и Винокурова (1945, 1946) известно, что деафферентированная конечность как-раз отличается необыкновенной восприимчивостью к протеканию возбуждения в различных участках центральной нервной системы. Сопоставляя все сказанное, мы считаем, что природа „сопротивления“, отмеченного Шеррингтоном, должна быть заложена именно в том, что потоки афферентных импульсов с мышц конечностей и создаваемые ими условия в моторных нейронах и ограничивают влияние с интероцепторов на мышцы. Процесс постоянной афферентации создает, таким образом, условия, при которых локомоторный акт освобождается от побочных, могущих стать помехой, влияний.

Весьма возможно, что при некоторых специальных условиях (наличие патологического процесса, состояние повышенной возбудимости центральной нервной системы) раздражение интероцепторов может легко преодолевать это сопротивление, вызывая двигательный ответ. Хорошим примером является феномен защитного напряжения брюшной стенки (*défense musculaire*), появляющийся при заболеваниях органов брюшной полости.

Мы уже отмечали раньше, что рефлексы на мышцы наиболее часто получались при раздражении интероцепторов толстого кишечника и мочевого пузыря. Сюда следует прибавить и интероцепторы прямой кишки. Это явление интересно в двух отношениях. Хорошо известно (Крид, Денни-Броун, Икклс, Лидделл и Шеррингтон, 1935), что раздражение какого-либо афферентного нерва вызывает рефлекторный ответ не одной какой-нибудь мышцы, а целой группы их. Вместе с тем, всегда существует более тесная связь между определенным рецептивным полем и определенной мышцей. Так, раздражения *p. peroneus*, *p. popliteus* и *p. sartorius* — все способны вызвать сокращение *m. semitendinosus*. Однако наибольшей интенсивности сокращение мышцы достигает в случае раздражения *p. peroneus*. Мы можем считать, что существует также и определенная связь между некоторыми интероцептивными полями и скелетными мышцами. Такая особая связь некоторых интероцептивных полей с мускулатурой не является случайной и уже подмечалась и ранее. Нам кажется, что она должна быть поставлена в прямую связь с тем, что участие мышц задних конечностей составляет неприменную часть сложного координационного акта дефекации и мочеиспускания.

Характерная поза животного, когда оно как бы „застывает“ на время в определенном положении, по всей вероятности связана с потоками интероцептивных импульсов, поступающих в центральную нервную систему с определенных интероцептивных полей, и влияющих на распределение тонуса в определенных мышечных группах.

В этом отношении важны явления, наблюдавшиеся Франкштейном и нами (рис. 9), изменения тонуса мышц задних конечностей при раздражении интероцепторов мочевого пузыря.

Надо полагать, что сохранение этих связей между мышцами и определенными интероцептивными полями явилось следствием эволюционного процесса, сохранившего биологически важные отношения и исключившего ненужные, биологически неоправдываемые влияния на мышцы с интероцепторов.

Нам остается коснуться еще вопроса о причинах большого разнообразия влияний, коими проявляется действие интероцептивных импульсов на мышцы. Несомненно, что решающим здесь является состояние

возбудимости центров спинного мозга. К сожалению, в данный момент мы не можем дать конкретного ответа на вопрос, почему интероцептивные импульсы могут вызывать то антагонистические ответы двух мышц, то синергическую их реакцию. Несомненно, что общее состояние возбудимости центральной нервной системы играет важную роль. Однако это условие, которое необходимо для получения вообще хороших рефлекторных реакций, не имеет какого-либо специфического значения в данном случае.

Изучение всех условий, определяющих тот или иной ответ мышц, составляет задачу исследований, проводимых в настоящее время.

Мы должны отметить сейчас только две характерные особенности интероцептивных влияний на мышцы. Одна из них заключается в том, что влияние интероцептивных стимулов имеет значительную длительность. Просмотр рисунков может убедить нас в том, что интероцептивный стимул может оказывать свое влияние в течение нескольких секунд или даже десятков секунд.

