

7-1

THE JOURNAL OF PHYSIOLOGY OF USSR

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ИМЕНИ И. М. СЕЧЕНОВА



Том XXXII

№ 1

1946

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.

Ответственный 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, В. В. Парин,
И. П. Разенков, А. В. Тонких, В. А. Энгельгардт

11-1
А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

имени И. М. СЕЧЕНОВА

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

Том XXXII

инв. 4.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1946

ЛЕНИНГРАД

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ ОБЩЕСТВО ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ И ФАРМАКОЛОГОВ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР им. И. М. СЕЧЕНОВА

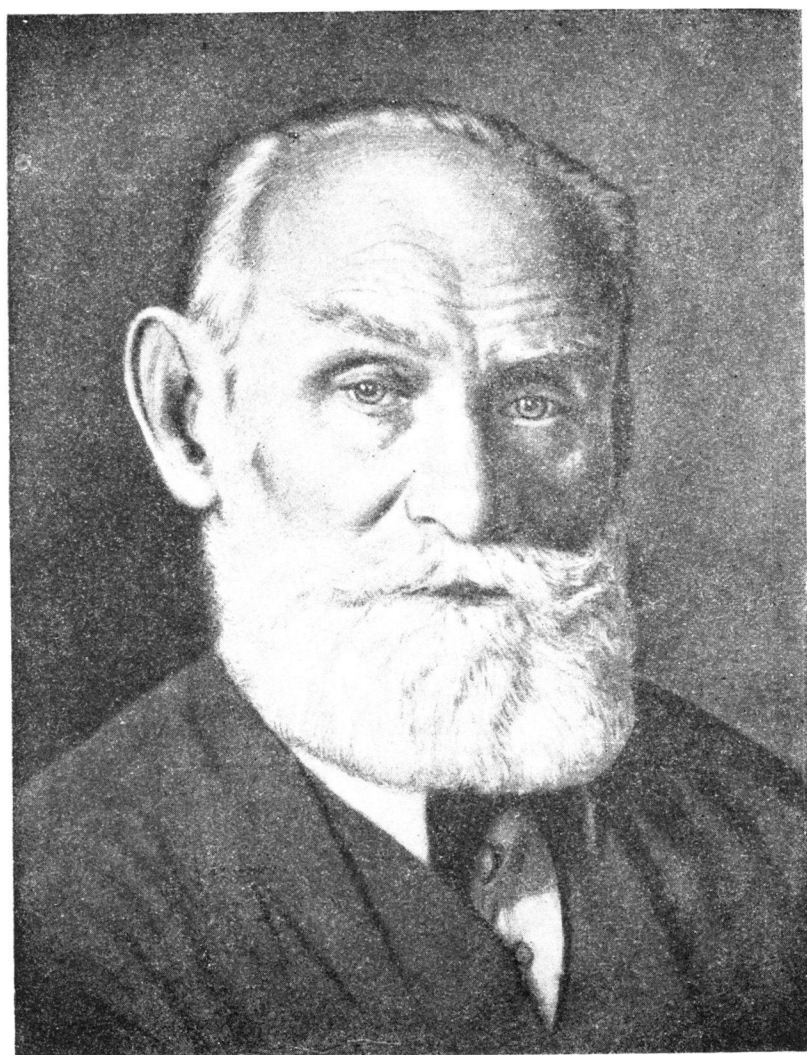
THE JOURNAL OF PHYSIOLOGY OF USSR

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

Ответственный 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, В. В. Парин,
И. П. Разенков, А. В. Тонких, В. А. Энгельгардт



ПАМЯТИ
ИВАНА ПЕТРОВИЧА ПАВЛОВА
К ДЕСЯТИЛЕТИЮ СО ДНЯ СМЕРТИ

ФИЗИОЛОГИЯ И ПСИХОЛОГИЯ¹

Л. А. Орбели

Поступило 10 IX 1945

Товарищи, тема моего доклада может быть понята различно: можно вложить в нее исключительно философское содержание и после многих сотен попыток, уже сделанных другими, сделать еще одну попытку разрешить труднейшую задачу уяснения взаимоотношений между физиологией и психологией с точки зрения взаимоотношений психического и физического мира. Однако эта задача не входит сегодня в мои намерения и не входит по многим причинам.

Во-первых, это дело лиц, более компетентных в философии, чем я, а во-вторых, эта попытка едва ли могла бы привести сейчас к новому разрешению задачи после того, как вопрос подвергся тщательному серьезному рассмотрению со стороны В. И. Ленина, которому принадлежит последнее и решающее слово в этом вопросе.

Кроме того, как представитель экспериментальной науки, я хотел бы подойти к этому вопросу с чисто практически-научной стороны и показать, в каких взаимоотношениях должны сейчас стоять эти две дисциплины для того, чтобы, по возможности, приблизить нас к точному и полному познанию психики человека.

Как известно, существует целый ряд течений, в значительной степени противоречащих и враждующих друг с другом, которые стараются размежевать эти две дисциплины. С одной стороны, некоторые физиологи, в том числе и корифеи русской физиологии (Сеченов и Павлов), делали попытки завладеть тем кругом вопросов, которыми до них занимались психологи, и охватить их физиологическим изучением; причем существует разница в подходе к этому вопросу между И. М. Сеченовым и И. П. Павловым. И. М. Сеченов определенно высказывался за то, что психологию следует изучать физиологам и что физиологическим изучением может быть заменена психология, а И. П. Павлов в своих выступлениях был более осторожен и говорил, что нужно создать истинную физиологию больших полушарий головного мозга и, таким образом, подготовить физиологическую канву, на которой когда-нибудь будет возможно разложить субъективный мир человека во всем его многообразии. Таким образом, попытка И. М. Сеченова, главным образом, сводилась к применению законов физиологии для истолкования целого ряда психических процессов, а И. П. Павлов чисто экспериментально создал

¹ Доклад на Научной конференции Психологического отделения философского факультета Ленинградского Государственного университета 7 июля 1945 г.

учение об условных рефлексах, в которых видел физиологическую канву психических явлений.

Наряду с систематическим экспериментальным исследованием предмета, которому И. П. Павлов посвятил 35 лет своей жизни, он обдумывал психофизическую проблему и пытался найти правильную формулировку взаимоотношений между физическим и психическим, причем много из того, что он продумал и высказал в отдельных частных беседах, он не высказывал в своих публичных и печатных выступлениях.

Многие из сотрудников И. П. Павлова делали попытки осветить учение об условных рефлексах с философской точки зрения и подвести это учение под ту или иную философскую теорию. Все эти попытки в том или ином отношении оказывались удачными, но не оказались удачными с точки зрения конечного разрешения вопроса.

В частности, я пытался осветить значение Павловского учения с точки зрения господствовавшей в начале нынешнего столетия гносеологической теории, распространенной тогда у нас в стране и, в частности, проповедывавшейся с той кафедры, на которой мы сейчас проводим нашу конференцию.

Само собою понятно, что подход к разрешению подобных задач может быть двояким. Можно стоять на чисто экспериментаторском пути, разрешая определенные задачи экспериментальным порядком и только проверяя правильность своих выводов с точки зрения той или иной гносеологической теории, а можно, исходя из полученного конкретного материала, подойти к разрешению самой гносеологической проблемы. Эти две линии научной работы постоянно друг друга сменяют соответственно тому или иному этапу развития конкретной науки.

В тот период, когда И. П. Павлов приступил к изучению условных рефлексов, он стоял на пути переворота в области основных наших утверждений относительно взаимоотношений физиологии и психологии как научных дисциплин. Один из своих докладов он обозначил словами: «Экспериментальная психология и психопатология животных». Но вскоре он убедился, что этот термин является преждевременным, так как разрешить психологические задачи ему оказалось не под силу, а пользование психологической терминологией даже мешало ему. Он перешел на позиции изучения «истинной физиологии больших полушарий головного мозга» и занялся физиологией, не считаясь с психическим миром человека. На известном этапе он утверждал, что его задача заключается в изучении физиологических явлений, в их объяснении и научном толковании. Господствовавшая в то время гносеология допускала эмпирический параллелизм, т. е. утверждение, что, независимо от того, какова взаимосвязь между материей и духом, физическим и психическим, физиологические объективные явления происходят так, как если бы субъективных явлений и не существовало вовсе. Это давало право физиологам заниматься изучением физиологических явлений без учета субъективных психических проявлений. Но это не означало, что физиология отрицала субъективный мир человека или животных; это не означало, что она принимала ту или иную точку зрения в вопросе о природе психических явлений и их связи с явлениями физическими — физиологи только использовали из господствующих гносеологических утверждений право на самостоятельное построение физиологии, вне ее связи с сопутствующими или параллельными психическими явлениями.

Но после того, как был накоплен огромный материал, допускавший возможность построения основных законов нервной динамики, снова возник вопрос, являются ли такие знания полными или нет, могут ли физиологи на этом успокоиться и считать свою задачу исчерпанной. И. П. Павлов на это отвечал отрицательно. Он не считал изучение

физиологии больших полушарий законченным разрешением этих вопросов и надеялся, что когда-нибудь на этой физиологической канве будет происходить изучение субъективного мира человека.

Какие же должны быть пути для того, чтобы расширить наши знания и, если не довести их до конца, то добиться того, чтобы субъективный мир человека и физиология его нервной системы не стояли в отрыве друг от друга, а дали единое, целостное и полное представление о реально существующей человеческой психике.

Эти пути были с самого начала намечены И. П. Павловым. Наряду с систематическим изучением динамики мозговых процессов, Иван Петрович старался связать физиологию больших полушарий с основными законами физиологии нервной системы вообще. Он не устранился от общей физиологии нервной системы, а с другой стороны, он поставил (в частности, передо мною) задачу поехать в лучшую заграничную лабораторию, разрабатывавшую физиологию органов чувств, и заняться этим разделом. В сопоставлении данных физиологии органов чувств с данными объективно наблюдающейся высшей нервной деятельности животных он видел путь к объединению этих двух дисциплин. Но, не будучи лично знаком с физиологией органов чувств или, вернее, будучи знаком с массовым материалом этого раздела физиологии, который направлен был, главным образом, на детальное изучение отдельных частей действия раздражителей на периферические воспринимающие аппараты, И. П. Павлов холодно относился к данным физиологии органов чувств и сам их не использовал. Но он считал этот путь правильным. Нужно подчеркнуть, что этот подход, намеченный И. П. Павловым, полностью совпал (как выяснилось для нас несколько позднее) с точкой зрения, которую развивал В. И. Ленин в книге «Материализм и эмпириокритицизм», где он говорит, что сопоставление данных физиологии органов чувств с данными физиологии центральной нервной системы составляет необходимое звено в деле научного целостного изучения человеческой психики. Этот путь в настоящее время в значительной степени применяется нами на практике, и он дает нам ряд обнадеживающих моментов, которые подтверждают его правильность и приближают к пониманию конкретных взаимоотношений между объективными и субъективными явлениями. Я, со своей стороны, на протяжении целого ряда лет подчеркивал необходимость такого одновременного двустороннего изучения высшей нервной деятельности.

Из этой области я позволю себе привести несколько примеров.

Я должен напомнить, что основу учения Павлова представляет собою учение о «временных связях». Остановившись на изучении условных рефлексов слюнной железы у собаки, И. П. Павлов выбрал удачный объект для изучения основных законов деятельности больших полушарий. Он понимал, что вырабатывая искусственные условные рефлексы у собак, он тем самым подтверждает основное положение ассоциативной психологии, которое заключалось в том, что ассоциации образуются в результате одновременного возникновения в центральной нервной системе двух или нескольких очагов возбуждения. Некоторыми психологами задолго до И. П. Павлова было выдвинуто это утверждение, которое он положил в основу своего учения. Заслуга Павлова заключается в том, что он за объект изучения принял установление функциональных связей не между двумя одновременно возбужденными сенсорными очагами, а между сенсорным и эффекторным очагами. Получив, таким образом, выработку условного рефлекса, Павлов экспериментально доказал правильность положения, которое когда-то приняли психологи для объяснения ассоциативной деятельности.

Вместе с тем установление новых связей между сенсорными

и эффекторными очагами даю в его руки новое явление, которое он мог подвергнуть систематическому анализу и делать соответствующие выводы. Таким образом, И. П. Павлов оправдал свои основные положения, высказанные им в докладе на Международном Конгрессе врачей в Мадриде. Существенным является не образование условных рефлексов, как таковых, рефлексов, выражающихся в деятельности слюнной или какой-либо иной железы либо в той или иной моторной деятельности, либо в изменении деятельности сосудистой системы; существенным является принцип образования временных связей между двумя одновременно возбужденными очагами. Этот принцип временных связей является основным законом деятельности высших отделов центральной нервной системы и лежит в основе элементарных психических актов. Это делает необходимым изучение тех механизмов, которые обеспечивают возникновение новых связей и временный их характер. Изучая частный случай условных рефлексов слюнной железы, И. П. Павлов выяснил значение взаимодействия двух элементарных процессов: с одной стороны, установления функциональных связей в результате одновременного возбуждения двух или более очагов, а с другой стороны, постоянной выработки внутреннего торможения, которое маскирует новые связи, противодействует им, обеспечивает их временный характер и ведет к тому, что из огромного числа возникающих условных связей остается реальных, действительных лишь очень ограниченное число. Подавляющее большинство вновь возникающих функциональных связей оказывается, однако, не уничтоженным, а заторможенным, скрытым от внешнего проявления в силу противодействия процессу возбуждения со стороны процесса торможения.

Анализ, проведенный Павловым, дает возможность дробить это внутреннее торможение на целый ряд разновидностей. Все они ведут к тому, что вновь возникающие связи носят временный характер: они затормаживаются, следовательно, не уничтожаются, а только маскируются. Аналогичные явления, протекающие между двумя или несколькими сенсорными очагами центральной нервной системы, должны подчиняться тем же закономерностям. Эти закономерности могут быть выявлены при тех методах изучения, которые дают возможность сопоставлять явления, протекающие внутри сенсорных сфер. Из этого приходится делать вывод, что, если бы мы занялись субъективным анализом тех явлений, которые разыгрываются в центральной нервной системе, мы могли бы уловить те же закономерности, которые И. П. Павлов объективно улавливал, наблюдая за условнорефлекторной деятельностью слюнной железы либо за тем или иным условнорефлекторным моторным актом. На каждом шагу эта точка зрения находит себе подтверждение. Большие противоречия, с которыми сталкивались исследователи при сопоставлении физиологического толкования явлений, с одной стороны, и психологического, с другой, — были в значительной степени основаны на том, что в качестве психологии подавалось очень примитивное представление о психической деятельности, взятое из обыденной жизни, или, наоборот, предъявлялись логические требования и смешивалась психология мышления с логикой, что, конечно, не одно и то же.

Необходимость строгого различения психологии мышления от логики особенно четко подчеркивал с этой кафедры покойный А. И. Введенский, но это не всегда доходило до широкого круга исследователей, в том числе и физиологов. Между тем, если ближе рассмотреть те возражения, которые делались со стороны физиологов по адресу психологии, то очень часто они основаны были на том, что под психологией

либо понимали очень примитивные представления, взятые из обыденной жизни, либо сразу переходили к логике и законы логического мышления противопоставляли динамике условных рефлексов; а если бы динамику условных рефлексов противопоставляли динамике мышления, как таковой, то могли бы в этой психологии мышления обнаружить все те элементы нервной динамики, которые И. П. Павлов установил для условнорефлекторной деятельности.

В процессе образования временных связей приходится наблюдать такие явления, как первоначальная генерализация явлений и последующая концентрация иррадиировавших процессов возбуждения и торможения, с широким охватом почти всей центральной нервной системы, с возникновением контрастных взаимоотношений между отдельными частями центральной нервной системы, с явлениями взаимодействия в форме одновременной и последовательной индукции, т. е. с целым рядом физиологических процессов, которые свидетельствуют о том, что механизм коры головного мозга представляет собою подвижной пластичный аппарат, который перестраивается в своих функциональных взаимоотношениях и создает вечную смену динамических структур. Эти факты при сопоставлении со сложной анатомической структурой головного мозга дают нам основание думать о возможности, с одной стороны, межэтажных, а с другой стороны, внутриэтажных взаимодействий частей центральной нервной системы. Действительно, физиология нервной системы убеждает нас в том, что основные элементарные процессы: иррадиация и концентрация возбуждения — различно складываются как внутри этажей, так и между этажами, и притом как между близкими, так и между более или менее отдаленными уровнями и отделами центральной нервной системы. Если не брать только конечные логические выводы, которые обычно интересуют нас в науке, а наблюдать весь ход возникновения тех или иных заключений, тех или иных выводов, тех или иных сопоставлений или находок, то мы легко убедимся, что везде лежат указанные выше процессы; да и можно ли себе представить открытие без того, чтобы тот или иной внешний или внутренний стимул не дал толчка к широкому рассеянию возбуждения по всей центральной нервной системе и возникновению сходных явлений в других отделах центральной нервной системы, чтобы какое-нибудь субъективно переживаемое нами явление, возникнув, не сопровождалось возникновением субъективно переживаемых нами явлений в других отделах центральной нервной системы и чтобы не происходило борьбы между непрерывно протекающими процессами, которые возникают в новых отделах центральной нервной системы, сталкиваются с противоположной тенденцией подавления одних субъективных явлений другими, и т. д.

Анализ деятельности органов чувств позволяет утверждать, что различные афферентные системы, входящие в состав нашего организма и обеспечивающие под влиянием действия тех или иных раздражителей на рецепторы приток импульсов с периферии к центральной нервной системе, находятся в состоянии взаимодействия, и мы воспринимаем то или иное явление внешнего мира не так, как мы его ощущали бы, если бы у нас существовала одна изолированная афферентная система. В этом отношении огромная заслуга принадлежит ряду исследователей, — как физиологов, так и невропатологов, — которые на эту сторону дела обратили внимание.

Если мы обратимся ко взглядам Ewald Hering, то мы увидим, что, изучая даже один орган чувств — зрение, он с помощью тщательных экспериментов и точных фактических данных доказывал, что каждое возникающее у нас ощущение представляет собою не просто результат воздействия данного физического агента на данный участок сетчатки,

на данный участок нашего соматического поля зрения, а является результатом взаимодействия между возбуждением данного участка сетчатки и функциональным состоянием всей остальной сетчатки, что весь орган зрения представляет собою единую сложную машину, в которой отдельные участки непрерывно друг с другом взаимодействуют, в результате чего происходит либо усиление, либо ослабление эффектов, а конечный эффект, субъективно переживаемый нами, оказывается различным, в зависимости от того, в каких условиях застигнуты отдельные части аппарата. Взаимоотношения, наблюдаемые внутри отдельных афферентных систем, в той же форме разыгрываются между отдельными афферентными системами. Большая заслуга принадлежит английскому невропатологу Head, который установил, что в аппарате кожной чувствительности, который обладает целым рядом рецепторов, связанных с самостоятельными афферентными волокнами, наблюдается постоянное взаимодействие их, обеспечивающее те картины кожных восприятий, которые мы переживаем; исключение одного из отделов сложной афферентной системы кожной чувствительности ведет к тому, что показания другого отдела оказываются извращенными. Заслуга Head в том, что он стал на эволюционную точку зрения, допустив, что различные аппараты кожной чувствительности неравноценны, а одни являются филогенетически более древними, а другие — филогенетически более молодыми системами, и что наслоения новых афферентных систем постоянно модифицируют показания более ранних первичных афферентных систем.

Эта точка зрения, перенесенная на другие анализаторы, позволяет нам принять как общее положение, что вся масса субъективно переживаемых нами деятельностей центральной нервной системы представляет собою сложную картину взаимодействия различных афферентных систем. Данные психиатрической клиники полностью подтверждают эту точку зрения. Можно привести целый ряд примеров такого взаимодействия. Достаточно напомнить о взаимодействии всей совокупности экстероцептивных афферентных систем, подчиненных действию внешних раздражителей, и интероцептивных, несущих импульсы из внутренних органов. В нормальном состоянии показания внутренних органов оказываются до такой степени маскированными, что мы их субъективно иногда совсем не переживаем, а показания экстероцепторов доминируют и составляют всю основу нашей субъективной жизни. Но бывают моменты, как в индивидуальной жизни каждого человека, так, в особенности, в индивидуальной жизни некоторых больных субъектов, когда показания внутренних органов получают такую яркость, что подавляют собою экстероцептивные показания, и человек оказывается оторванным от внешнего мира, потерявшим контакт с окружающей средой и всецело подчиненным действию импульсов и показаний, исходящих из его внутренних органов; в результате у него развиваются ненормальные ипохондрические или эйфорические состояния, а иногда и сложные картины бреда.

Моим сотрудникам Загорулько, Лебединскому и др. удалось вскрыть интересные взаимоотношения между двумя аппаратами нашего зрительного прибора — палочковым и колбочковым: эти аппараты не просто сосуществуют в нашей сетчатке, а оказываются двумя системами, которые взаимодействуют между собой. Наше зрение является сложным результатом взаимодействия этих двух систем, и это взаимодействие может вылиться в различные формы взаимной корроборации (пользуюсь термином Н. Е. Введенского) или антагонистических реципрокных отношений. Сейчас в одной из наших лабораторий накопился большой материал, свидетельствующий о сложных взаимоотношениях

внутри зрительного прибора между аппаратами цветного и ахроматического зрения, и мы имеем основание предположить нахождение их представителств в различных этажах центральной нервной системы.

Важно обратить внимание на один момент: импульсы, придя из периферических рецепторов в центральную нервную систему, в известных условиях вызывают объективное выражение в форме рефлекторной деятельности и субъективное выражение в форме того или иного комплекса ощущений; но если одновременно с этим на другой отдел нашей нервной системы действуют другие раздражители, то они могут привести к тому, что первая система рецепторов не даст никаких субъективных ощущений, но может дать некоторые объективные эффекты. Мы имеем большой фактический материал, свидетельствующий о том, что внешне объективно не наблюдаемый, т. е. не находящийся выражения в форме деятельности какого-либо органа, и субъективно не воспринимающийся очаг возбуждения оказывает свое влияние на общую картину возбуждения. То, что в психологии известно, как подсознательная деятельность, не является чем-либо фантастическим, а основано на конкретных физиологических данных.

Я позволю себе привести в качестве иллюстрации пример из работы, которая была проведена мною и Dittler в лаборатории Ewald Hering в 1909 г.

Мы наносили на зрительный прибор раздражение двумя небольшими движущимися объектами, двумя светящимися полосками, которые имели такие размеры и были расставлены с такими интервалами, что при определенной скорости движения первый положительный последовательный образ от одной полоски совпадал по времени с воздействием второго реального объекта, или, иначе говоря, второй объект падал на зрительный прибор в тот момент, когда в нем возникал первый положительный след; в результате этого возникала картина, которую описал Hering, как Dreibildphenomen, т. е. «феномен трех образов»; при движении двух объектов мы видим три образа: первый — результат конкретного раздражения, второй — результат суммации от реального раздражения и следового образа и третий — чисто следовой от второго объекта. Пока вы действуете бесцветными объектами, вы видите, что все три образа по яркости совершенно одинаковы. И результат конкретного раздражения, и результат комбинации конкретного раздражения со следовым образом, и чисто следовое изображение, — все это воспринимается субъективно, как равноценные по яркости образы. Это свидетельствует, что в среднем из трех видимых образов между продуктом конкретного раздражения и следовым возбуждением существуют такие взаимоотношения, которые ведут ко взаимному торможению и приводят к определенному уровню возбуждения, равноценному результату конкретного раздражения, а чисто следовой образ может иметь такую яркость, которая полностью соответствует результатам конкретного раздражения.

Но еще интереснее картина, когда вы применяете раздражители качественно различные, имеющие различную цветовую окраску. При этом оказывается, что средний из трех образов (суммарный) имеет смешанный цвет, а третий образ (чисто следовой) не повторяет смешанного цвета среднего образа, а носит цвет второго конкретного раздражения, т. е. является чистым цветом, хотя следует за цветовым образом смешанного характера.

Особенно интересна картина, когда вы берете дополнительные цвета и добиваетесь подбора таких насыщенностей, что средний из трех образов оказывается (в результате взаимодействия) лишенным цветового тона (серым). Третий (чисто следовой) образ окрашен в чистый

цвет второго конкретного раздражения. Вы даете красную и зеленую полосы — первый образ будет красным, второй будет серым, а третий будет зеленым. Если взять синий и желтый, то первый образ синий, второй — серый, третий — желтый. Пришлось сделать вывод, что в центральной нервной системе могут реально протекать взаимно друг друга исключаяющие процессы, устраняющие субъективное восприятие цвета, но они обнаруживают себя в виде последовательного образа. Это обстоятельство очень важно не только для теории цветоощущения, но еще и потому, что мы тут найдем ключ к пониманию целого ряда психических явлений. Мы часто подвергаемся действию огромной массы раздражителей внешнего мира. Из них воспринимается субъективно только ограниченный круг явлений, а все остальное является скрытым. Но из этого не следует, что эти, в данный момент субъективно не воспринимаемые явления не влияют на динамику нервных процессов. При внезапном изменении условий можно субъективно воспринять такие картины, которые на первый взгляд для непосвященного человека являются неожиданностью. Эти внутренне протекающие взаимоотношения между физиологическими аппаратами должны быть тщательно изучены, чтобы понять всю сложность протекающих в центральной нервной системе явлений. Для понимания психологии мышления это очень важно. Мы часто ловим себя на том, что в процессе мышления возникает много ассоциативных процессов, сотни ассоциаций, которые ничего общего с основным предметом нашего мышления не имеют. Особенно в состоянии утомления или ослабления высшей нервной деятельности эти побочные явления иногда так нас захлестывают, что основная нить мышления теряется. Наоборот, при хорошем состоянии доминирующая линия нашего мышления оказывается настолько яркой и сильной, что она подавляет побочные ассоциации, и мы их не улавливаем. Это легко можно объяснить на основе тех представлений, которые создаются, как при объективном изучении высшей нервной деятельности, так и при сопоставлении этих данных с данными субъективного восприятия показаний наших органов чувств.

В настоящее время накопился огромный материал, который свидетельствует, что как в течение многовекового процесса филогенетического развития, так и в процессе онтогенетического развития индивидуума, начиная с зарождения и до полного созревания, отдельные афферентные системы создают целые эпохи в жизни организмов, с одной стороны, обеспечивая возникновение новых видов деятельности, а с другой, подавляя существовавшие до этого функциональные отношения и создавая сложные чрезвычайно подвижные динамические структуры, которые характеризуют нормальную целостную нервную систему высших животных и человека. В течение индивидуальной жизни зрелого организма эти динамические структуры опять-таки неоднократно перерабатываются в результате действия внешних раздражителей в тех или иных ситуациях. Сейчас проводятся систематические наблюдения над тем, какую роль играет включение в процесс развития той или иной афферентной системы. Как на яркий пример можно указать на давно уже изучаемый процесс возникновения нашей речи; если ребенок рождается без слуха, или теряет слух на раннем этапе онтогенетического развития, он оказывается не только глухим, но и глухонемым: речь не возникает, если нет звуковых ощущений. Но такого ребенка можно научить речевому акту, если акустическое раздражение заменить оптическим, произнося слова с резко выраженной мимической интонацией. На основе оптической имитации таких артикуляционных движений ребенок научается говорить, но его речь носит ненормальный характер, с неправильной постановкой голоса, с чрезвычайно неуклю-

жей артикуляцией. Если заставить этого ребенка слушать, усиливая речевое звуковое раздражение с помощью специальных усилителей (а это оказывается возможным и сейчас в одной из наших лабораторий и осуществляется), то у него вырабатывается нормальный речевой акт: он ставит свой голос на нормальный регистр человеческой речи и уточняет свою артикуляцию. Это одна из иллюстраций той роли, которую играют афферентные системы в нашей жизни.

Заканчивая доклад, я вернусь к своему основному положению. Мы сейчас достигли того уровня знаний, когда не может быть речи о раздельном изучении субъективного и объективного мира, и мы стоим перед моментом, когда физиологи обязаны включить в круг своих исследований не только объективно наблюдаемые явления, но и явления субъективного мира, когда физиологи для построения основных законов деятельности центральной нервной системы обязаны использовать как субъективные, так и объективные методы исследования. Мы достигли того уровня знаний, когда психологи не имеют права заниматься изучением человеческой психики без изучения тех физиологических данных, которые имеются в настоящее время. Только путем одновременного изучения на одних и тех же объектах одними и теми же группами исследователей объективно и субъективно переживаемых явлений человеческой деятельности мы можем создать правильное представление о высшей нервной деятельности человека. Вместе с тем мы переживаем интересный момент, когда ушедшая от старых гносеологических представлений конкретная наука о мозге отражает перестройку гносеологических построений. Ясно, что в настоящее время ни эмпирический параллелизм, ни идеалистические теории не могут нас удовлетворить, и единственная точка зрения, которая может быть принята в современной физиологии, — это точка зрения диалектического материализма. Мы не можем себе представить ясного знания нашей психической и нервной деятельности, если будем их изучать разрозненно, если не будем представлять себе нашу психическую деятельность как проявление высоко организованной материи и не постараемся понять, каким образом, совершенствуясь, эта материя достигла того, что проявляется в форме современной нам, соответствующей нашему уровню развития психической деятельности. Чрезвычайно радостно утверждать, что в деле создания руководящих принципов мы можем сослаться на авторитетных корифеев нашей науки — И. М. Сеченова и И. П. Павлова. Я совершенно уверен, что именно в нашей стране, благодаря синтезу тех представлений, которые даются конкретно развивающейся наукой и правильными гносеологическими предпосылками, будет создана истинная, соответствующая нынешней эпохе, психология человека.

Physiology and Psychology

L. A. Orbeli, M. A.

НОВЫЕ ПУТИ В ИЗУЧЕНИИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ¹

К. М. Быков

Поступило 5 XII 1945

Академия медицинских наук имеет своей задачей одну из великих тем для изучения. Эта истинная тема исследования для человечества есть сам человек.

Древнейшая отрасль человеческого познания, изучающая организм человека, — медицина — становится наукой только с тех пор, как она начинает базироваться на теоретических, естественно-научных понятиях и идеях. Если смотреть на теорию как на подсобное средство, то всякое прикладное знание неизбежно скатывается на профессионально-ремесленное занятие. От этого уклона медицинская наука застраховала себя тем, что она постоянно прокладывает новые пути к познанию законов строения и деятельности организма в его нормальном и нарушенном состоянии. Мы потеряли бы преимущество быть объединением специальностей, если бы не пытались впитать дух науки даже со стороны тех, чья специальная отрасль знания весьма отлична от нашей.

Я думаю, что наш сегодняшний доклад представляет именно те теоретические работы, которые достойны Академии и которые прежде всего и могут быть выполнены в ее стенах.

Последовательное и ясное применение принципа цельности организма или, по выражению американских ученых, «холизма» придало, как нам кажется, существенно новый вид нашим представлениям о регуляции и координации функций животного и человеческого организма.

Изучение физиологии целого организма выдвинуло пред нами за последние годы не только вопросы дальнейшего распространения принципа сложных нервно-гуморальных регуляций на неисследованные еще органы, но поставило перед нами новые задачи познания законов взаимодействия функциональных систем организма в их направленности для связи с окружающей внешней средой и влияния как среды на организм, так и организма на среду.

Регуляция деятельности специальных органов в своем филогенетическом развитии закончилась сложной формой координации, образованием рефлекторных реакций, осуществляемых через кору головного мозга. В основе этих сложных координаций лежит образование временных связей, т. е. условных рефлексов разной степени сложности.

В многочисленных работах наших сотрудников, а также в исследованиях других лабораторий было экспериментально показано, что в про-

¹ Доклад на объединенном заседании институтов неврологии и психиатрии Академии медицинских наук СССР 3 ноября 1945 г.

цессе жизнедеятельности органов большую роль играет образование временных связей, т. е. выработка условных рефлексов на деятельность отдельных органов и специальных тканевых процессов. Подобные временные связи обладают большей или меньшей значимостью и в большей или меньшей степени изменяют протекание безусловных рефлексов. Во многих случаях условнорефлекторные механизмы совершенно изменяют направление текущего процесса. Например, на введенный адреналин сердце отвечает не ускорением, а замедлением и ослаблением своей деятельности, если перед самой инъекцией применить выработанный заранее условный раздражитель на замедление сердечной деятельности. Если поместить животное в комнату с низкой температурой по сравнению с той, при которой оно постоянно находится, то температура тела и газообмен животного или человека неизбежно должны повышаться, но мы могли наблюдать, наоборот, понижение температуры и газообмена в том случае, если у животного были заранее выработаны на данную обстановку (ситуацию) условные связи на понижение температуры. Таким образом, кора мозга не только механически отражает события внешнего мира, но трансформирует приходящие по многочисленным нервным путям импульсы от экстеро- и интерорецепторов, преобразуя в своей динамике физические процессы в своеобразный комплекс, субъективно оцениваемый как психическое состояние. Опыты, которые были проделаны у нас в лаборатории на животных с «парадоксальным» изменением теплообмена и газообмена, наблюдались нашими сотрудниками Слонимом и Попугаевой на кондукторах, совершающих поездки на площадках товарных вагонов. Когда кондуктора движутся по направлению от Ленинграда, температура их тела и газообмен меняются соответственно температуре окружающего воздуха; когда же они едут по направлению к Ленинграду, температура их тела и газообмен постепенно меняются в противоположную сторону, как бы «парадоксально» действию внешней среды, т. е., иначе сказать, действию безусловного раздражителя. Вся ситуация внешних агентов при движении по направлению к Ленинграду та же самая, что и при движении от Ленинграда, но выработанные в прежней практике натуральные условные связи начинают доминировать, а потому и реакция организма на внешнюю среду становится как бы парадоксальной. Приспособление, осуществляемое при помощи кортикальной регуляции, оказывается необычайно важным для жизненной практики. Это показывает эксперимент, поставленный с охлаждением тела тех же кондукторов в другой обстановке, на дворе в Ленинграде (т. е. при выключении выработанной условной связи), при этом оказалось, что охлаждение на дворе в Ленинграде, по величине равное охлаждению на площадке вагона, выше предела выносливости. Таким образом, влияние выработанных временных связей для протекания процессов обмена в повседневной действительности является могучим. Позволяю себе привести еще один пример из практики жизни. Врач морского учебного заведения выработал временные связи на охлаждение тела у курсантов, купание зимой в открытом бассейне, причем удалось достигнуть такого положения, что курсанты переносили без всяких последствий очень сильное охлаждение всего тела при ежедневном купании в воде низкой температуры. Как только изменялась обстановка всей процедуры, то температура, при которой происходило ежедневное купание, становилась непереносимой и вызывала резкую отрицательную сосудистую и двигательную реакцию у испытуемых. Можно было бы привести много примеров подобного рода из жизненной и клинической практики, если проанализировать многочисленные реакции на агенты внешней и внутренней среды.

В дальнейшем я еще раз остановлюсь на значении описанных временных связей, которые в значительной степени определяют возникновение и течение сложных процессов во внутренних органах. Достаточно напомнить роль натуральных условных раздражителей на отделение желудочного сока. Павловский опыт мнимого кормления, этот самый красивый эксперимент XIX века, как назвал его один из крупных западных ученых, можно сказать, является этапом в наших воззрениях на то, как физическое связано с психическим.

Наши опыты с изучением кортикальной регуляции процессов, совершающихся во внутренних органах, привели нас к мысли, что всякая сложная реакция организма протекает с участием кортикального воздействия. Удалось показать, что кора головного мозга в порядке временной связи может не только переводить любой внутренний орган из состояния физиологического покоя в состояние деятельности (пусковой механизм), но изменять уровень уже существующей деятельности органа (корректирующий механизм).