Вторая особенность, которую также необходимо отметить, — это то, что интероцептивные стимулы в большей степени сказываются на функции разгибателей. Это, во всяком случае, верно для децереброванного животного. Полученные факты лишают нас возможности принять точку зрения Беритова и Бакурадзе о том, что возбуждение интероцепторов фатально ведет к общему, разлитому торможению всей мускулатуры. Уже самый факт наличия „пусковых влияний“ свидетельствует о противном. Кроме того и опыты,

в которых изучались „корректирующие влияния“ показывают, что возбуждение рефлекторных сокращений мышц представляет собою далеко нередкое явление. Нам приходилось также наблюдать, что при регистрации сокращений двух сгибателей деятельность одного из них тормозилась под влиянием интероцептивного стимула, тогда как другой не испытывал никаких изменений. На основании опытов у нас сложилось впечатление, что стимулирующее влияние чаще проявлялось тогда, когда мы имели дело с рефлекторной соматической дугой, уже достаточно утомленной. Возможно, что расхождение наших данных с работой Бе-

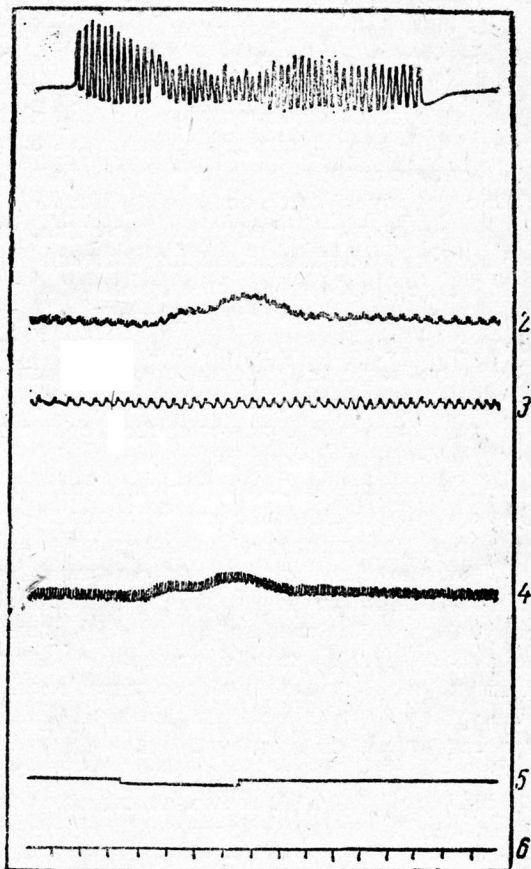


Рис. 9. Влияние раздражения интероцепторов мочевого пузыря на рефлекторные сокращения правого *m. semitendinosus*. Животное с интактной нервной системой. Субмаксимальная стимуляция нерва. 1 — сокращения правого *m. semitendinosus*; 2 — кровяное давление в сонной артерии (рт. манометр); 3 — дыхание; 4 — кровяное давление в сонной артерии (мембр. манометр); 5 — отметка раздражения; 6 — время — 5 секунд. Давление 80 мм Hg.

ритова и Бакурадзе в некоторой степени зависит от того, что наши опыты были проведены на децеребрированных животных, тогда как Беритов и Бакурадзе имели дело с торако-люмбальным и люмбальным препаратом.

Нельзя также согласиться и с тем, что только раздражение интероцепторов желудка вызывает торможение дыхания (Беритов и Бакурадзе). По мнению этих авторов, это явление должно быть поставлено в связь с наличием иннервации желудка блуждающими нервами. В наших опытах торможение дыхания можно было наблюдать и при повышении давления в мочевом пузыре (рис. 1). В ранее проведенных исследованиях мы также имели возможность наблюдать торможение дыхания при раздражении интероцепторов кишечника и селезенки. Этот феномен наблюдался постоянно у децеребрированных животных.

Не отрицая возможного участия блуждающих нервов, в случае рефлекса с интероцепторов желудка, мы считаем, что причина лежит в более сложных изменениях деятельности дыхательного центра, следующих за децеребрацией. Мы должны сделать также несколько замечаний по поводу связи между реакцией мышц и рефлекторным ответом дыхательного и вазомоторного центров. Повидимому, изменения дыхания и кровообращения не являются причиной рефлекторного ответа мышц. В очень большом числе опытов мы могли наблюдать отличную от этой реакцию мышц при полном отсутствии или при ничтожных изменениях со стороны дыхания и кровяного давления. Этой же точки зрения придерживается и большинство исследователей, упомянутых нами выше. Очевидно, что рефлекс на дыхание и кровообращение протекает параллельно с рефлексом на мышцы, но не обуславливает его.