Замечательно то, что условный раздражитель может действовать на рецепторный прибор доли секунды, а реакция будет продолжаться несколько часов и даже несколько дней. Кортикальный импульс, идя по нервным путям, вовлекает в сферу своего действия инкреторные органы. Кортикальная реакция в силу этого является очень обширной и длительной. Каждый инкреторный орган связан с определенной функциональной системой. Таким образом, действие кортикального стимула представляет механизм сложной нервно-гуморальной регуляции, весьма обширной по своему размаху, но в то же время и специализированной. Нарушение какого-либо звена сложной регуляторной системы вызывает изменение хода реакции или ее извращение. Чтобы не быть голословным, позволю себе напомнить, что влияние кортикального импульса на деятельность почки осуществляется не только по путям нервной системы, но и путем вовлечения в реакцию гипофиза. Выключение периферического нервного пути не исключает действия условного раздражителя, осуществляющего реакцию теперь по гуморальному пути, при этом ход реакции несколько меняет свой характер по времени своего наступления и по продолжительности. По отношению к сократительной функции селезенки гуморальным путем для кортикального стимула является надпочечник. Вероятно, этот же гуморальный путь служит и для осуществления регуляторных процессов секреторного характера. Двойной путь кортикального влияния указывает на принцип множественного обеспечения функций. Нужно напомнить, что один и тот же орган может участвовать как эффекторный аппарат для выполнения различных функциональных проявлений; так, например, легкие при определенной ситуации выполняют роль кислород-снабжающей функции, а у некоторых животных выполняют еще и терморегуляторную функцию, как это имеет место у собак. Замечательно то, что механизм нормального дыхания уступает при этом место другому механизму, имеющему свой ритм и осуществляющему физическую регуляцию тепла. Таким образом, кортикальный рефлекс по грандиозности своего действия, по вовлечению в сферу влияния разных органов и систем, так и по объединению в разных органах отдельных функциональных проявлений является мультиэффекторным. Взаимодействие различных путей в ходе сложной условнорефлекторной реакции может быть содружественным и антагонистическим. В работах Ольнянской, Айрапетянца и других наших сотрудников было показано, что при определенных условиях кортикальный принцип может подкреплять одновременно протекающий с ним рефлекс, при других условиях кортикальный импульс тормозит синхронно текущий рефлекс. Ольнянская устано-

вила также облегчение для кортикальных обменных рефлексов, при этом мышечная работа под влиянием кортикального стимула протекает энергичней, а период восстановления укорачивается. Айрапетьянц обнаружил взаимное влияние двигательных условных рефлексов. Особое значение в течении кортикальных регуляций приобретает фактор времени. Учение Введенского о роли физиологического интервала в физиологических процессах нервного волокна находит свое подтверждение и в явлениях, свойственных процессам в сложных системах внутренних органов. Одна из важнейших и точнейших координат природы — время; оно не только слилось в единое понятие с пространством, являясь нестѣмлемой частью познаваемой материи, но самое время, как число в уравнениях природы, является частью наших представлений о физиологических и патологических явлениях. Для сложного органа, каковым является, например, почка, весьма важна согласованность основных процессов фильтрации и реабсорбции во времени. Вспомним, что на протяжении канальцев длиной в 22 километра идет процесс отбора (реабсорбция и секреция, по новейшим данным), который должен быть увязан во времени с процессом фильтрации в клубочках, в силу чего почка, как и другой орган, отсчитывает время по своим часам. Оказывается, что нарушение центрального управляющего аппарата — мозговой коры или подкорки — или разрушение путей от центра к периферии ведет к нарушению интегральной деятельности в деятельности почки. Между процессами фильтрации и реабсорбции наступает гетерохронизм, который приводит неизбежно к нарушению нормальной деятельности. Нарушение нормальной деятельности можно вызвать не только нарушением целостности структуры, но и перераздражением или функциональным беспорядком (столкновением, например, двух противоборствующих процессов возбуждения и торможения на коротком между ними интервале); в результате будет функциональное нарушение в органе, приводящее неизбежно со временем и к нарушению структуры.

Если вводить в наши исследования оценку временных отношений, то большинство явлений и способ их группировки представляются в совершенно ином свете.

Можно было бы картинно представить себе кортикальную регуляцию в виде дирижера огромного симфонического оркестра, в котором гармоническое сочетание получается благодаря игре многих групп инструментов, подчиняющихся в каждый момент единому управлению. Каждый инструмент, как и каждая группа инструментов, руководимая своим концертмейстером, может издавать звуки и целые аккорды независимо от дирижера, но в интересах целого великого гармонического сочетание будет обеспечено только тогда, когда каждая группа будет исполнять свою роль в определенном месте симфонического рисунка.

Дальнейшим развитием проблемы влияния коры головного мозга на внутренние органы явилось учение об интерорецепции, широко разрабатываемое в последние годы в нашей лаборатории, а в настоящее время и в ряде других лабораторий. Десять лет тому назад нам пришлось выдвинуть на очередь решение новой важной проблемы о возможности и характере обратного влияния внутренних органов на деятельность коры больших полушарий головного мозга.

Используя метод условных рефлексов, мы установили, что от внутренних органов бегут импульсы, на основе которых можно образовать временные связи. Благодаря объективному методу исследования получена возможность установить, что деятельность внутренних органов связана с корой мозга, получающей информацию по нервным путям из «внутреннего мира» животного подобно тому, как кора мозга

постоянно получает информацию через органы чувств о том, что происходит во внешнем мире. Перед нами открылся новый ряд явлений, доселе подрабумевавшихся, начиная с И. М. Сеченова, но экспериментально не обследованных. Вопрос о чувствительности внутренних органов смог быть поставлен в новом виде; субъективная оценка на основании раздражений, исходящих из внутренних органов, привела к неправильным и неточным представлениям о рецепторной роли внутренних органов. Благодаря тому, что нам удалось выработать временные связи на раздражение внутренних органов при исключении раздражения экстерорецепторов, мы могли установить, что существуют, помимо известных нам временных связей, интерорецептивные условные рефлексы. Тем самым было доказано, что и во внутренних органах существуют специальные рецепторы, так называемые интерорецепторы.

К нашему удовольствию эксперименты с интерорецепторами получили подтверждение в блестящих морфологических работах покойного моего друга Б. И. Лаврентьева и других морфологов (Пинес, Иванов и др.), показавших в микроскопических картинах наличие специальных рецепторных аппаратов во многих внутренних органах и в периферических сосудах. Использование метода образования временных связей дало возможность изучить роль интерорецептивных условных рефлексов и их соотношения с экстерорецептивными условными связями, которые, по мнению И. П. Павлова, составляют основу высшей нервной деятельности (поведения) животного. Таким образом, мы научились, правда еще в настоящее время робко, подходить к познанию того, как представлен в коре мозга внутренний мир животного. Стимулы, исходящие из интерорецепторов, не вызывают сознаваемых нами ощущений или, как выражается Гершуни, они субсенсорны, но тем не менее импульсы от интерорецепторов оказывают, как мы убедились в опытах Айрапетянца, Балаксиной, Риккль, Черниговского и др., большое влияние на течение процессов в коре мозга, вызванных при помощи раздражений экстерорецепторов. Отсюда следует, что интерорецептивные условные связи, не входящие в сферу сознания, могут быть названы подсознательными. Тем самым открылась возможность подойти к объективному анализу того, что носит наименование подсознательного. Нужно полагать, что импульсы от интерорецепторов по афферентным системам доходя до коры мозга, принимают участие в формировании сложной корковой динамики. Полученные нами теперь уже довольно обильные материалы дают возможность более глубоко подойти к тому, где и как формируются сложные психические процессы, которые мы субъективно расцениваем, как сознательные. Мир «внешней» информации, таким образом, тесно связан с «миром внутренней» информации, и анализ внешнего мира, по законам установленным Павловым, в коре мозга постоянно сопоставляется с аутоанализаторной деятельностью, обусловленной наличием интерорецепторов.

Когда путешественник с Сириуса в превосходной сатире Вольтера спрашивает обитателя Сатурна: «Сколько у вас чувств?» — «Семьдесят два, — отвечает тот, — но каждый день мы жалуемся, что их так мало у нас». Мы говорим обыкновенно, что у нас пять чувств. Однако это и верно и неверно. Может быть, органов чувств и действительно всего пять, но они работают при помощи своих помощников, поставленных природой везде, где непрерывно творятся процессы жизни — ассимиляция и диссимиляция.

Приводим один пример: если раздражать механически или термически слизистую желудка и сочетать это раздражение с подкармливанием животного при полном исключении экстерорецептивных раздражений, то после нескольких таких сочетаний оказывается, что одно раз-

дражение слизистой желудка вызывает отделение слюны, т. е. мы имеем условный рефлекс на раздражение интерорецепторов. Подобные опыты были проделаны с кишечником, мочевым пузырем, селезенкой и недавно со специальным рецепторным прибором — *glomus caroticum*.

Несомненный факт влияния раздражений, идущих со стороны внутренних органов, на процессы, протекающие в коре головного мозга, дает возможность приблизить обстановку опытов к клинике.

Экспериментальному изучению стала доступна «внутренняя картина» болезни, или, как выражаются американские авторы, «психосоматика». Субъективное наблюдение и исследование больного получают возможность обогатиться в конкретные материальные представления и тем самым углубить наши познания в области тех явлений, которые разыгрываются до момента появления объективных данных. В теоретико-познавательном отношении мы имеем приближение к уничтожению грани между субъективным и объективным. Такое воззрение чревато последствиями для диагностики, для понимания патогенеза заболеваний и для терапевтического вмешательства. Аналитическое построение изучения болезни приводит к тому, что изучающий отдельную нозологическую единицу никак не может составить себе целостное представление о сложном патологическом процессе. Аналитический способ исследования исключает из учета целый ряд факторов и приводит к тому, что врач локализирует болезненный процесс только в том пространственном уровне, который, собственно говоря, уже разрушен или временно исключен из сложной интегральной деятельности органа или целой системы органов. Никакое отвлеченное философское понимание дела не может помочь в этом отношении и только приведет к туманным ошибочным представлениям о соотношении физического и психического, «телесного» и «душевного», объективного и субъективного.

Наша работа по изучению интерорецептивных временных связей привела к необходимости исследовать подробно те относительно простые безусловные интерорецептивные рефлексy, которые возникают при раздражении интерорецепторов и которые служат несомненно базой для образования условных рефлексy. Вместе с тем необходимо было заняться проблемой раздельности, специфичности отдельных рецепторов, а также вопросом о сущности интерорецепции. Подобно тому как мы изучаем специфические особенности экстерорецепторов (глаза, уха, обонятельного рецептора и других рецепторов), нам представлялось также заманчивым проникнуть в природу интерорецепторов. Тем более, что в последние два десятка лет в этом отношении физиология обогатилась большими открытиями. Достаточно указать на работы Неймана, его учеников и последователей. Однако наши знания о рецепторах, расположенных во внутренних органах, до настоящего времени недостаточны. Эти исследования связаны с большими трудностями, так как миниатюрные образования рецепторов заключены в глубине тела. Второе затруднение то, что раздражение внутренних органов своеобразно воспринимается субъективно. Как указывалось раньше, метод условных рефлексy дал возможность понять, каким образом импульсы от интерорецепторов учитываются в функциональной динамике коры мозга и тем самым в процессах психического порядка. Отсутствие точной локализации ясных субъективных ощущений, возникающих при раздражении интерорецепторов, или своеобразный их характер указывают на то, что они должны отличаться от рецепторов, расположенных на поверхности тела. Интерорецепторы не имеют прямой связи с внешней средой, утратив ее, очевидно, в далекие времена эволюционного процесса. И мы могли предполагать, что основные виды чувствительности, свойственные коже, в несколько ином виде присущи рецепторам, заложенным

внутри организма. Локализация интерорецепторов, отсутствие прямого влияния на них внешней среды, давали нам основание рассматривать по отношению к ним «внешней средой» кровь, которая их омывает, а в особенных условиях гемодинамики и состава крови искать те особенности, которые отличают их от экстерорецепторов. Неизбежно было предусмотреть два особенных вида раздражений, исходящих из той «внешней для рецепторов среды». Подведение крови в том или ином количестве к клеткам организма связано с колебанием давления и изменением химического состава крови: оба эти фактора — механический и химический — могли служить раздражителями для интерорецепторов. Так это на опыте и оказалось. Экспериментальный материал, полученный нашими сотрудниками и особенно обильно Черниговским, дал нам отчетливые представления об основных свойствах интерорецепторов и безусловных интерорецепторных рефлексах. Удалось с отчетливостью установить, что с рецепторов селезенки, кишечника, желудка, пищевода, печени, почки, сердца и инкреторных органов можно получить рефлексы на изменение кровяного давления и дыхательных движений. Рефлексы, изученные нами в настоящее время с интерорецепторов, охватывают прежде всего две важнейших функции — дыхание и кровообращение. Изучение рефлексов с интерорецепторов на дыхание и кровообращение расширяет наши представления о регуляции кровяного давления и дыхательных движений. Размещение крови в различных областях тела основано не только на законах гидродинамики, но и на роли интерорецептивных рефлексов. Известный закон Dastre—Mogat должен быть представлен так, что, помимо распределения крови в большом сосудистомместилище, в районе чревных вазомоторных нервов, вследствие выключения тонуса эфферентных сосудодвигателей, имеет значение постоянный ход прессорных импульсов, несущихся к вазомоторному центру со стороны сосудистых рецепторов кишечника.

Рефлексы на дыхание со стороны сосудистых рецепторов кишечника при изменениях кровяного давления впервые были обнаружены Черниговским. Этим самым прибавляется еще одна рецептивная зона, с которой происходит регуляция дыхания. Существенно отметить чрезвычайно важную роль хеморецепторов в регуляции кровяного давления и дыхания. Анализ действия различных химических раздражителей привел нас к тому положению, что не существует чистой хеморецепции сосудов, а существует хеморецепция тканей. Сосуды надо считать только передаточным звеном. Начиная с морфологических работ де-Кастро, Нонидзе, Черняховского и других, было констатировано, что рецепторы оканчиваются именно на клетках клубочка гломуса.

Хеморецепторные аппараты реагируют не только на специальные вещества обменного характера (адреналин, ацетилхолин, гистамин и т. п.), но и на такие продукты обмена, как O_2 , CO_2 , и, как показали наши последние работы (Борщевская), на изменение осмотического напряжения. Нужно полагать, что, в процессе эволюции при переходе примитивной реакции протоплазмы на химический раздражитель среды к более сложной реакции с помощью нервной системы, отдельные рецепторные органы развивались и дифференцировались для трансформации различных химических раздражений в нервный процесс. Принцип неравномерного развития в процессе эволюции отдельных функций был установлен Л. А. Орбели и применен для анализа частных закономерностей. Весьма вероятно, что чувствительность к таким важнейшим продуктам метаморфоза, как кислород, углекислота и вода, осталась не только в центральных нервных образованиях, как, например, в продолговатом мозгу, но получила широкое распространение в организме. С этой точки зрения нужно признать, что регуляция таких важных

функций, как дыхание, связанное с тканевыми окислениями, осуществляется не только при помощи автоматического — гуморального — раздражения центров и известных в физиологии рефлексов с различных рецептивных зон, но и с каждого уголка тела при помощи интерорецептивных рефлексов. Каждая ткань, каждая клетка, как бы сама озабочена снабжением кислородом и удалением CO_2 . Точно так же регуляция водного обмена и связанное с этим чувство жажды обусловлены не только сигналом рецепторов глотки и гидремией, вызывающей раздражение центров, но и рефлекторно со стороны осморецепторов, находящихся в тканях и органах. Голод и жажда, как иногда выражаются, диктаторы человеческого тела, имеют теперь свое объяснение в сложных физиологических процессах. И мы сможем понять материальную природу ощущения голода и жажды только в том случае, если вступим на путь изучения физиологических механизмов. Путь для познания «темных чувств», по выражению И. М. Сеченова, в настоящее время открыт, вместе с тем оправдывается предсказание великого естествоиспытателя И. П. Павлова, что «наступает и наступит, осуществится естественное и неизбежное сближение и, наконец, слитие психологического с физиологическим, субъективного с объективным — решится фактически вопрос, так долго тревоживший человеческую мысль». Мы начинаем постигать работу удивительных регулирующих механизмов, а именно, как они приходят в действие, кое-что знаем, как нарушается их деятельность. Несомненно, изучив их достаточно полно, научимся исправлять их повреждения. Разве это не широкий путь для бесчисленных клинических наблюдений глазом естествоиспытателя, вооруженного современными идеями и современными точными методами!

Очень примечательно наблюдавшееся в нашей лаборатории А. В. Риккль действие одного и того же вещества, введенного в кровь или при подведении его непосредственно к изолированным от общего кровообращения надпочечникам, сохранившим с организмом нервную связь. В опытах Риккль одна и та же доза адреналина, подведенная к рецепторам надпочечника, вызывала рефлекторно падение давления в сонной артерии, а введенная в кровь действовала обычно, т. е. повышала кровяное давление. Точно так же и никотин, действуя только на рецепторы надпочечника, вызывал прессорную реакцию, введенный же в кровь — приводил к падению давления вначале с последующей гипертензией. Все эти явления настолько необычны, что невольно привлекают к себе пристальное внимание. Приходится задаться вопросом — не следует ли видеть в этом черты своеобразного механизма, регулирующего уровень кровяного давления при введении в кровь веществ, вызывающих падение давления или его повышение? Как можно представить себе такой механизм? Введение в кровь ацетилхолина или гистамина (или появление последнего эндогенно) в количествах, вызывающих падение давления, обязательно приводило бы эти вещества в соприкосновение с рецепторами. В то время как общее резорбтивное действие этих веществ заключалось бы в депрессии кровяного давления, влияние их местное на интерорецепторы возбуждало бы прямо противоположный прессорный рефлекс. Если эти опыты будут подтверждены, то наши представления о принципах саморегуляции получают новое направление. Во всяком случае факты Риккль интересны и заслуживают внимания фармакологов.

Наличие огромного количества рефлекторных приборов, объединяющихся в рецепторные поля и афферентные системы, как было выше сказано, обуславливает весьма важные рефлексы, охватывающие важнейшие процессы организма — дыхание и кровообращение. Но это лишь небольшая часть тех сдвигов, которые могут быть обязаны наличию инте-

рорецепторов. Последние работы нашей лаборатории, выполненные Черниговским вместе с молодыми товарищами — курсантами, показали, что раздражение баро-, хемо- и терморецепторов не остается безразличным для соматической и гладкой мускулатуры. Исследования двигательных интерорецептивных связей, выработанных у животного Айрапетьянцем, в работе Черниговского получили свое «безусловное» обоснование. Удалось также показать, что при раздражении ряда интерорецепторов происходят значительные изменения в рефлекторной деятельности соматической мускулатуры. Таким образом, переброшен мост между анимальными и вегетативными процессами в сфере экстеро- и интерорецептивных временных связей внутренних органов. Нам кажется, что не только изучение двигательных рефлексов и поведения нервно-мышечного прибора, но и изучение всей картины деятельности условнорефлекторного характера дают возможность проникнуть в природу сложных ответных актов организма.

В настоящее время мы не сомневаемся в том, что каждый орган в своей функциональной деятельности связан с высшим регуляторным аппаратом. Мы представили, я думаю, достаточно убедительные данные в том, что при действии импульсов с коры головного мозга приводится в деятельное состояние или весь организм или ряд функциональных систем. Спрашивается: как же объединены эти функциональные системы и какая существует между ними взаимосвязь? Мы довольно хорошо знаем конечный результат пускового механизма коры мозга, но перед нами как бы целый непроходимый лес промежуточных отношений органов и тканей при их деятельности в зависимости от коркового влияния.

В этой сложной и запутанной цепи отношений иногда исследователь готов принять индетерминированность явлений, но это было бы ошибкой и уступкой метафизическим воззрениям. В настоящее время мы и сосредоточили свое внимание на изучении направленности отдельных реакций и координационных отношений органов в их связи с окружающим внешним миром. Только познание совокупности «вегетативных» и соматических компонентов реакции даст возможность понять природу сложной реакции.

Я уже указывал, что временные связи часто обладают способностью изменять протекание безусловного рефлекса, иногда совершенно меняя направление процесса, как бы затушевывая значение безусловного рефлекса. Факты чрезвычайно сильного влияния условных раздражителей дают основание предполагать, что такие натуральные, вырабатываемые в течение индивидуальной жизни сложно-рефлекторные связи окажутся не только очень прочными, но и их роль в регуляции физиологических функций очень значительной.

Позволю себе привести несколько примеров из работ, выполненных Слюнимом и другими сотрудниками в наших лабораториях и в лаборатории Киргизского медицинского института.

Уже в давней работе Ольнянской было показано, что у человека при сочетании мышечной работы (безусловный раздражитель) с индифферентными для мышечной деятельности агентами может быть выработан прочный условный рефлекс на изменение окислительных процессов в тканях. Это явление подчиняется общим для условных рефлексов правилам (дифференцирование, угасание, индукционные отношения и т. д.). В экспериментах нашего сотрудника Александрова было выработано условное рефлекторное повышение температуры тела собаки на фоне быстрого бега.

В то же время сотрудник нашей лаборатории Савченко в своих многолетних исследованиях при изучении бега собаки на тредбане не мог показать сколько-нибудь заметного повышения обмена после сочетания

работы на тредбане с индифферентными раздражителями, т. е. не мог выработать условного рефлекса. Применение условного раздражителя при остановленном тредбане вызывало резкую оборонительную реакцию у собаки, не сопровождавшуюся значительным повышением обмена, как в работе Ольянской.

Повидимому, мышечная работа человека, выполняемая в экспериментах Ольянской в порядке вербального раздражения, бег собаки рядом с экспериментатором в манеже в опытах Александрова, с одной стороны, и бег собаки на тредбане в опытах Савченко, с другой, — по физиологическому механизму совершенно различны. Несмотря на полное сходство задач в указанных трех исследованиях результаты мышечной работы по энергетическому эффекту значительно отличаются, очевидно, в зависимости от характера своего центрального пускового механизма, а также и по возникающим отношениям с другими функциональными системами. Бег в опытах Савченко есть оборонительная реакция собаки надвигающийся под ней тредбан, и в этом случае возникающий оборонительный рефлекс проявляется при беге условного раздражителя в своеобразной реакции: собака воеет, срывает маску, пытается выскакать из станка тредбана. Условный рефлекс на повышение обмена веществ оказывается заторможенным благодаря отрицательной индукции, возникающей в связи с оборонительным рефлексом.

Таким образом, здесь мы имеем случаи различного влияния на кору мозга сигналов от интерорецепторов. Сигналы, неоднозначные по своему характеру от разных рецепторов, могут оказывать и различное влияние на ц. н. с. и через нее на другие органы и системы тела.

Из приведенных примеров об образовании условных рефлексов, связанных с мышечной работой, можно думать, что в основе этих сложных взаимоотношений лежит образование проприоцептивных и статокINETических рефлексов, рефлексов с сосудов и тканей внутренних органов, возможны также и всевозможные комбинации тех и других.

Позвольте пояснить это примерами.

Произвольное ограничение вентиляции при статической мышечной работе различной интенсивности и продолжительности вызывает увеличение валового потребления кислорода на стандартную работу. Ограничение легочной вентиляции в период работы ведет к увеличению легочной вентиляции в восстановительный период, и это сопровождается общим возрастанием кислородной стоимости работ. Можно полагать, что физико-химические сдвиги в крови и в альвеолярном воздухе в результате этого действуют, как более «тяжелая» работа, и последняя (через нервные центры, конечно) в результате уже выработанных ранее связей, сигнализирующих эту «тяжесть», и вызывает увеличение энергетических затрат (исследования Конради, Ольянской, Слюнимо).

Следующий пример, показывающий роль мышечных проприорецепторов в сложно-рефлекторной реакции, привожу из опытов Попугаевой о взаимоотношении между повышением обмена при охлаждении и позой у рабочих холодильника. Попугаева показала, что в положении «лежа» рабочий холодильника не повышает обмена, а в положении «сидя», приближающемся к рабочей позе, явление повышения обмена выражено резко. В других работах сотрудников было также показано, что мышечная работа (ходьба, движение вообще) оказывает стимулирующее влияние на химическую и физическую терморегуляцию. Напомню опыты покойной сотрудницы Щербаковой на обезьянах, приведенные в моей книге¹ о связи мышечной активности с условиями освещения камеры.

¹ К. М. Быков. Кора головного мозга и внутренние органы. 1945.

Большая группа сложно-рефлекторных связей была изучена в последние годы по поводу утилизации тканями кислорода. Поступление в организм кислорода лучше всего определяется насыщением кислородом артериальной крови. Поэтому появление гипоксемии служит удобным объектом для изучения связей между напряжением O_2 в крови и протеканием тканевых окислений. Совместные работы Слонима с Попугаевой на лошадях и опыты Ольнянской на овцах показали, что уровень окислительных процессов (основной обмен) у ряда животных (горных видов, хорошо приспособленных к пониженному атмосферному давлению) тем ниже, чем ниже содержание O_2 в артериальной крови. У таких пород овец весь процесс акклиматизации протекает по тканевому типу, и снабжение кислородом определяет и его потребление. Указанное явление не есть свойство изолированных клеток и тканей, и наблюдается только у взрослых животных. Пребывание на месте у этих особей не вызывает обычных акклиматизационных приспособлений, т. е. увеличения легочной вентиляции, нарастания числа эритроцитов в крови, увеличения содержания гемоглобина в крови, а наблюдаются лишь увеличение кислород-связывающих свойств крови и изменение диссоциационной кривой. У новорожденных животных приспособление к разреженной атмосфере протекает иначе, и ягнята, рожденные на высоте, имеют в крови эритроцитов больше, чем если бы они родились в низкой местности. Мы имеем полное основание рассматривать такие сдвиги обмена при понижении атмосферного давления как рефлекторный акт, специфичный для определенных животных.

Очень показательным в отношении зависимости от кортикальных воздействий является регуляция тепла в организме животного и человека. В моей книге описаны лабораторные опыты Ольнянской, Слонима, Поповой и других, указывающие на образование искусственных условных рефлексов на изменение температуры тела; в настоящее время мы можем представить новые факты образования натуральных терморегуляторных условных рефлексов, вырабатываемых в условиях жизненной обстановки и прочно закрепленных.

Химическая терморегуляция у овец в условиях камерного опыта и стойлового содержания практически отсутствует в зоне средней температуры среды (Томме, 1930). В опытах Ольнянской (1944) на овцах в условиях высотных, в горах Тянь-шаня, с резкой сменой температуры внешней среды и с одновременной сменой освещения можно было наблюдать ярко выраженную химическую терморегуляцию. Эти явления совпадают с данными Пеликанова, изучавшего влияние освещения солнечным светом на собак, у которых полипноэ может выключаться в момент затемнения без изменений других влияний среды.

Внешнее нагревание и охлаждение, по данным многих авторов, не оказывают никакого влияния на энергетическую стоимость мышечной работы. При внутреннем приеме горячей или холодной воды (работа Ольнянской) оказывается, что горячая вода вызывает понижение обмена, холодная — повышение обмена. При этом величины сдвигов соответствуют количеству калорий, введенных или отнятых при даче горячей или холодной воды. Эти явления особенно часто выражены при приеме горячей воды и выявляются в полной мере не сразу, так как необходим ряд повторных опытов для получения хорошего эффекта. Несомненно, указанные явления не могут быть поняты как простые безусловные, по Павловской терминологии, рефлексы. Мы имеем в указанных опытах с овцами и питьем горячей или холодной воды выработку натуральных условных рефлексов; в первом из указанных примеров имеем выработку натуральных условных рефлексов на солнечный свет, а во втором — на специальный термический раздражитель.

Можно было бы привести ряд примеров архитектуры регуляторных приспособлений для поддержания тепла, но за недостатком времени я ограничусь сказанным.

Несомненно, что в процессе индивидуальной жизни натуральные временные связи образуются на базе таких агентов, как снег, лед, солнечный свет, горячая пища и т. п. и т. п.

Перехожу к последнему ряду примеров сопряженных реакций между процессом пищеварения и обменом веществ.

Важным моментом в повышении обмена после приема пищи является деятельность пищеварительных желез.

Одновременное исследование кривых отделения желудочного сока и изменения обмена показало, что обмен повышается и в первую и во вторую фазу отделения желудочного сока.

Исследование Ольнянской (1941) с мнимым кормлением собак мясом указывает на значительное (около 30%) повышение обмена, приходящееся на первые два часа и повторяющее общий ход изменений при специфическом динамическом действии пищи. Особенно важными являются длительные понижения дыхательного коэффициента, несомненно указывающие на сдвиги в обмене веществ.

Работа Слонима и других сотрудников (1942—1944) показала, что у ежей, имевших фистулу желудка, секрция желудочного сока во времени строго совпадает с периодом мышечной активности. Каждый переход животного от покоя к активной деятельности сопровождается появлением спонтанной секрции сока. Эти связи носят, несомненно, сложно-рефлекторный характер, так как изменение режима питания ежей изменяет и характер суточной кривой активности и характер кривой секрции желудочного сока.

Таким образом, мышечная работа, сопряженная с возбуждением «пищевого центра», оказывает стимулирующее влияние на секреторную деятельность пищеварительных желез и образует условные рефлексы на время. В наши прежние представления о связях мышечной деятельности и функций пищеварительного аппарата приходится ввести значительную поправку. Общеизвестным является факт, что мышечная работа оказывает тормозящее влияние на секрецию пепсиновых желез. Это положение базируется на популярном законе распределения крови Dastre—Morat, обнаруженном в остром опыте и подтвержденном в хроническом опыте Аполлоновым и Прикладовицким. Биологически было бы непонятно, каким образом мышечная деятельность, связанная с добыванием пищи, оказывает тормозящее влияние на секрецию. В этом случае ряд животных (да и во многих случаях человек) должен был бы оказаться в состоянии диссоциации моторного и секреторного аппаратов. В действительности же этого не происходит. Мы можем привести еще интересные примеры сопряженных реакций в организме человека. Наши сотрудники (Шербакова, Риккль, Слоним и др.) показали, что мышечная активность, резко повышающая энергетический расход, оказывает большое влияние на образование сложной регуляции работы органов, характеризующихся суточным периодическим циклом, а периодические циклы уже со времени Richet рассматриваются как изменение возбудимости нервных центров под влиянием активности животного. Действительно, выключение мышечной активности у длительно лежащих больных (Савченко, 1937) ведет к резкому уменьшению суточных периодических сдвигов температуры тела. Ольнянская подобное же явление отметила у больных шизофренией, подвергавшихся лечению длительным, 6-дневным, наркотическим сном. В нормальных условиях, конечно, для суточного режима играет роль не только повышение возбудимости центров,

но и неизбежное при этом правильное чередование процессов торможения и возбуждения.

Нам хорошо известно, что акт еды есть сильнейший сложно-рефлекторный раздражитель для деятельности пищеварительного аппарата. Мы теперь должны признать, что, в силу комплексного построения регуляторных функций, этот раздражитель есть не только огромный стимулятор пищеварительных функций, но и возбудитель обмена веществ, поэтому сложно-рефлекторная фаза может рассматриваться как рефлекторная фаза ассимиляции. Точно так же и мышечная деятельность, обусловленная рефлекторной, а у человека главным образом сложно-рефлекторной иннервацией, является стимулятором многочисленных функциональных отправлений.

На новых путях исследования открываются сложнейшие зависимости работы частей организма, направленные для поддержания целостной структуры, и мы, образно выражаясь, начинаем слушать удивительную гармонию деятельности сложного организма, поражающую согласованностью своих частей для могучего ансамбля целого. Первым и самым главным регулятором в этом отношении является кора головного мозга, где представлен через экстерорецепторы внешний мир и через интерорецепторы «внутренний мир» животного. Сопоставление фактов, приходящих из внешней и внутренней среды, обеспечивает в каждый данный момент правильную и точную реакцию всего организма.

Итак, объем наших знаний, связанный с возможностью объективного изучения сложнейших интеграций и координаций физиологических функций внутренних органов, значительно вырос. Я думаю, что мы вправе утверждать, что открылись новые пути изучения деятельности важнейших физиологических процессов во всем их многообразии и сложности. Самое представление о специальных функциях внутренних органов не может базироваться на локалистическом представлении как при нормальном, так и нарушенном течении процессов.

Нарушение нормальной работы органов прежде всего, нужно полагать, начинается с расстройства регуляторного аппарата, в свою очередь регуляторный аппарат может быть поврежден в различных звеньях аналитаторной системы, начиная от местного регуляторного механизма до ганглиев в коре головного мозга, где сосредоточен высший уровень нервных и гуморальных интеграций.

Указанные мной в докладе «информации» в кору мозга от интерорецепторов нужно отнести к неощущаемым реакциям в противоположность тому, что доходит в кору от экстерорецепторов и что доступно сознанию с различной степенью дифференцирования.

Объективное изучение субсенсорных корковых реакций с одновременным изучением ощущаемых человеком реакций дает нам возможность перебросить мост между психическим и физическим и тем самым приблизиться к пониманию того, что в психической сфере носит название подсознательного. Изучение психосоматического состояния сделалось предметом недавнего времени, тем не менее эта проблема — одна из самых старых в медицине. Традиционный груз понятий и представлений тормозит развитие учения об отношении психической деятельности к физической и создает противопоставление психического физического. А между тем имеются все данные в настоящее время подойти к решению этой важнейшей проблемы естествознания и медицины на основе материалистических представлений современного учения о деятельности головного мозга. Вместо туманных представлений, переходящих в мистику, фидеизм, мы имеем возможность дать более четкое определение запутанного философского вопроса об отношении между «духом и телом», «сомой» и «психикой». Очевидно, между ними нет логического

различия, и вся задача заключается в том, чтобы использовать пути познания высшей нервной деятельности для научного познания психосоматики. С биологической и философской точек зрения деление медицинских дисциплин на терапию, неврологию, психиатрию, медицинскую психологию совершенно не обосновано. Может быть, существуют некоторые основания для деления сложных дисциплин на части в целях академического преподавания, но нельзя забывать, что это только внешняя сторона дела. И мне кажется, необходимо пересмотреть построение столь многочисленных кафедр медицинских институтов, чтобы не вырабатывать узкого профессионала-ремесленника со знанием какой-либо части единого целого, но не могущего понять, оценить и использовать всю сумму современных знаний для весьма трудной задачи — понять патогенез заболевания и поставить правильный диагноз.

Я смог привести в докладе только часть того материала, который добыт в последние пять лет нашим научным коллективом. Конечно, предстоит еще большая работа, чтобы овладеть приемами исследования на новых теоретических представлениях, но путь науки таков, что систематическая работа на верно избранном направлении, несомненно, приведет к хорошим результатам.

Нам ясно, что настало время, когда медицинская мысль должна быть сосредоточена на идее целостной — человеческой личности. Не «физикализм» и не «ментализм», не «душа» и «тело», а целостный организм составляет задачу нашего изучения. Можно сколько угодно анализировать, все это способно дополнить, но никак не заменить реальное целостное представление о процессах сложного организма. Механизм часов можно разложить, но часы тем временем будут стоять.

Мы живем и собрались в исключительное время, когда великий русский народ показал всю свою силу, свое право на жизнь под лучами солнца свободы, права и справедливости. Выросли новые могучие люди, заблестели таланты великих дел. А новые задачи, стоящие перед наукой и культурой, требуют новых путей, новые пути — новых людей, так как нельзя лить в старые мехи новое вино.

Наше славное прошлое вселяет бодрость для будущих дел в науке и жизни. Реальная сила человечества есть творческая мысль.

Чаяния великих людей начинают выполняться, советский мир выходит на большую дорогу, как свободный великий коллектив, могущий проявить свой гений на благо всего человечества.

NEW WAYS IN STUDYING THE ACTIVITY OF THE VISCERA

C. M. Bykov

Summary

The paper deals with the data obtained by the author and his collaborators and referring to the rôle played by the interoreceptive unconditioned and conditioned reflexes in the reaction of the organism to the environment.

СОННОЕ НАРКОТИЧЕСКОЕ И СОННОЕ ГИПНОТИЧЕСКОЕ ТОРМОЖЕНИЯ И ИХ ТЕРАПЕВТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ У ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ НЕВРОТИКОВ-СОБАК

М. К. Петрова

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

Поступило 21 X 1945

«Всякая работающая система должна отдыхать, восстанавливаться, а отдых таких реактивнейших элементов, каковыми являются мозговые клетки коры больших полушарий, должен особенно тщательно оберегаться», — говорил И. П. Павлов. Эти клетки, будучи очень чувствительными к малейшим колебаниям внешней среды, чтобы не дойти до непоправимого органического разрушения, должны быть особенно тщательно охраняемы. При работе по методу условных рефлексов выяснилось, что таким охранительным средством для клеток больших полушарий головного мозга является торможение, как средство защиты их от перенапряжения. Мы на своих экспериментальных животных постоянно наблюдали, что как только условный раздражитель по своей физической силе становится опасным для определенной группы корковых клеток, они тотчас же на этот раздражитель отвечают развитием охранительного торможения — вначале легкого гипнотического, а затем и его более глубокого проявления, переходящего в нормальный сон. И. П. Павлов этому гипнотическому сонному торможению в деле восстановления ослабленной мозговой деятельности придавал огромное значение. Считая, что причиной сна является разлитое в мозговой коре торможение, он тем не менее в деле развития сна большое значение придавал вегетативной нервной системе и гормональным факторам, создающим тот или иной фон в коре головного мозга, благодаря чему по коре и происходит широкое иррадиирование спускающегося и на подкорку торможения, вызывающего нормальный сон. Это предположение И. П. подтвердилось опытами А. В. Тонких и других сотрудников акад. Л. А. Орбели, которые доказали участие в происхождении сна симпатической нервной системы и мозгового придатка (его передней доли). Таким образом, по И. П. Павлову, сон является результатом разлитого торможения, возникающего под влиянием слабых ритмических раздражений в каком-либо пункте мозговой коры, и большему или меньшему его распространению способствует исходный фон коры, на который большое влияние оказывает вегетативная нервная система. Когда же торможение охватывает не всю кору, а только часть ее, и имеются участки коры, совсем свободные от торможения или только более или менее заторможенные, получается дробный сон, гипнотическое состояние различных степеней. И. П. Павлов всегда особенно подробно останавливался на

гипнотическом состоянии животных на механизме его происхождения, на его динамике, так как изучение его повело к пониманию некоторых симптомов психических заболеваний у человека. Мы очень часто имели возможность наблюдать на экспериментальных собаках различные фазы гипнотического состояния, большое разнообразие его проявлений: то едва уловимого, почти не отличимого от нормального бодрого состояния, то напоминающего глубокий сон. Из этих фаз при гипнотическом состоянии, возникшем от однообразных слабых раздражителей, или вследствие истощения коры экспериментальных собак-невротиков можно было наблюдать уравнительную и парадоксальную фазы, где условные раздражители различной физической силы не дают, как в бодром состоянии, эффекта, соответствующего силе раздражителей, а эффекты или уравниваются, или же, наоборот, более значительный эффект получается от слабого раздражителя, чем от сильного, на который часто не получается никакого эффекта вследствие развития в корковых клетках запредельного охранительного торможения, предохраняющего их от разрушения. Кроме того, при более глубоком гипнотическом состоянии наблюдается извращенная реакция, когда на положительный раздражитель имеется отрицательная реакция, а на отрицательный — положительная, так называемая ультрапарадоксальная фаза. Все эти фазы гипнотического состояния — явления, часто наблюдаемые и у психических больных. Вследствие заторможенности при гипнотизации кора мозговых полушарий как у экспериментальных животных, так и у человека защищается от переутомления и истощения и тем самым предохраняется от разрушения.