В заключение мы хотели бы отметить, что в уже цитированной ранее работе Downman и McSwiney указывают, что они с большим трудом получали рефлексы на мышцы у децеребрированных животных. Мы не можем согласиться с этим утверждением. Не только у децеребрированных, но и у животных с интактной нервной системой могут быть обнаружены рефлексы на мышцы. Рис. 9 может служить наглядной иллюстрацией сказанному.

Мы особо отмечаем этот факт потому, что он обнадеживает нас в том, что все описанные влияния с интероцепторов не представляют плод особой экспериментальной обстановки, но могут быть обнаружены и при интактной нервной системе. Это увеличивает уверенность в том, что со временем изучение интероцептивных влияний на мышцы сможет оказаться полезным и в клинике.

ВЫВОДЫ

1. Раздражение интероцепторов (механорецепторов) мочевого пузыря, толстого и тонкого кишечника и особо баугиниевой заслонки, вызывает, наряду с рефлекторными изменениями дыхания и кровяного давления, рефлексы на скелетные мышцы задних конечностей и брюшного пресса.

2. Прямые влияния с интероцепторов на мышцы могут осуществляться в виде двух основных типов:

а) так называемые „пусковые влияния“, выражающиеся в том, что при раздражении интероцепторов мышцы конечностей и брюшного пресса переходят из состояния физиологического покоя в деятельное; при этом могут иметь место сокращения мышц, расслабление их, причем мышцы-антагонисты могут давать как типичные реципрокные отношения, так и отношения синергизма;

в) так называемые „корректирующие влияния“, выражающиеся в том, что при раздражении интероцепторов рефлекторные сокращения мышц,

вызванные стимуляцией афферентного нерва претерпевают определенные изменения. Эти изменения могут проявляться как в виде торможения, так и в виде усиления текущих мышечных сокращений.

3. Прямые влияния с интероцепторов могут быть обнаружены как у децеребрированных животных, так и у животных с интактной нервной системой.

4. Не обнаруживается прямой причинной зависимости ответов мышц на стимуляцию интероцепторов от степени рефлекторных ответов кровяного давления и дыхания.

5. Наиболее легко влияние интероцепторов на мышцы обнаруживается при раздражении интероцепторов мочевого пузыря, толстого кишечника. По степени влияния исследованные органы могут быть расположены в ряд: мочевой пузырь > толстый кишечник > баугиниева заслонка > тонкий кишечник.

6. Высказаны соображения по поводу механизмов влияния интероцепторов на мышцы. Детальный анализ этих механизмов представляет собою предмет исследований, ведущихся в настоящее время.