Так как наблюдаемое в лаборатории развитие глубокого гипнотического состояния при непосильных запросах к ослабленной, истощенной нервной системе животных было постоянным явлением, то это дало право И. П. Павлову заключить, что это есть нормальный физиологический прием борьбы организма с болезнетворным началом, охраняющий мозговые клетки от переутомления и разрушения. При гипнотическом сне, часто переходящем в глубокий нормальный сон, когда клетки мозговых полушарий, становясь невосприимчивыми к внешним раздражениям, отдыхают, восстанавливаются в своей силе, мы могли видеть, как гипнотическое торможение, само по себе, и следуемый за ним нормальный сон возвращают животным на некоторый период способность к их исходной нормальной деятельности, так как некоторые собаки-невротики даже после короткой гипнотизации и следуемого за ней сна в течение одного-двух опытов спокойно решают предъявленные их нервной системе задачи, которые до того времени им не удавалось решить. Принимая во внимание все эти экспериментальные данные, И. П. Павлов считал, что кататоническую форму шизофрении у психических больных можно понимать как физиологическое охранительное торможение, ослабляющее или совсем исключающее работу заболевшего мозга, которому грозила опасность разрушения от тех или иных причин. Этот взгляд И. П. Павлова нашел себе блестящее подтверждение в успешном лечении наркотическим сном шизофреников в его психиатрической клинике, возглавляемой проф. Ивановым-Смоленским. Исходя из лабораторных наблюдений о терапевтической роли сонного торможения, мы после смерти И. П. занялись изучением влияния наркотического веронального сна у типологически различных тяжелых невротиков-собак различного возраста. Наши выводы относительно лечения наркотическим сном животных сводились к следующему: сон, вызванный применением веронала в течение нескольких дней решительно всем собакам, независимо от их нервного типа, возраста и истощения нервной системы, оказал в высшей степени существенную пользу. Особенно резко сказалось влияние наркотического

сна на быстром исчезновении имевшихся у собак трофических расстройств кожи (экзем, язв, папиллом, облысения). Важным фактом, полученным на этих собаках, является очень длительное эффективное последствие вероналового сна. Эти наблюдения выявили также огромную роль дозировки наркотического средства в зависимости не от веса животного, а от степени истощения его мозговых клеток в данное время и сопутствующих заболеваний. Так, однажды в эксперименте резко выступил факт, подтверждающий это положение. Очень часто, чтобы вызвать у животных глубокий сон, восстанавливающий их ослабленную нервную деятельность, веронал применялся в течение шести дней, иногда повторяемый 2—3 раза, с промежутком в 2—3 недели. Дозой, вызывающей сон, для одних собак является 1.0 г веронала, дважды применяемого (утром и вечером); для других эта доза оказывается недостаточной и не вызывает желаемого глубокого сна, и для получения такого требовалось увеличить дозу до 1.5 г.

Среди собак, которые под влиянием этих доз веронала, вызывающих у них крепкий сон, вполне восстанавливали свою нормальную нервную деятельность, с исчезновением сопутствующих расстройств кожи (язвы, экземы, фурункулез, папилломы), имелась более старая, чем предыдущие собаки, и притом очень ослабленная продолжительной почти пятнадцатилетней нервной работой в лаборатории, да к тому же, как оказалось, больная, так как через 3 месяца после вероналового сна она погибла от распространенного рака щитовидной железы с метастазами во многие органы. В период, предшествовавший сонной терапии, будучи поставлена на станок, эта собака тотчас же погружалась в гипнотическое сонное торможение с отказом от еды и с полным отсутствием какой-либо условнорефлекторной деятельности. Вследствие развития мышечной слабости в задних конечностях она слегка волочила их, ходила с трудом, медленно, едва передвигая ноги, особенно, с лестницы.

Ввиду старости и слабости собаки, ей дана была доза веронала значительно меньшая, чем другим собакам, — всего 0.5 г, хотя разница в весе между всеми собаками, подвергавшимися сну, была ничтожная. Эта небольшая доза веронала вызвала у этой старой больной собаки более глубокий сон, чем значительно большая доза у всех остальных собак, несмотря на то, что эта малая доза применялась у нее всего раз в день, в противоположность всем остальным собакам, и всего только 6 дней; 4 дня собака спала почти непробудным сном, ее с трудом удавалось разбудить для дачи новой порции веронала в молоке, после чего она тотчас же засыпала. Результат сонной терапии для этой собаки был совершенно неожиданный для нас. В течение почти трех месяцев после окончания сонной терапии собака, хотя и медленно, но свободно ходила не только по полу, но и с лестницы, не волоча ног. На станке все время была бодрa, от еды не отказывалась, и даже на первый раздражитель в опыте имелся положительный эффект, хотя, правда, ничтожный, — всего 1—2 капли. Существовавшие у собаки пролежни под влиянием сонной терапии совсем зажили в течение трех недель. Вскоре она погибла, при явлениях нарастающей слабости, от рака щитовидной железы, инфильтрировавшего подкожную клетчатку с метастазами в различные органы.

Подобная зависимость дозировки снотворного от степени общего ослабления, истощения всего организма подтвердилась на самом экспериментаторе. Последний после перенесенного тяжелого нервного потрясения, но будучи соматически совсем здоровым, в течение трех лет страдая бессонницей, все это время принимал веронал. Доза принимаемого веронала в 0.5 г вызывала у него крепкий 8-часовой сон, доза же в 1.0 г — 12-часовой. Спустя 24 года после 3-летнего применения

веронала, у значительно постаревшего экспериментатора вновь был применен в той же дозе веронал по поводу сильных болей от ушиба поясничной области. Ушиб вызвал глубокое кровоизлияние в этой области. Чтобы вызвать сон, чему препятствовала сильная боль, он принял свою обычную дозу веронала в 0.5 г, способствовавшего, как и раньше, глубокому 8-часовому сну. В дальнейшем, благодаря инфекции, внесенной при массаже ушибленного места, на нем развился значительной величины карбункул в сопровождении высокой температуры, доходившей до 39.7° и сильной боли. Предпринятое лечение стрептоцидом, стафилококковой вакциной не помогло. В это время сама больная и ее нервная система значительно ослабели: появились головные боли, бессонница, и чтобы заснуть, чему сильно мешала боль, экспериментатор принял свою обычную дозу веронала в 0.5 г, который неделю назад, когда он находился в здоровом состоянии, попрежнему, вызвал у него глубокий 8-часовой сон. На этот раз, благодаря тому, что боль от карбункула не давала возможности уснуть, экспериментатор решил принять еще половину дозы, всего 0.75 г веронала. В результате этого он погрузился в непрерывный 6-дневный глубокий сон, в начале которого ему была произведена операция. Сон был настолько глубок, что больная не чувствовала боли при операции и не просыпалась. Интересно то, что после этого 6-дневного сна неврастенические явления, которые наблюдались у экспериментатора, вызванные переутомлением от предшествовавшей чрезмерной работы и недосыпания, совершенно исчезли. Исчезли также изжога, существовавшая у экспериментатора 5 лет, головные боли, бессонница. Общее состояние и работоспособность, сравнительно с состоянием до сна, значительно улучшились и очень надолго. Выходит, что ослабленный высокой температурой, болью, интоксикацией и значительной потерей крови экспериментатор совершенно уподобился вышеописанной старой больной собаке.

Вскоре после выздоровления при хорошем самочувствии прежняя доза веронала в 0.5 г, принятая экспериментатором, опять способствовала возникновению крепкого 8-часового вероналового сна. Таким образом, этот факт, многократно повторяемый на животных, имел место и в человеческой практике.

В последнее время в качестве терапевтического воздействия на собак-невротиков мы применяли сонное торможение, вызываемое уже не вероналом, а гипнотическим сном, базируясь на вышеупомянутых фактах, что при тяжелом нервном состоянии, вследствие истощения мозговых клеток, собака всегда погружается в гипнотическое состояние (со свойственными ему фазовыми явлениями), обычно переходящее в глубокий нормальный сон. Являясь в данном случае охранительным торможением, гипнотическое сонное торможение, вызванное применением слабых ритмических раздражений, в условиях, способствующих гипнотизации, переходящее в глубокий сон, продолжающийся в течение трех недель ежедневно по 2½—3 часа явилось самым эффективным терапевтическим мероприятием из всех применяемых нами на больных животных в течение многих лет. При этом очень резко выступил факт, что чем глубже был сон, тем скорее наступали восстановление нарушенного нервного равновесия животного и исчезновение кожных дистрофий. В дальнейшем, применяя по 2½—3 часа ежедневно в течение трех месяцев этот добавочный сон, вызванный гипнотизацией собак, мы имели еще более резкие и более длительные положительные результаты, чем при наркотическом сне. У нас имелись собаки, тяжелые невротики, нервное состояние которых не только восстанавливалось от сонного гипнотического торможения до своего нормального исходного состояния, но и в очень короткий срок различные дистрофические

процессы на коже, сопровождавшие истощение нервной системы, как язвы, экземы, месяцами и даже годами (полтора года) не поддававшиеся никакой местной терапии, совершенно исчезали под влиянием сонного торможения как наркотического, так и гипнотического. У собак под влиянием боли при смазывании их канцерогенной газовой смолой (для получения у них экспериментального рака) и добавочных нервных травм, ослабляющих их нервную деятельность, на коже спины появились в большом количестве условные предраковые новообразования — сочные мясистые папилломы, величиной с крупную горошину (иногда до 30 на небольшом участке кожи), а у одной из собак к тому же еще имелась вблизи слюнного протока круглая опухоль величиной с трехкопеечную монету. Под влиянием устрашающих факторов военных действий (бомбежки, артобстрелы, воздушная тревога) собаки впали в глубокое гипнотическое торможение (охранительное) и уже больше не реагировали, как раньше, на все нервные травмы, специально наносимые им для еще большего ослабления их нервной деятельности, равно как и на устрашающие факторы. Собаки, как говорится, «ушли в торможение». В результате этого сонного гипнотического охранительного торможения было быстрое уменьшение опухоли и исчезновение папиллом. Из 30 папиллом на одном участке кожи их осталось только 9, и то значительно уменьшенных в размере, величиной с булавочную головку и значительно высохших, которые под микроскопом представляли картину уже не папиллом, а гиперкератоза (В. Г. Гаршин).

Таким образом, в наших экспериментах на собаках можно было видеть могучее действие сна, вызванного как наркотическими средствами, так и гипнотизацией на восстановление нарушенного нервного равновесия и исчезновение различных патологических состояний в организме.

Все это говорит о могучем значении сонного торможения для нормальной деятельности всего организма и, в особенности, для реактивнейших клеток коры больших полушарий головного мозга. Недаром И. П. Павлов придавал ему такое большое терапевтическое значение. Опыты проф. Тарханова как нельзя лучше подтверждают это положение. Собаки, переносившие голодание в течение 25 дней и возвращенные к жизни, после 5-дневной, искусственно вызванной, бессонницы погибали.

Наши долгие многочисленные исследования на животных привели к пониманию многих сторон патологической деятельности человека и, как мне кажется, могут содействовать усовершенствованию методов лечения в человеческой практике.

NARCOTIC AND HYPNOTIC SLEEP INHIBITION AND THEIR THERAPEUTIC VALUE IN EXPERIMENTALLY NEUROTIC DOGS

M. K. Petrova

The Pavlov Physiological Institute of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

While working after the method of conditioned reflexes it was found that external and internal inhibition is a means of protection of the brain cells against excessive strain and their possible ultimate destruction. It has been observed that hypnotic sleep inhibition which frequently set in and the normal sleep after it was followed by the restoration of the animal's disturbed nervous activity and in many

of the cases considerably improved it. On the ground of clinical observations we have also tested the effect of narcotic inhibition, in our case — veronal sleep. The important fact observed on these dogs was the long-lasting and beneficial after-effect of narcotic inhibition. Another fact revealed was the paramount rôle of the correct dosage of the narcotic which should depend on the extent of the cortex exhaustion at the given time and on the accompanying disturbances. In the case of some dogs the dose producing sound veronal sleep was 1.0 gr, for the other dogs it amounted to 1.5 gr administered twice daily, while in the case of one somatically affected dog a single dose of 0.5 gr produced heavy uninterrupted sleep which lasted for 4 days and effected a marked and unexpected improvement of the animal's condition in every respect.

The dependence of the effect of dosage on the degree of exhaustion and on the morbid state of the organism was confirmed by the investigator's personal experience. When the investigator was in good state of health, a dose of 0.5 gr — 1.0 gr veronal produced an 8—12 hour sound sleep, while a dose of 0.75 gr veronal having been administered at a time when the investigator was suffering from exhaustion and from a morbid condition accompanied by high temperature, caused uninterrupted sleep which lasted for 6 days and resulted in a complete disappearance of all neurasthenic symptoms. The investigator's general condition and working capacity were much improved as compared to what they had been before the sleep and continued to be such for a considerable length of time. Shortly after the recovery, when the investigator felt well again, the first dose of 0.5 gr veronal was again found to produce sound sleep of only 7—8 hours' duration exactly as it was before.

On the ground of the above mentioned laboratory facts we have lately used hypnotic inhibition as a therapeutic means in pathologic conditions of the organism. By producing daily, for a period of from 2—3 weeks to 3 months, additional sleep of 2,5—3 hours' duration which followed the hypnotic state, we obtained an excellent therapeutic effect which lasted for a considerable length of time. An important fact revealed by the treatment was that the sooner was the sleep the more rapidly the recovery of the disturbed nervous equilibrium and the disappearance of dystrophic skin processes took place. Owing to the effect of the strongest stimulations caused by the terrifying war factors of the autumn 1941 in Leningrad, and due to an overlimit inhibition dogs were reduced to a condition of a profound hypnotic inhibition—they, so to say, „escaped into inhibition“ and no longer reacted morbidly to any stimulations. This resulted in a rapid decrease of a tumor and in a disappearance of a number of conditionally precancerous affections, papilloma of the skin, in two neurotic dogs.

К ТЕОРИИ И ПРАКТИКЕ ОХРАНИТЕЛЬНОЙ И ЦЕЛЕБНОЙ РОЛИ ТОРМОЖЕНИЯ¹

Э. А. Асратян

Академия Наук СССР

Поступило 20 X 1945

Claude Bernard, Brown-Séquard, Павлов и многие другие корифеи мировой физиологии примером своей плодотворной научной деятельности показали, что теоретическая и экспериментальная разработка вопросов функциональной патологии и терапии болезненных состояний организма является одной из важных задач физиологических исследований. В процессе работы в этом направлении нами за годы Великой Отечественной войны был экспериментально разработан и клинически проверен новый метод сонной терапии таких близких и отдаленных последствий травматических повреждений (ранение, ушиб, сотрясение, сдавливание) различных отделов центральной и периферической нервной системы, как параличи и парезы, сосудистые, трофические и сенсорные нарушения и т. д. Ниже будут кратко изложены наши исходные теоретические концепции, проведенная нами экспериментальная и клиническая работа и полученные результаты.

Наши исследования по разработке нового способа терапии последствий органических травм нервной системы являются логическим продолжением наших довоенных исследований по проблеме пластичности нервной системы. После начала Великой Отечественной войны мы перенесли центр тяжести наших исследований на выявление путей и факторов, способных ускорить и усовершенствовать процессы восстановления утраченных или нарушенных функций поврежденной нервной системы.

Исходным и руководящим принципом этого периода нашей работы была глубокая и оригинальная концепция И. П. Павлова об охранительной и целебной роли процесса торможения — сна. Мною было развито гипотетическое положение, что охранительно-целебное торможение принадлежит к категории универсальных нервных процессов, что его развитие свойственно всем нервным образованиям и что оно, как процесс естественной самозащиты и самолечения, возникает и играет важную роль в нормальной патологической деятельности всех разделов нервной системы, пораженных как функциональной, так и органической травмой.

Давно известно, что различного рода моторные и сенсорные нарушения, вызванные органической травмой тех или иных разделов центральной нервной системы, обуславливаются не только гнездными разруше-

¹ Доложено на 4-м Пленуме Госпитального совета Наркомздрава СССР 23 VIII 1945.

ниями мозговой массы, но и в значительной мере угнетением функций обширных масс нервных образований, лежащих вблизи или вдали от очага прямого поражения.

В чем физиологическая природа и биологическая роль этого явления, названного угнетением, диасклизом, центральным шоком, асинопсией (как предлагает Гращенков) и другими терминами?

Мне кажется, что суть этого явления и заключается в развитии охранительно-целебного торможения в истощенных и ослабленных травмой центральных нервных образованиях. Правда, это есть своеобразная функциональная их «экстирпация», со всеми вытекающими отсюда последствиями для интрацентральной и экстрацентральной деятельности нервной системы в целом, но я рассматриваю это торможение, как явление положительного физиологического значения, как меру предупреждения от дальнейшего, еще более глубокого истощения, ослабления, а может быть, и гибели этих образований, как естественную меру самозащиты и самолечения. Таким образом, с моей точки зрения, этот временный функциональный блок патологически альтерированных центральных нервных образований является лучшей физиологической гарантией и предпосылкой к возможно быстрому их восстановлению в более или менее здоровом состоянии.

Так же я рассматриваю природу и биологическую роль угнетения при так называемых рефлекторных параличах.

Такое понимание сути и роли центрального рефлекторного угнетения функций нервных образований логически привело к мысли об искусственном усилении в некоторых оптимальных пределах дозы этого естественного целебного процесса, т. е. о применении сонной терапии.

Однако я считал показанным применение сонной терапии и при тех последствиях органической травмы нервной системы, функциональная патология которых характеризуется доминированием не стойкого торможения, а стойкого повышенного возбуждения (рефлекторные контрактуры, фантомные боли, каузалгия и подобные ей состояния). Если вспомнить данные лабораторий Павлова о положительном целебном действии снотворных на экспериментальные невроты собак возбудимого типа, то логичность этого решения не вызовет сомнения.

Что я ожидал от сонной терапии последствий органических травм нервной системы?

Во-первых, исходя из своего теоретического положения об универсальной роли охранительно-целебного торможения для всех нервных элементов, я смотрел на сонную терапию, как на интегральную комплексную терапию, способную своим нормализующим действием охватить одновременно многие звенья центральной и периферической нервной системы, альтерированные органической травмой в ту или иную сторону и входящие в состав зловещих «порочных кругов» функциональной патологии ее последствий.

Во-вторых, исходя из своих прежних данных о пластичности нервной системы, я ожидал, что возвращенные «в строй» нервные образования будут не только выполнять прежнюю свою функцию, но и в порядке усиления и перестройки своей функции, в порядке компенсации и образования новых видов интеграции возьмут на себя в какой-то мере и функцию разрушенных или необратимо альтерированных нервных образований.