Благодарю академика К. М. Быкова за неослабное внимание к работе и критику.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш., Бюлл. эксп. биол. и мед., 4, 396, 1937; V Всес. Совещ. по физиол. пробл. Акад. Наук СССР. Тезисы докл., стр. 6, 1939; Уч. зап. ЛГУ, вып. 15, 1940.
- Айрапетьянц Э. Ш., Василевская и А. Перельман, ДАН СССР, 30, 3, 1941.
- Айрапетьянц Э. Ш. и Пышина, ДАН СССР, 30, 8, 1941.
- Айрапетьянц Э. Ш., Н. Василевская и О. Меркулова, Тр. Научн. сесс., посв. пам. И. П. Павлова, Тезисы докл., 9, 1942.
- Веритов И. С. и Бакурадзе, Тр. Инст. физиол. им. акад. Бериташвили, 5, 125, 1943.
- Волхов. А. А. и Е. П. Стакалич. V Всес. совещ. по физиол. пробл. Акад. Наук СССР. Тезисы докл., 1939; Физиол. журн. СССР, 32, 90, 1946.
- Винокуров В. А., Физиол. журн. СССР, 37, 283, 1945; 32, 351, 1946.
- Гедеванишвили, Сб. тр., посв. 50-летию научно-педагог. деят. В. В. Воронина. Тбилиси, 1941.
- Гончаров П. О висцеральных рефлексах с кишечника. Л., 1945.
- Еникеева С. И., Бюлл. эксп. биол. и мед., 17, 33, 1944.
- Крид Н., Д. Денни-Броун, И. Икклс, Е. Лидделл и Ч. Шеррингтон. Рефлекторная деятельность спинного мозга. Биомедгиз, 1935.
- Лавочкин, О симптоме защитного напряжения брюшной стенки. Дисс., 1939 (Цитировано по Гончарову).
- Макаров П. О., Журн. эксп. биол. и мед., 2, 88, 1926.
- Могендович М. Р. Чувствительность внутренних органов (интероцепция) и хронаксия скелетной мускулатуры. Л., 1941.
- Орбели Л. А. и К. Кунстман, Изв. Научн. инст. им. Лесгафта, 9, 187, 1924.
- Розанова В. Д., Бюлл. эксп. биол. и мед., 17, 36, 1944.
- Смирнов А. И., Арх. биол. наук, 24, 43, 1936.
- Трофимов и Раевский, Бюлл. эксп. биол. и мед., 6, 348, 1938; Физиол. журн. СССР, 24, 515, 1938.
- Ухтомский А. А., Тр. Физиол. лаб. Петерб. унив., 5, 1, 1911.
- Франкштейн, Бюлл. эксп. биол. и мед., 78, 18, 1946.
- Черневский. Сб. „Проблема центра и периферии в физиологии нервной деятельности“. ВИЭМ, 1935.
- Черниговский В. Н., V Всес. сов. по физиол. пробл. Акад. Наук СССР, Тезисы докл., 1939; Физиол. журн. СССР, 29, 3, 15, 526, 1940; Сб. „Нейрогуморальные регуляции в деятельности органов и тканей“, Л., ВММА, 80, 1941; Афферентные системы внутренних органов. Изд. ВММА, Киров, 1943.
- Шумилина Н. И., Физиол. журн. СССР, 37, 272, 1945.

- Barclay and Franklin, J. Physiol., 90, 4, 1937.
Bower W., Arch. Neerland. de Physiol., 24, 1939.
Budge, Wagner's Handwörterbuch f. Physiol., 3, 407, 1846.
Downman and B. McSwiney, J. Physiol., 105, 80, 1946.
Dusser de Barenne and Ward, Am. J. Physiol., 105, 80, 1936.
Goltz Fr., Virchow's Arch., 26, 1, 1863.
Gurboki K., Pfl. Arch., 5, 289, 1872.
Johnson and Luckhardt, Am. J. Physiol., 88, 552, 1927.
Kaufmann W., Proc., Soc. Exp. Biol. and Med., 39, № 1, 10, 1938.
King, Blair and Garrey, Am. J. Physiol., 97, 329, 1931.
Mackenzie J. Symptoms and their Interpretation, L., 1930.
Meltzer, Arch. Anat. und Physiol., Physiol. Abt., 1883.
Pratt, Kongressbericht II des XVI Int. Physiol. Congr., Zürich, 180, 1938.
Sano T. Pfl. Arch., 724, 381, 1908; 729, 217, 1909.
Schweitzer and Wright, J. Physiol., 88, 459, 1937.
Sherrington C. S. The Integrative action of the Nervous System. Constable, 1911
Strughold, Zschr. f. Biol., 88, 346, 1929.

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

В журнале помещаются оригинальные исследования советских физиологов, биохимиков и фармакологов.

В журнале печатаются только статьи, еще нигде не опубликованные. Печатаемые в журнале статьи не могут быть одновременно помещаемы в других советских и иностранных журналах.

Редакция просит авторов в отношении посылаемых в Редакцию работ строго придерживаться перечисленных ниже правил:

1. Рукопись должна быть визирована ответственным научным руководителем учреждения или лаборатории, где выполнялась работа.

2. Название учреждения и город, где выполнялась работа, должны быть указаны в заголовке статьи после фамилии автора.

3. Если работа выполнена несколькими авторами, фамилии их под заголовком статьи печатаются в порядке алфавита.

4. Размер рукописи не должен превышать 0.5 авторского листа (11 машинописных страниц). Рукописи большего размера могут присылаться только после предварительного согласования с Редакцией.

5. К каждой рукописи должен быть приложен, при наличии ссылок на литературу, — список литературы.

6. Если в статье имеются рисунки, диаграммы, фотографии и т. п., то таковые посылаются при описи. Подписи к рисункам должны даваться на отдельном листе в двух экземплярах.