Как физиолог я обязан был проверить правильность этих положений прежде всего в условиях лабораторного эксперимента на животных.

Поставленные мною и моими сотрудниками многочисленные эксперименты на животных (1941—1945) подтвердили в основном эти положения и оправдали наши ожидания. В работе, проведенной совместно с Са-

хиулиной, Симуковой, Гуровой, Романовской и Ивановой, были получены экспериментальные данные, показывающие, что систематическое применение оптимальных доз некоторых снотворных препаратов оказывает четкое благотворное терапевтическое действие при следующих патологических состояниях нервной системы животных (собак, кошек, крыс и лягушек):

а) при отеке — набухании головного мозга, вызванном экстирпацией верхних шейных симпатических узлов и компрессией мозга;

б) при параличе, парезах и сенсорных нарушениях, вызванных броун-секаровским сечением спинного мозга и перерезкой задних столбов спинного мозга;

в) при спинальном шоке, вызванном полным поперечным сечением спинного мозга;

г) при моторных и сенсорных нарушениях, вызванных коммоцией-контузией головного и спинного мозга;

д) при моторных и сенсорных нарушениях, вызванных оперативной травмой продолговатого мозга;

е) при моторных и сенсорных нарушениях, вызванных анемизированием центральной нервной системы;

ж) при моторных и сенсорных нарушениях, вызванных тепловой травмой центральной нервной системы;

з) при остром истощении изолированного спинного мозга, вызванном длительной и напряженной рефлекторной деятельностью;

и) при параличах, парезах и трофических расстройствах, вызванных длительным перераздражением периферических нервов.

Благотворное терапевтическое действие снотворных препаратов сказывалось в резком сокращении периода выпадения функций, в ускорении наступления функциональной реституции и темпов ее развития, в более высоком уровне и стойком характере реституции, в убыстрении процесса заживления ран, в улучшении общего состояния, в увеличении продолжительности жизни и выживаемости животных.

В процессе экспериментальной работы нам удалось выяснить сравнительную терапевтическую эффективность различных снотворных препаратов при лечении острых и хронических последствий перечисленных выше травматических поражений нервной системы, а также уточнить оптимальную терапевтическую их дозировку, принципы их сочетания с другими терапевтическими средствами при тех или иных частных формах поражений нервной системы, определить наиболее доступные и эффективные способы их применения и т. д. Все это дало возможность разработать основные принципы и черты нового способа сонной терапии.

Нами было установлено, что лучший терапевтический эффект получается:

а) при применении снотворных препаратов карбаминовой группы — гедонала и уретана. За ними по эффективности идут бромиды, паралегид и веронал. Еще менее эффективными являются люминал, хлоралгидрат и вообще сильно действующие и токсические снотворные, и наркотические препараты;

б) при применении таких доз снотворных, которые вызывают сон продолжительностью в 10—15 часов в сутки, по характеру близкий к естественному, но глубже его. Дозы, вызывающие менее глубокий и длительный сон или же сон, близкий к наркозу, действуют менее эффективно;

в) при систематическом применении снотворных препаратов — от нескольких дней до 1—1½ месяца, в зависимости от характера поражения и его глубины;

г) при комбинации снотворных препаратов с другими терапевтическими факторами, если в функциональной патологии болезненного состояния четко выступают нарушения функций других систем организма (в частности, с хлористым кальцием в случаях воспалительных явлений или увеличенной проницаемости капилляров, с витаминами В₁ и С — при соответствующих гиповитаминозах, с биологическими и химическими антисептиками — при наличии инфекции и т. д.).

Было установлено также, что в отличие от состояния шока, требующего быстрого вмешательства в виде внутривенного введения снотворных препаратов, при перечисленных выше болезненных состояниях организма энтеральный способ введения снотворных веществ имеет ряд практических и принципиальных преимуществ (простота способа приема, медленный темп поступления в кровь и т. д.).

Положительные результаты лабораторно-экспериментальной работы по сонной терапии близких и отдаленных последствий травматических поражений нервной системы послужили основанием для продолжения нашей работы в клинике. Ориентировочная работа нами была проведена еще в 1942 г. на одном из фронтов Отечественной войны и в двух клиниках г. Ташкента. Однако основная работа мною и моими сотрудниками Сахиулиной, Буровой, Джавадян, Орловой и Ивановой была выполнена в последние два года в некоторых эвакогоспиталях и клиниках г. Москвы (ЭГ 5005, 5012, Неврологическая клиника ВИЭМ, Клиника Института протезирования) при ближайшем участии лечащих врачей этих учреждений. Работа в клинике дала возможность убедиться в правильности наших исходных и руководящих теоретических положений, уточнить методические детали нового способа терапии применительно к особенностям посттравматических нарушений функций нервной системы человека, выяснить его эффективность при тех или иных специфических частных формах травматического поражения нервной системы, зачастую невоспроизводимых в условиях эксперимента на животных, уточнить показания и противопоказания к его применению и т. д.

После нескольких месяцев работы в клинике и после длительных поисков нами были разработаны два рецепта снотворных препаратов для сонной терапии посттравматических нарушений нервной деятельности. За неимением наиболее эффективного снотворного препарата — гедонала мы включили в состав рецептов уретан; а ввиду того, что последний препарат обладает слабым снотворным действием, к нему мы прибавили еще веронал. Учтя специфическое действие препаратов брома на нервную систему, мы включили в состав рецептов также бромиды. Кроме этих трех препаратов, входящих в состав обоих рецептов, в состав одного рецепта («Э») включен анагезирующий препарат эйкодал, а в состав другого рецепта («П») успокаивающий препарат пирамидон. Первый рецепт предназначен для сонной терапии посттравматических нарушений нервной деятельности с выраженной гипералгезией (каузалгия, фантомные боли, корешковые боли), а второй рецепт — для других форм посттравматических нарушений. Примерная пропись этих рецептов такова:

Пропись рецепта „П“

Urethani	1.0
Veronali	0.25
Natr. brom.	0.2
Pyramidoni	0.05

Пропись рецепта „Э“

Urethani	1.0
Veronali	0.25
Natr. brom.	0.2
Eucodali	0.015

Уретан и веронал с большой пользой для дела могут быть заменены гедоналом (0.7). Они могут быть заменены также бромуралом или люминалом (менее эффективный рецепт).

Условно мы называем приведенные составы «стандартными единицами» сонной терапии. В зависимости от возраста, веса и общего состояния больных, а также длительности их естественного сна им orally дается одна, две или три «единицы» (при необходимости можно оперировать и дробными частями единицы) до и после ужина, с перерывами, примерно, в 20—30 минут между приемом каждой единицы. Доза должна вызвать сон в среднем 12—13-часовой продолжительности. Одним из основных наших выводов является: «лечит оптимальная доза сна, а не доза снотворных».

Кроме этого каузальческим больным (как правило) и больным с фантомными и корешковыми болями (как исключение) по одной единице состава «Э» дается также и днем.

На основании нашего опыта работы в клинике мы пришли к заключению о необходимости и целесообразности устройства однодневного перерыва после шестидневного приема снотворной смеси (чтобы дать организму возможность избавиться от продуктов распада снотворных).

Целесообразно также улучшить питание больных и дать им витамины В₁ и С, в особенности при лечении составом «Э».

Курс лечения в среднем 35—45 дней. Нашим способом не следует лечить меньше 30 и больше 50 дней. В первом случае результаты могут быть нестойкими, во втором случае сдвиги могут быть ничтожными.

Должен заметить, что во второй половине нашей работы в клиниках мы в основном пользовались этой разработанной нами схемой сонной терапии, и результаты этой работы оказались значительно более положительными, чем в первом периоде работы, т. е. в периоде поисков оптимальных доз снотворных, способов их применения, чередования отдыха и лечения и т. д.

За весь период нашей работы в клиниках разработанный нами способ сонной терапии был применен для лечения общих и локальных последствий коммоции-контузии головного мозга (14 случаев), проникающих ранений головного мозга (14 случаев), коммоции-контузии, компрессии и проникающих ранений спинного мозга (20 случаев), рефлексорных параличей и парезов (3 случая), каузалгии (48 случаев), фантомных болей (31 случай), гиперкинезов различной этиологии (3 случая). Всего было подвергнуто лечению 143 больных. Из этого числа у 22 больных по той или иной причине лечение сном было прекращено спустя 8—10 дней после начала. Хотя эти больные и не могут быть приняты в расчет при общей оценке эффективности нашего способа сонной терапии, тем не менее следует отметить, что у многих из этих больных, которые лечились не меньше 6—7 дней, намечались явные положительные сдвиги. Из остальных 121 больных, прошедших более или менее полный курс лечения сном (в среднем 30—45 дней), хорошие лечебные результаты были получены у 60 больных (50%), удовлетворительные результаты — у 34 больных (28%), незначительное улучшение состояния отмечено у 16 больных (13%), безрезультатным оказалось лечение 11 больных (9%).

Приведенная ниже таблица дает картину лечения последствий отдельных видов травматических поражений нервной системы.

Многие из больных после прохождения курса лечения были под наблюдением в течение 1—2—5 месяцев. Судя по данным этих наблюдений, достигнутые нашим способом лечения результаты имеют стойкий характер. Более того, нередко случаи, когда после прекращения курса лечения восстановленные функции продолжают прогрессивно улучшаться.

Не считая необходимым останавливаться на описании всей картины восстановления нарушенных функций организма при лечении каждого

из приведенных выше последствий травматических поражений нервной системы, укажу на некоторые общие моменты.

Виды поражения	Общее число больных	Результаты лечения				Преждевременное прекращение лечения
		хорошие	удовлетворительные	незначительные	никаких	
Каузалгия	48	23	13	3	—	9
Фантомные боли	31	13	4	6	4	4
Спинные травмы	30	6	11	2	5	6
Компрессия-контузия головного мозга	14	10	3	1	—	—
Проникающие ранения черепа	14	6	2	3	—	3
Рефлекторные параличи-парезы	3	2	1	—	—	—
Гиперкинезы	3	—	—	1	2	—
Всего . . .	143	60	34	16	11	22

В подавляющем большинстве положительных наших случаев через 6—7 дней после начала лечения появляются первые ощутимые признаки облегчения основного страдания больного. В дальнейшем темпы восстановления нарушенных функций все возрастают и через 30—45 дней приводят к стабильным хорошим или удовлетворительным результатам.

Еще при прохождении курса лечения, у больных, получающих состав «П», улучшаются, как правило, общее состояние, самочувствие и аппетит. В ряде случаев наблюдалось ускорение процесса заживления ран, а у ряда гипертоников — значительное и стойкое снижение артериального давления. То же самое наблюдается также у одной части больных, получающих состав «Э». Однако, в противовес этому, у другой части больных последней группы в процессе лечения наблюдаются некоторая общая слабость и ухудшение аппетита. После окончания курса лечения эти явления быстро проходят.

За все время работы в клиниках у наших больных не было ни одного несчастного случая или серьезного осложнения состояния. Следует, однако, отметить, что в начальном периоде нашей работы в клиниках у отдельных больных с каузалгией и с фантомными болями мы наблюдали проходящие явления тошноты и рвоты (состав «Э»). Кроме того, у 2—3 больных, страдающих каузалгией, наблюдались явления токсикоза, когда мы без особого успеха лечили их в течение 2—2½ месяцев, пользуясь к тому же недоброкачественными снотворными препаратами.

Мы не наблюдали также более или менее заметного привыкания к нашим снотворным смесям. Следует заметить, однако, что у некоторых из лечащих врачей возникали подозрения относительно привыкания отдельных больных к снотворным.

Противопоказаниями к применению нашего способа являются: хронический алкоголизм, а также выраженная недостаточность почек, печени

и сердечно-сосудистой системы. У нас имеется веское основание думать, что хронический алкоголизм является основной причиной наших неудач в лечении некоторых больных из числа 27. Причиной же наших неудач в лечении большей части группы больных могли быть либо обширные спайки, компрессия и сосудистые изменения на периферии (при каузалгии, фантомных болях и т. п.), либо необратимые органические поражения в центрах (при центральных поражениях).

Несколько замечаний по истории вопроса. Эпизодическое применение обезболивающих, снотворных и наркотических препаратов (бромидов, морфина, пантапона, опия, скополамина, пирамидона, новокаина, веронала, люминала, хлорал-гидрата, сернокислого магния и др.) в лечении близких и отдаленных последствий травматических поражений нервной системы имеет большую древность. В качестве средств симптоматической терапии перечисленные выше препараты нередко применялись и применяются при беспокойстве и бессоннице больных, при состояниях возбуждения, при гиперпатиях и гипералгезиях и т. п. Ограниченная цель применения снотворных и седативных препаратов при этом, а также отсутствие правильных теоретических установок на механизм их действия, не могли, конечно, правильно ориентировать лечащих врачей в выборе препаратов, их дозировке, способах и масштабах их применения, их комбинаций с другими средствами и т. д. Естественно поэтому, что лечащие врачи не могли извлечь необходимую и возможную пользу из снотворных.

Для разрешения поставленной перед нами ответственной задачи — внедрения методической сонной терапии в клинику органических поражений нервной системы — мы могли, конечно, идти не по пути экспериментальной разработки нового способа сонной терапии, а пользоваться для этой цели каким-нибудь одним из тех способов сонно-наркотической терапии, которые за последние десятилетия с известным успехом применяются в терапии некоторых психических и нервных заболеваний, в том числе посттравматических психоневрозов (Cloetta, Mari, Sergent, Протопопов, Серейский, Гиляровский, Гуревич, Краснушкин, Иванов-Смоленский, Kühl и др.). Это было бы сравнительно простым и легким решением поставленной задачи, не лишенным к тому же известных оснований. Во-первых, сонно-наркотическая терапия психических и нервных заболеваний в свое время возникла и формировалась на почве давнишней практики — эпизодического применения снотворных и наркотических препаратов в целях успокоения буйных или возбужденных больных; а во-вторых, бесспорно, что концепция Павлова об охранительно-целительной роли торможения является лучшей теоретической основой для сонно-наркотической терапии. Однако по весьма веским соображениям мы предпочли не стать на путь такого механического переноса готовых или несколько видоизмененных способов сонно-наркотической терапии из одной области медицины в другую. При существующих способах сонно-наркотической терапии применяются, как правило, такие препараты (хлорал-гидрат, амитал-натрия, люминал, сернокислый магний и др.) и в таких дозах, что вызывается почти круглосуточный наркоз больных и, наряду с этим, ряд таких весьма серьезных изменений в их организме, как ацидоз, азотемия, токсемия, гипертермия, значительное подавление витальных функций и т. п. Известно, что эти сдвиги приводят нередко к коллапсу, а иногда даже к летальному исходу. Мы не только никак не могли мириться с мнением многих психиатров, что эти сдвиги имеют целебное значение и чуть ли не играют роль основного лечебного фактора в сонно-наркотической терапии, но считали их вредными, способными, в частности, сильно противодействовать истинному действию торможения — сна на пораженные нервные образования. По некоторым тео-

ретиическим соображениям мы не считали также, что для достижения лучших терапевтических результатов обязательно необходимо прибегнуть к такой крайней глубине торможения — к наркотической или парабнотической степени охранительно-целебного торможения. Кроме того, нас не удовлетворяли некоторые существенные недостатки наркозной терапии, как трудность и сложность техники ее применения, грубое нарушение обычного жизненного режима больного при лечении и т. д. Вот почему мы отказались от соблазнительного по своей легкости пути механического переноса сонно-наркозной терапии в клинику органических поражений нервной системы или от пути вариации этой терапии для той же цели; вот почему мы избрали более трудный путь экспериментальной разработки нового способа сонной терапии.

За последние годы ряд других наших ученых также стал на путь более систематического применения седативных снотворных и наркотических препаратов в борьбе с отдельными последствиями органических травм нервной системы: с каузалгией (Зикеев, Серафимов, Стеблов, Грингот, Русецкий, Сливко, Зеликин, Андреев, Каминский, Литвак и др.) и с последствиями коммоции-контузии головного мозга (Шрпит и Кислицына, Долин, Иванов-Смоленский и др.). Большинство этих ученых в своей работе ограничилось большим или меньшим варьированием ранее существовавших приемов применения седативных и снотворных препаратов при органических поражениях нервной системы, а некоторые (Зикеев, Серафимов, Андреев, Каминский) применяли старые или же видоизмененные способы наркозной терапии.

Еще преждевременно сделать окончательное заключение о преимуществах и недостатках проделанных работ и предложенных способов. Тем не менее уже в настоящее время возможно ориентировочно и кратко ответить на вопрос: чем отличается наша работа и предложенный нами способ сонной терапии от работ и предложений перечисленных выше авторов? Не касаясь существенных расхождений по вопросу о теории изучаемой проблемы, укажу вкратце на некоторые в практическом отношении важные отличительные моменты нашей работы:

а) обширная и возможно адекватная экспериментальная работа на животных как обязательный предварительный этап и переходное звено к работе в клинике;

б) выбор, проверка и включение в практику сонной терапии более эффективных и безвредных препаратов (гедонал, уретан, бромурал, эйкодал), ранее не примененных для этих целей;

в) лечение физиологическим сном, близким к естественному по характеру, глубине и длительности, а не наркозом, к тому же почти круглосуточным (Долин, Зикеев, Серафимов, Андреев, Стеблов, Каминский);

г) наш способ терапии является в основном самостоятельным (а при комбинации с другими лечебными мерами — основным) терапевтическим средством, а не дополнением к другим, более радикальным и действенным лечебным воздействиям (Зикеев, Каминский, Литвак и др.);

д) мы лечили и предлагаем лечить нашим способом не один или два частных вида последствий органических поражений нервной системы (коммоция-контузия или каузалгия), а обширную группу близких и отдаленных последствий различного рода травм нервной системы;

е) наш способ сонной терапии выгодно отличается от существовавших и вновь предлагаемых способов наркозной, терапии физиологичностью, простотой и доступностью техники применения, безвредностью и, судя по всему, более высокой эффективностью.

Подытоживая результаты пятилетней экспериментальной и клинической работы нашего коллектива по разработке нового способа сонной терапии последствий органических поражений нервной системы, мы не

можем не констатировать, что эти результаты в основном подтверждают правильность исходных и руководящих наших теоретических положений, связанных своими корнями с идеями гениального Павлова. Хотя и после грубого, но точного установления факта, как такового, мы только теперь приступаем к более тонким физиологическим характеристикам изучаемых нами явлений, но теоретическая цель в основном достигнута. Мы преследовали и другую, практическую цель: разработать новый способ терапии для внедрения в широкую медицинскую практику. В отношении этой цели мы еще переживаем период тревожных надежд. Бесспорно, что предложенный нами способ терапии в дальнейшем может быть усовершенствован как нами, так и другими. Но я уверен, что и в теперешнем виде он в состоянии принести немалую пользу в борьбе с последствиями боевых травм, т. е. в разрешении одной из основных послевоенных задач теории и практики нашей медицины. Мы полагаем, что разработанный нами способ с известным успехом может быть применен также при лечении функциональных заболеваний нервной системы.

ON THE THEORY AND PRACTICE OF THE PROTECTIVE AND THERAPEUTIC RÔLE OF INHIBITION

E. A. Hasratian

The Academy of Sciences of the USSR

Summary

The author reports the results of the investigations carried out by him and his collaborators in the years of the Great Patriotic War in connection with working out and administering the method of sleep therapy for treating certain nearest and remote consequences, of traumatic lesions (wounds, bruises, concussions, compressions) involving different parts of the central and peripheral nervous system, such as paralysis, paresis, vascular, trophical and sensory disturbances etc.

The initial and leading principle for administering the sleep therapy was I. P. Pavlov's conception of the protective and therapeutic rôle of the inhibitory process, i. e. sleep.

The paper describes the different methods of administering sleep therapy and points out to the advantages of the method suggested over the others.

К ВОПРОСУ О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ МЕЖДУ ОЩУЩЕНИЕМ И УСЛОВНЫМ РЕФЛЕКСОМ

Г. В. Гершуни

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

Поступило 10 X 1945

Физиология органов чувств — наука о динамике физиологических процессов, лежащих в основе ощущений, в своем развитии все более приближается к общим вопросам построения функций высших отделов центральной нервной системы.

Исследователя, пытающегося понять физиологические механизмы ощущений, не могут удовлетворить теории, основанные на рассмотрении элементарных процессов распространения возбуждения по нервным путям при действии внешних раздражений. Его не может удовлетворить рассмотрение вопроса о распространении возбуждения по всему афферентному пути, кончая проекционным отделом коры мозга, ибо от прихода нервного импульса к этим областям центральной нервной системы (явление, которое мы наблюдаем у наркотизированного животного) до возникновения ощущения у человека, огромное поле сложнейших механизмов интегративной деятельности коры и подкорки. Без деятельности этих механизмов не может возникнуть ощущения, без их анализа не может быть создана удовлетворительная физиологическая теория механизмов ощущений. Идя по этому пути, физиология органов чувств оказывается стоящей перед кардинальной проблемой, имеющей огромное значение как для физиологии высшей нервной деятельности человека, так и для экспериментальной психологии, — перед проблемой физиологических механизмов, лежащих в основе сознания и его проявлений, одним из которых является ощущение.

Ощущение — психическая реакция, возникающая в результате раздражения воспринимающих приборов (рецепторов), — является для физиолога показателем, отражающим течение определенных физиологических процессов в центральной нервной системе. Со времен Wundt мы привыкли рассматривать ощущение как элементарную психическую реакцию, нередко забывая, что эта элементарность есть абстракция, ибо ощущение не может существовать без сознания и является лишь проявлением его, т. е. проявлением необыкновенно сложной структуры психических функций.

Физиолог, шаг за шагом прослеживающий физиологические процессы в нервной системе, возникающие при действии внешнего раздражения, достигая коры мозга и будучи вынужденным перейти к рассмотрению наиболее сложных интегративных механизмов коры и подкорки, сбрасывает, так же как и психолог, элементарные представления

о физиологических механизмах ощущений, основанные лишь на моделях деятельности нервного волокна. Но констатация сложности и рассуждения о возможных физиологических механизмах, без полноценного экспериментального анализа, есть научная спекуляция, которая не может удовлетворить физиологическую науку. Основной экспериментальный путь анализа рассматриваемого круга явлений, касающегося физиологических механизмов, ведущих к ощущению, состоит в изучении взаимоотношений между ощущениями и возникающими при воздействии внешних раздражений проявлениями деятельности высших отделов центральной нервной системы вообще и коры, в частности. Одним из основных проявлений деятельности коры головного мозга, как это показано И. П. Павловым, является образование временных связей (условных рефлексов). Каково взаимоотношение тех физиологических механизмов, которые ведут к возникновению ощущений, с механизмами, определяющими возникновение условных связей у человека? Отражает ли образование условных рефлексов тот же уровень нервных интеграций, что и возникающие ощущения, и, таким образом, физиологические механизмы, определяющие оба рода явлений, не могут быть оторваны друг от друга, или же они отражают различные системы корково-подкорковых интеграций, которые в определенных условиях могут быть разобщены? Таким образом, логика исследования приводит к постановке вопросов, общих и для физиологии органов чувств и для физиологии высшей нервной деятельности человека. На значение подобного пути изучения явлений настойчиво указывал Орбели (1938, 1945).

В настоящей статье я хотел бы остановиться на полученных нами фактах, касающихся затронутых вопросов. Исследуя нарушения деятельности органов чувств при закрытых травмах черепа (Гершуни, Алексеенко, Арапова, Клаас, Марусева и Образцова, 1945), мы имели возможность определять, в условиях резкого повышения порогов ощущений на данный вид раздражения (звукового), пороги возникновения условнорефлекторных реакций, электрических изменений коры мозга и некоторых вегетативных реакций.

Оказалось, что при резком повышении порогов слуховых ощущений некоторые реакции (изменение электрических ритмов мозга и вегетативный рефлекс — расширение зрачка) возникают при интенсивностях звукового раздражения, лежащих значительно ниже порога ощущения. Эти реакции, протекающие при действии неощущаемых раздражений, могут быть названы субсенсорными реакциями. Весьма существенно, что протекающей субсенсорно оказалась электрическая реакция коры мозга. Таким образом, могли быть выделены определенные реакции коры мозга на внешнее раздражение, протекающее вне сферы сознания (подробнее о субсенсорной активности см.: Гершуни, 1945).

Условные реакции на звуковые раздражения вырабатывались на базе сложной двигательной реакции [сжатие резинового баллона в ответ на письменный приказ «нажмите» (по Иванову-Смоленскому) или отдергивание руки при раздражении пальцев переменным электрическим током]. Полученные результаты были совершенно однозначны: условные рефлексы вырабатывались только на звуковые раздражения, лежащие выше порога ощущения. Таким образом, только те раздражители, которые вызвали возникновение ощущений, оказывались способными образовать временную связь с двигательной реакцией. На рис. 1 схематически изображены полученные данные. Явление, однако, требовало дальнейшего изучения; методика, основанная на произвольном использовании двигательной реакции (сжатие баллона или отдергивание руки), не могла быть признана безупречной, и могло быть высказано предположение, что не всякая условная связь, а именно — слож-

ная реакция этого типа, требует обязательного действия ощущаемых раздражений. Исходя из этих соображений, в совместной работе с Короткиным мы использовали электрическое раздражение кожи, вызывающее кожно-гальванический рефлекс в качестве безусловного раздражителя; условными раздражениями служили звуковые сигналы различной интенсивности и частоты, лежащие выше и ниже порога ощущения. Из этой работы, которая в настоящее время еще не закончена, вытекает, однако, уже ряд несомненных фактов. Из этих фактов следует, что условные рефлексы несомненно могут быть образованы на интенсивности раздражения, лежащие у самого порога ощущения. На рис. 2 представлены данные измерений, полученные на одном из испытуемых.

Из представленных фактов совершенно очевидно, что условные рефлексы могут быть образованы на минимальнейшие интенсивности

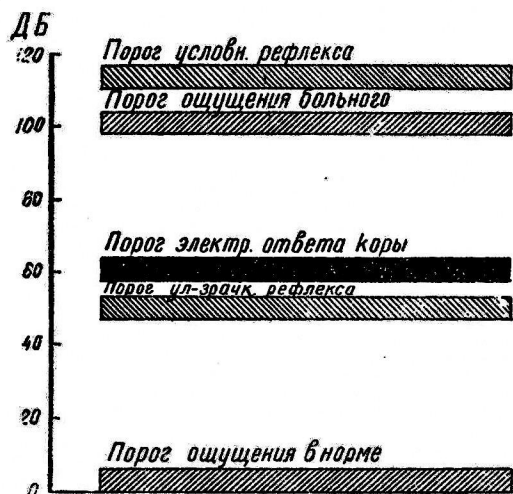


Рис. 1. Пороги различных реакций: 1 — условного рефлекса; 2 — электрического ответа коры мозга; 3 — улитко-зрачкового рефлекса у больного при повышении порогов слуховых ощущений на 100 дБ. относительно нормального порога слышимости. Цифры слева — интенсивность звука в дБ. Площадь между 50 и 100 дБ. — область субсенсорной активности (по Гершуни, 1945).

звука, совпадающие с порогом слухового ощущения. Что же касается возможности образования условного рефлекса на интенсивности раздражения, лежащие ниже порога ощущения, то мы не располагаем еще в настоящее время достаточно достоверными фактами в этом отношении. Из сотни проб на неощущаемые раздражения лишь в нескольких случаях мог быть обнаружен ответ. Не стоило бы упоминать об этом явлении, не обладающем никакой статистической достоверностью, если бы положительные результаты не совпали с особым состоянием испытуемого — переходом из бодрственного состояния в сонное. Точки на рис. 2, лежащие ниже порога ощущения, соответствует именно пробам в этом состоянии.

Я упоминаю об этом явлении звиду особого его интереса, не делая, однако, никаких заключений. Лишь дальнейшие эксперименты смогут выяснить, являются ли эти наблюдения случайными или свидетельствуют о чрезвычайно важном, я бы сказал, фундаментальном факте, — возможности образования условных связей на субсенсорные раздраже-

ния в особых состояниях деятельности центральной нервной системы. Этот вопрос в настоящее время подробно исследуется в различных работах нашей лаборатории, и я надеюсь, что в недалеком будущем мы сможем дать на него более определенный ответ. Мне представляется, что вопрос о возможности образования условных связей на неосязаемые раздражения является одним из очень важных вопросов физиологии органов чувств и высшей нервной деятельности человека. Изучение этого вопроса, однако, требует достаточно полной количественной методики дозирования воздействующих на органы чувств раздражений. Небольшое число работ, касающихся этого вопроса, дает противоречивые результаты. Так, Baker (1938) описал образование условного зрачкового рефлекса на лежащие ниже порога ощущения звуковые раздражения. Однако весьма тщательная проверка его данных (Hilgard, Miller и Ohlson, 1941) не могла подтвердить полученных им фактов.

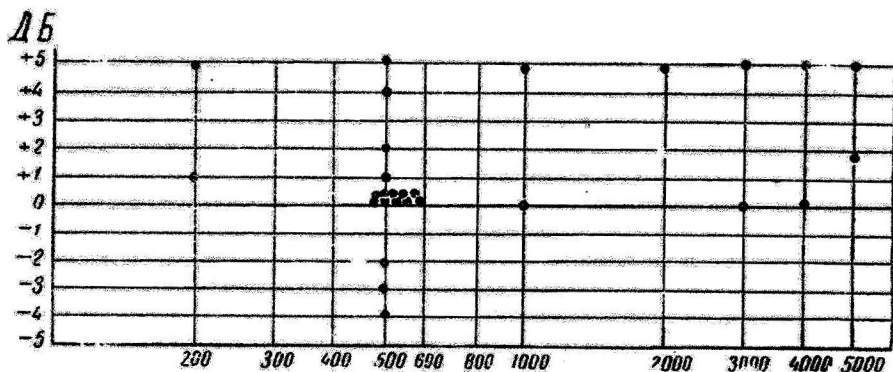


Рис. 2. Взаимоотношение между порогом слухового ощущения и порогом условно-гальванического рефлекса на звуковые раздражения у человека с нормальным слухом. По оси абсцисс — частота звуковых раздражений; по ординате — интенсивность применяемых звуков в дБ, относительно порога слухового ощущения (нулевой уровень), изображаемого в виде прямой жирной линии. Точки обозначают интенсивность звуковых раздражений выше (+) и ниже (—) порога слышимости, при которых обнаруживается условная реакция (по Гершуни и Короткину).

Несомненно, вопрос о благоприятных условиях, при которых можно было бы наблюдать подобные расхождения между условнорефлекторными механизмами и ощущениями, требует самого пристального внимания. Весьма возможно, что состояние гипноза, при котором наблюдается диссоциация условнорефлекторных механизмов у человека (Левин, 1934), явится подходящим состоянием для обнаружения подобных явлений (Young, 1941). Однако при этом следует помнить о тех чрезвычайно строгих экспериментальных требованиях, предъявляемых к подобного рода опытам, ибо опасность не истинного расхождения между условнорефлекторными механизмами и ощущениями, а словесного утверждения о его наличии в гипнотическом эксперименте весьма велика. Возможно, что возбуждение определенных афферентных систем окажется особенно благоприятным для проявления субсенсорных условных связей. Так, условные связи с интероцептивных систем, изученные школой Быкова (Айрапетянц и др., 1944), согласно точке зрения Айрапетянца и Быкова (1942), образуются при интероцептивных раздражениях, не доходящих до порога сознания.

Все эти вопросы требуют экспериментального разрешения, основанного на совместном применении методов количественной оценки порогов

ощущения, условнорефлекторных реакций и электрических проявлений деятельности мозга.

В настоящее время вопрос о субсенсорных условных связях должен остаться открытым. Теперь мы с несомненностью можем констатировать при действии внешнего раздражения наличие, с одной стороны, реакций, выражающихся в изменении электрической деятельности коры, могущих протекать независимо от возникающих ощущений и отражающих «субсенсорный» уровень корково-подкорковых интеграций, и, с другой, возникновение ощущений и условнорефлекторных реакций, отражающих другой более высокий («сенсорный») уровень интеграционных процессов в центральной нервной системе.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш. и Быков К. М., Успехи соврем. биологии, 15, 273, 1942.
 Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы, 1944.
 Гершуни Г. В., Н. Ю. Алексеенко, А. А. Арапова. Ю. А. Клаас, А. М. Марусева, П. А. Образцова и А. Н. Соловцова. Военно-медицинский сборн., 2. Изд. Акад. Наук, 1945.
 Гершуни Г. В. Изв. Акад. Наук, серия биол., № 2, 210, 1945.
 Левин С. Л. Физиол. журн. СССР, 17, 196, 1934.
 Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы, 1938.
 Орбели Л. А. Лекции по вопросам высшей нервной деятельности, 1945.
 Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга, 1927.
 Baker E. L. Psychol. Monogr., 50, 1, 1938 (цит. по Hilgard и др.)
 Hilgard E. R., S. Miller и J. A. Ohlson. J. Experim. Psychol., 29, 89, 1941.
 Young P. C. Psychol. Bull., 38, 92, 1941.

ON THE INTERRELATIONS EXISTING BETWEEN THE THRESHOLD OF SENSATION AND THE THRESHOLD OF CONDITIONED REFLEX

G. V. Gersuni

The Pavlov Physiological Institute of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

The investigation deals with the problem of the possibility of forming conditioned reflexes in response to stimulations lying above and below the threshold of sensation in man. The unconditioned stimulus used in the experiments (electrical stimulation of the hand) elicited the galvanic skin-reflex, while sounds of various frequency and intensity lying above and below the threshold of auditory sensation served as conditioned stimuli. Though it proved to be relatively easy to form conditioned reflexes to stimuli corresponding to the threshold of auditory sensation, stimuli that evoked no sensation failed to produce any distinct conditioned responses.

The problem as to the possibility or impossibility of forming conditioned reflexes to subsensory stimulations should not, however, be considered as having been solved and is in need of further experimental study.

ОБ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНЫХ КОМПОНЕНТАХ В ИНСТИНКТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПТИЦ

А. Н. Промптов

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

Поступило 17 X 1945

ВВЕДЕНИЕ

В многочисленных и довольно разнообразных определениях инстинкта животных всегда отмечается и считается самой существенной следующей черта: наследственный характер инстинктивного акта. Очень часто инстинкты и определяются, как «прирожденные, приспособительные и координированные виды деятельности» [Morgan (Морган, 1899)]. Даже исследователи, специально занимающиеся анализом поведения животных, инстинктивными называют «наследственные стереотипные реакции» или «совокупность наследственных реакций, появляющихся сериями при соответствующих раздражениях» [Watson (Вотсон, 1926)]. Логически развивая эти определения, обычно приходят к выводу, что инстинктивная деятельность — это сложная цепь или комплекс врожденных, т. е. безусловных рефлексов. Если придерживаться такого определения инстинкта, то в наиболее чистом виде мы находим его у членистоногих (Фабр, 1905; Вагнер, 1913). В этой группе животных врожденные симультанные и сукцессивные координации моторных актов сами по себе уже настолько адаптированы, что имеют непосредственно биологическую значимость, обеспечивающую организму и виду сохранение и продление жизни. Но в приложении к высшим позвоночным животным определение инстинкта, как всецело наследственного поведения, не соответствует фактам. Конечно, наследственный компонент (врожденные нервные координации) в инстинктивной деятельности неоспорим. Именно благодаря ему инстинкты подчиняются искусственной селекции и естественному отбору, как это установил еще Darwin (Дарвин, 1859). Но физиологическая природа инстинктивной деятельности у высших животных не исчерпывается врожденными рефлексам. Эксперименты и наблюдения над поведением птиц или млекопитающих в природных условиях жизни, при более детальном внимании к ним, ясно показывают, что те явления, которые «принято» называть «инстинктивными», т. е. в старом смысле врожденно-рефлекторными, всегда включают в себя, как совершенно неотъемлемый, очень трудно отчленимый, но чрезвычайно существенный компонент — условнорефлекторные связи и реакции, а нередко и весь онтогенетический опыт особи. Эти условнорефлекторные компоненты инстинктивных актов, не лишая их столь загадочных еще черт «унаследованного знания» (Вагнер, 1913) и характерной видо-

вой специфичности, обуславливают заметную, иногда и большую пластичность инстинктивного поведения, изучение которой, особенно при экспериментальном методе, позволяет ближе подойти и к пониманию его эволюционно сложившейся врожденнорефлекторной основы.

Самые глубокие и жизненноважные (в биологическом и экологическом смысле), конституционально обусловленные функции высшего животного, например размножение, протекают несколько различно в зависимости от индивидуального опыта и физиологического состояния каждой особи. Видовая же стереотипия поведения зависит не только от врожденных, конституциональных анатомо-морфологических и физиологических особенностей вида, но и от высокой стереотипии экологической среды обитания (природных ситуаций, с которыми сталкивается вид), вырабатывающей у особей одного и того же вида (или популяции) одинаковые или очень сходные динамические стереотипы нервной деятельности (Павлов, 1932).

В настоящей краткой статье мы и излагаем некоторые собственные эксперименты и наблюдения над птицами, подтверждающие и поясняющие высказанные выше общие положения.