В виду того, что большое количество рисунков крайне задерживает печатание журнала, Редакция просит ограничивать их число, как правило, 4—5 рисунками на статью. Фотоснимки, требующие ретуши, присылаются в двух экземплярах.

7. Список литературы помещается в конце статьи и должен включать только тех авторов, имена которых упоминаются в тексте статьи. В список включаются, в алфавитном порядке, сначала русские авторы, а затем иностранные. После названия журнала или книги указываются том, страница, год (например: Физиол. журн., 79, 137, 1935); номер тома выделяется подчеркиванием; при указании иностранных журналов следует придерживаться их международной транскрипции. Работы одного и того же автора перечисляются в хронологическом порядке, в подбор, и отделяются друг от друга точкой с запятой.

8. Рукописи должны быть четко отпечатаны на машинке на одной стороне листа и направляться в Редакцию в двух экземплярах, из коих один должен быть первым машинописным экземпляром. Фамилии иностранных авторов в тексте статей должны даваться в оригинальной транскрипции и вписываться совершенно разборчиво (на машинке, или от руки, четко, печатными буквами), с указанием в скобках года выхода работы. Фамилии русских авторов, статьи которых напечатаны в иностранных журналах, даются также в их иностранной транскрипции (в скобках).

Рукопись, присланная без соблюдения указанных правил, Редакцией не принимается и возвращается автору.

Редакция оставляет за собой право по мере надобности сокращать статьи.

В случае невозможности помещения статьи в Физиологическом журнале, один из двух экземпляров рукописи может быть возвращен автору.

Редакция просит авторов в конце статей указывать свой адрес и имя и отчество полностью.

Рукописи следует направлять по адресу: Ленинград, В. О., Таможенный пер., д. 2, Издательство Академии Наук СССР, Редакция Физиологического журнала. Тел. 76—13.

Редакция

Подписано к печати 9/IX 1947 г.
МО-06390.

Печ. л. $9\frac{1}{2}$ + 1 вклейка.
Тираж 3100.

Уч.-изд. л. 14
Зак. № 590

1-я Типография издательства Академии Наук СССР. Ленинград, В. О., 9 линия, 12

СОДЕРЖАНИЕ

М. Н. Ливанов и А. М. Рябиновская. К вопросу о локализации изменений в электрических процессах коры головного мозга кролика при становлении оборонительного условного рефлекса на ритмический раздражитель.	523
А. М. Марусева. О деятельности проприоцепторов различных мышечных групп лягушки	535
О. А. Михалева. О тонусе центров блуждающих нервов у животных в онтогенезе	547
Е. А. Моисеев. Исследование хроматофильного вещества цитоплазмы нервных клеток при помощи ультрафиолетового микроскопа. Сообщение I. Нервные клетки спинальных ганглиев взрослого животного	557
Е. А. Моисеев, М. А. Обухова и А. В. Тонких. Нейроэндокринные факторы в происхождении пневмоний. Сообщение VI. К вопросу об изменении водно-солевого обмена при раздражении верхних шейных симпатических узлов	563
Д. Н. Насонов и К. С. Равдоник. Реакция изолированных поперечнополосатых мышц лягушки на слышимые звуки	569
М. К. Петрова. Сильный и сильнейший представители сангвинического темперамента в различных условиях эксперимента	581
А. Н. Промптов. Опыт классификации имитационных явлений на основе экспериментального изучения поведения птиц	595
И. П. Разенков и Ю. Н. Успенский. Материалы по изучению деятельности желудочных желез у человека с фистулами (стомами) желудка, пищевода и тонкой кишки при целых и перерезанных блуждающих нервах	603
М. Б. Тетяева. Регитутция секреции и движения желудка в условиях регенерации блуждающих нервов у собаки	611
Г. В. Фольбогт. Адаптационно-трофическое влияние симпатической нервной системы на железистые органы	627
А. Т. Худорожева. Функциональные свойства нервно-мышечного прибора в онтогенезе	637
Г. И. Цобкалло. Адаптационно-трофическая функция симпатической нервной системы и свертывание крови	651
В. Н. Черниговский. Интероцепторы и скелетная мускулатура. Сообщение I. Влияние раздражения интероцепторов кишечника и мочевого пузыря (механорецепторов) на скелетные мышцы	657