НАБЛЮДЕНИЯ И ЭКСПЕРИМЕНТЫ

Гнездостроение и реакция на гнездовые строительные материалы

Гнездостроение у птиц, несомненно, является инстинктивным актом, т. е. таким, в котором ясно обнаруживается наследственный компонент. Лабораторными опытами можно показать, что молодые самки впервые в жизни выют гнезда характерной для вида формы, постройки и расположения. Мы имеем данные (еще не опубликованные) о характере наследования особенностей гнездостроения у некоторых вьюрковых птиц и их гибридов (опыты 1945 г.). Гнездостроительная активность у птиц связана с сезонным репродуктивным циклом, имеющим ясную гуморальную и экологическую обусловленность. В одной из предыдущих работ (Промитов, 1945) мы пришли к выводу, что активная реакция на строительный материал для гнезда дифференцируется из общей пищевой хватательной врожденной реакции и нарастает весной параллельно с гуморальной тонизацией организма (особенно у самок).

Имея в виду факт наличия у различных видов птиц в природных условиях известной специфичности гнездового материала как в отношении основы гнезда, так и (в особенности) его внутренней выстилки, мы провели специальные опыты с дачей различных строительных материалов молодым самкам, выведенным из яиц или выращенным с птенцового возраста в лаборатории и начинающим гнездиться впервые в жизни.

В табл. 1 указаны виды, бывшие под опытом, с характеристикой материалов, свойственных гнездам этих птиц в природе.

Из таблицы 1, объединившей 11 видов, гнездящихся в нашей лаборатории за последние годы, можно заметить видовую специфичность в выборе строительного материала для гнезда (в природе), например склонность жаворонков, коньков, трясогузок к сухим тонким травам (в связи с обитанием на лугах) или предпочтение, отдаваемое чижами, зябликами (лесными обитателями) мху. Если бы мы привели здесь обзор подобных склонностей у птиц вообще, можно было бы указать много замечательных примеров. Отметим лишь два-три факта, например постоянное наличие перьев в выстилке гнезд пеночки-веснички

Таблица 1

В и д ы	Наиболее частые строительные материалы основания и стенок гнезда	Материалы внутренней выстилки
Семейство вьюрков {	Прутики и корешки	Тонкие корешки, волос, иногда перья
	Прутики, корешки, мох	То же
	Главным образом корешки и волокна	Шерсть, растительный пух, иногда перья
	Мох, еловые прутики, лишай	Растительный пух, волос, иногда перья
	То же	Волос (много), иногда перья
	Тонкие стебли трав и кустарников	Тонкие корешки, волос
Другие семейства {	Сухие стебли злаков, корешки	Тонкие травинки, волос
	То же	То же
	То же	То же
	Корешки, сухая трава, мох	Перья, волос
	Еловые и другие прутики, травяные стебли	Тонкие стебельки, волос

(*Phylloscopus trochilus* L.) и полное отсутствие их в гнездах другого близкого вида пеночки-трещотки (*Phylloscopus sibilatrix* Bechst.). В природных условиях бывает, что гнезда этих двух видов птиц располагаются близко одно от другого (Промитов, 1937), т. е. в совершенно сходных экологических условиях. Точно так же характерно «пристрастие» пересмешек (*Hippolais icterina* Vill.) к пленкам бересты, которыми они «маскируют» свои гнезда снаружи. Говоря о специфичности в строительном материале, следует отметить, что у целого ряда видов постройка гнезда вообще возможна лишь при наличии в природных условиях специального материала, например ивового пуха и волокон для висячих гнезд ремеза (*Remiz pendulinus* L.), и тем самым иногда оказывается приурочена к строго определенному фенологическому моменту весны или начала лета. Почти всегда мы можем констатировать, что для гнезда собираются материалы, наиболее доступные и часто встречающиеся в экологической станции, характерной для гнездования данного вида. Тем самым вопрос о природе видовой специфичности гнездостроения смыкается с эволюционной проблемой экологической специализации.

Но в исключительных условиях, например при случайном наличии на гнездовом участке легко доступных, но совершенно искусственных

строительных материалов, птица вьет гнездо почти нацело из них, иногда даже предпочитая их природным и создавая постройку, над которой следовало бы задуматься сторонникам трактовки инстинкта гнездостроения как акта, осуществляющегося всецело за счет врожденных координаций. Так, например, мы имеем взятые из природы гнезда зяблика, а также серых славок (*Sylvia communis* Lat.), сделанные почти всецело из ваты (они были расположены близ госпиталя), гнездо зеленушки, с вплетенным в него длинным марлевым бинтом, или же из тонких упаковочных стружек, гнездо зяблика из цветных ниток и т. п. Во всех этих случаях несомненно, что строящей самке пришлось работать с таким материалом несколько иначе, чем с обычным для вида. Подобные факты показывают, что даже в природных условиях, т. е. при наличии естественных строительных материалов, отдельные особи реагируют на них не стереотипно, а индивидуально-различно. И действительно, серийный обзор гнезд какого-либо вида птиц обнаруживает определенную изменчивость их как в отношении подбора строительных материалов, так и по качеству всей постройки. Достаточно обследовать даже несколько гнезд, например зяблика или коноплянки, чтобы убедиться, что ни в коем случае нельзя говорить о большом значении каких-либо врожденных, узкоспецифических «раздражителей» гнездостроительной активности. Птица, в результате тонкой работы анализаторов, выбирает находимые ею и пригодные для гнезда предметы из числа возможных в данной ситуации. Что же мы обнаруживаем при экспериментальной даче различных строительных материалов в лабораторных условиях самкам, гнездящимся впервые? В табл. 2 сведены суммарные результаты наших опытов с 32 самками указанных выше различных видов (следует сравнить с табл. 1).

Из табл. 2 видно, насколько широко реагируют на строительные материалы самки, начинающие гнездиться. Но вместе с тем мы видим и влияние врожденной экологической специализации, а именно — различный характер реагирования у видов из семейства вьюрков (А) по сравнению с луговыми видами (В) или при сравнении последних с двумя лесными (С). Причины этого мы в данной статье оставляем без обсуждения.

Что же происходит в процессе постройки гнезда? Происходит замечательная смена отношений строителя к доступным ему материалам. До начала связанной постройки самка хватает почти любой строительный материал, с которым она, чисто механически, может справиться. С началом же постройки тонкий материал птицу уже не привлекает (или привлекает очень мало). Она начинает всегда с грубой основы гнезда. Лишь в процессе постройки, в неразрывной связи с ходом ее сооружения, как внешним фактором, дифференцируется у птицы ее отношение к различному качеству строительных материалов, и постройка завершается сбором (а зачастую и упорным активным разыскиванием) тончайшей внутренней выстилки — например мелких корешков, волоса, перьев, пуха. Причем как раз в отношении внутренней выстилки и отделки гнезда наиболее отчетливо выступают индивидуальные различия в работе отдельных самок, которые можно наглядно наблюдать и в лабораторных условиях (Промптов, 1945).

Таким образом, лишь в результате определенной смены реагирования, закономерно, но индивидуально протекающей как бы «сукцессивной дифференцировки», птица создает характерное для ее вида гнездо — результат ее «инстинктивной» активности. И существенным компонентом в этой специфической активности являются те нервные процессы, которые сложились и протекают у каждой особи в связи с ее характерным местообитанием, в результате специализированной работы анализа-

Таблица 2

В и д		Экспериментально предлагаемые строительные материалы							
		сухая мокрица	тонкое сено	сухой мох	еловые прутики	пакля	вата	нити, волос	перья
А	Коноплянка	++	+	+	+	+	+++	+	+
	Зеленушка	++	—	+	+	+	+	+	+
	Щегол	+	0	0	0	+	+	+	—
	Чиж	+	—	+++	+	+	+	+	+
	Зяблик	+	0	+++	+++	+	+	+	+
	Канарейка	+	+	+	0	+	+++	+	+
В	Жаворонок полевой . .	—	+++	0	—	0	0	+	0
	Конек луговой	0	+++	0	—	0	0	+	0
	Трясогузка желтая . .	0	+++	0	—	0	0	+?	0
С	Мухоловка серая . . .	—	+?	+	+	+	0?	+	+
	Славка садовая	0	+++	0	+	0	0	0?	0

Примечание: знаком плюс (+) обозначается положительная реакция, 0 — нет реакции, знаком минус (—) — не испытывалось.

торов и проприорецепторов, в связи с известным восприятием этапов сооружения постройки и всего ее хода.

К сказанному добавим, что во время самой постройки гнезда самка, наряду с врожденным рефлексом «формовки» гнезда, широко использует и весь свой индивидуальный опыт и навыки двигательных координаций, укрепившихся тренировкой при различных жизненных ситуациях — например при передвижении на ветвях в поисках корма, при работе клювом и т. п. К этому вопросу мы еще вернемся в заключительной главе.

Длительность насиживания яиц и начало выкармливания птенцов

Инстинкт насиживания — один из важнейших в биологии птиц. От его нормального проявления и течения зависит филогенетическое существование каждого вида. В природных условиях насиживание является одним из звеньев репродуктивного цикла и имеет определенную, характерную для каждого вида длительность, зависящую от времени эмбрионального развития яиц. Однако вполне возможно удлинение сроков насиживания, например в случаях неоплодотворенных яиц или подкладки яиц другого вида с более длинным инкубационным периодом. Нам известны случаи насиживания неоплодотворенных яиц (в природе) мелкими птицами до одного месяца, при норме в 13—14 суток (например у зорянки). Эти данные заставляют предполагать, что течение и длительность инстинкта насиживания, при известной гуморальной основе, все же в значительной мере зависят и от внешних, ситуационных факторов индивидуального порядка. Следовательно, они могут быть экспери-

ментально изменены и изучены. В проведенной серии лабораторных опытов с канарейками мы доводили укорочение насиживания даже до пяти суток или удлинение до 30 суток при видовой норме 13—14 дней, причем во всех приводимых случаях насиживание сменялось началом нормального кормления птенцов. Для укорочения сроков самкам подкладывались более зрелые яйца, для удлинения — менее зрелые или же неоплодотворенные. На табл. 3 и 4 объединены результаты опытов с изменением сроков насиживания у канареек.

Таблица 3

Опыты укорочения насиживания	Длительность насиживания в сутках									
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13—14
Удачные	—	6	4	5	—	6	3	4	—	Норма
Неудачные . . .	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 4

Опыты удлинения насиживания	Длительность насиживания в сутках									
	13—14	15—16	17—18	19—20	21—22	23—24	25—26	27—28	29—30	31—32
Удачные	Норма	—	8	—	5	1	—	3	4	—
Неудачные . . .	—	—	—	—	—	1	1	—	—	4

Кроме того, летом 1943 и 1944 гг. в природных условиях был проведен ряд опытов перекладки яиц у других видов воробьиных птиц, с теми же результатами. Так, например, у садовой славки после семисуточного насиживания (при норме 13 суток) наблюдалось нормальное начало кормления вылупившихся птенцов, а в другом опыте с этим же видом было получено насиживание в течение 22 суток (также с последующим вылуплением и выкармливанием); было растянуто до 22 суток насиживание у зеленушки, до 20 суток у коноплянки. Эти данные, полученные в совершенно нормальных для гнездящихся птиц природных условиях и у нескольких различных видов, являются хорошим контролем к лабораторным опытам.

При очень сильном укорачивании сроков насиживания (до 5—7 суток) наблюдалась явная «инерция» этого специфического состояния самки: после вылупления птенцов самки продолжали сидеть на них столь же «крепко», как и на яйцах, и начинали кормить иногда лишь спустя более суток после вылупления (или подкладки) и явно в ответ на упорную и сильную пищевую реакцию птенцов. В опытах с сильным укорочением насиживания все самки очень своеобразно реагировали на вылупившихся птенцов: увидев впервые только-что вылупившихся (или подложенных) птенцов они замирали на краю гнезда в совершенно неподвижной позе, уставившись сильно выпученными глазами на копошащихся только-что вылупившихся птенцов. (В слабой степени это

бывает иногда и в нормальных условиях). «Инерция» насиживания у старых, уже гнездившихся самок была слабее, чем у молодых, т. е. старые быстрее и легче начинали кормление.

Все наблюдения, проведенные в изложенных опытах и не описываемые здесь из-за недостатка места, заставляют склониться к выводу, что прекращение инстинкта насиживания зависит от событий индивидуального опыта, т. е. в первую очередь от появления в гнезде птенцов, а также, например, иногда и в результате отсадки из вольера самца. Устанавливающаяся у самок новая реакция кормления, имея в основе специфическую доминанту, с самого начала складывается опять-таки как равнодействующая и прирожденных и индивидуально-приобретенных (условные рефлексы на птенцов), компонентов нервной деятельности. Таким образом, физиологическая (нервная и эндокринная) перестройка насиживающей самки в самку кормящую и начинается и протекает под влиянием индивидуально-ситуационных стимулов и раздражителей. И в этом звене репродуктивного цикла птиц мы не находим «голового» врожденного инстинкта.

В заключение краткого изложения этого рода данных отметим, что в нашем материале имеются указания на выработку у самки некоторой (условной?) реакции на укороченное насиживание. После двух-трех последовательных циклов экспериментально укороченного насиживания в следующем затем (в этом же сезоне) цикле самка сама иногда обрывает его еще до истечения нормального срока инкубации. Однако эти, пока единичные, наблюдения (3 случая) еще требуют специальной проверки.

Выкармливание птенцов

В этой группе инстинктивной деятельности птенцовых птиц условно-рефлекторный компонент выступает наиболее отчетливо. У мелких видов родители кормят птенцов в гнезде до двух недель и затем еще приблизительно столько же времени после его оставления, и это более чем достаточный период для установления, укрепления и известного течения, а затем и затухания временной, условнорефлекторной связи у родителей с птенцами. В пользу условнорефлекторной природы стимуляции кормления (на базе безусловной реакции) можно привести следующие данные и наблюдения из нашего экспериментального материала.

Первое кормление совершается, несомненно, как простой врожденный рефлекс в ответ на характерную пищевую реакцию птенца. Это особенно ясно у видов, «отхаркивающих» корм из пищевода (сем. вьюрков). Этот рефлекс проявляется и при благоприятных обстоятельствах может далее укрепиться даже у неполовозрелых особей 1—1,5-месячного возраста. Так, например, летом 1945 г. в нашем материале 4 гибрида канарейки (с чижом и щеглом) месячного возраста в течение многих дней наперебой кормили птенца-слётка канарейки, усиленно просившего корма. Ранее в нашем материале были случаи кормления кукушат (с яркой пищевой реакцией) птенцами различных видов мелких певчих птиц, только-что ставшими самостоятельными.

Птенец, просящий корма, является для самки комплексом зрительных, звуковых, а вероятно, и некоторых других раздражителей, воспринимаемых в определенном месте (в гнезде), на которое уже, в свою очередь, у птицы создалась определенная установка. В лабораторных опытах с кормящими самками (канарейками и др.) можно ясно видеть, как с каждым днем самка все быстрее реагирует на тянущиеся кверху раскрытые рты птенцов, все легче выполняет двигательные координации кормления. В наших опытах с «искусственным птенцом» при изучении

питания и гнездового поведения синиц мы выставляли изнутри особо устроенного скворечника (в его леток) пинцет с надетой на него отпрепарованной головкой уже оперившегося птенчика и установили, что раскрывание рта (т. е. раздвижение рукой пинцета) вызывает у самки, подлетевшей к гнезду с кормом, ясный импульс кормления. Только раскрывая клев-пинцет, можно было подманить родителей к летку и отобрать у них принесенный корм (Промптов и Лукина, 1938).

Зрительный анализатор играет существенную роль, но и крик птенцов также явственно стимулирует реакцию кормления. В отношении слухового анализатора можно также показать установление и укрепление условнорефлекторной связи. Дело в том, что когда у родителей создается условный рефлекс на крик их же собственных птенцов (в природных нормальных условиях), то это незаметно и за отсутствием контроля не доказуемо. Но нами были проведены опыты обменной перекладки, в природных условиях, яиц и птенцов у видов, птенцы которых имеют очень различные позывы. Например, обменивались яйца и птенцы серых мухоловок (*Muscicapa striata*, Pall.) и зорянок (*Erithacus rubecula* L.), а также горихвосток (*Phoenicurus phoenicurus* L.) и мухоловок-пеструшек (*Muscicapa hypoleuca* Pall.). Прямыми наблюдениями можно было убедиться в установлении у воспитателей хорошей условнорефлекторной реакции на «чуждый» им крик их приемных птенцов. Так, самка мухоловки-пеструшки находила своих вылетевших из гнезда выкормышей-горихвосток в листве сада по их крику (еще не видя), а горихвостки, летая с выводком воспитанных ими мухоловок-пеструшек, немедленно реагировали на их крик при пищевой реакции, подлетали и кормили (Промптов, 1938).

Проведенные в 1943—1944 гг. лабораторные опыты по изучению инстинкта кормления также ясно показали участие условнорефлекторного компонента в возбуждении и протекании этой специфической «инстинктивной» реакции. Приведем данные одного цикла опытов 1943 г.

Лесному коньку (*Anthus trivialis* L.) в вольере были подсажены для выкармливания полуперившиеся птенцы горихвостки. Несмотря на большие отличия в крике птенцов горихвостки от позывов коньков, контакт быстро наладился, и в течение 9 дней выкормыши конька подросли, сошли с гнезда и затем были отделены. Тогда к этому коньку были помещены 5 птенцов серых славков (с иным пищевым позывом). После некоторого беспокойства, ориентировочной реакции и не доводимых до конца попыток, кормление их все же через несколько часов также наладилось и хорошо продолжалось несколько дней. После этого в вольер были снова возвращены птенцы горихвостки, и конек стал заметно охотнее кормить их, чем славков, явно быстрее и полнее реагировал на позывы горихвосток и их пищевую реакцию, чем на крик славков. В другой серии опытов (1945) точно так же, канарейки, выкармливавшие птенцов чечевиц и коноплянок, заметно охотнее и лучше кормили первых. Но самое любопытное заключалось в том, что конек начинал клевать и гнать птенцов его же вида (т. е. лесных коньков), когда они подсаживались в клетку. Их яркая пищевая реакция (движения и крик) не стимулировали у него кормления, так как не была выработана соответствующая условная связь, а врожденной специфической звуковой стимуляции, надо полагать, не существует. Интересно в связи с изложенным отметить, что в подобных опытах обнаруживалась (во всех случаях) довольно тонкая дифференцировка раздражителей кормящей птицей. Всегда наблюдалась ясная и иногда длительная ориентировочная реакция на подсаживаемого какого-нибудь нового птенца.

Прекрасным аргументом в пользу постоянного наличия в «инстинкте» кормления условнорефлекторных компонентов могут служить также интереснейшие данные по гнездовому паразитизму кукушки (Промитов, 1940, 1941). Мелкие птицы выкармливают до полной самостоятельности (в течение месяца) кукушонка не «по слепоте инстинкта», а исключительно в силу того, что, незаметно вырастая в несколько раз крупнее своих воспитателей, кукушонок ежеминутно и ежечасно подкрепляет и культивирует у них условнорефлекторную установку на свою бурную пищевую реакцию, свой вид и крик. У других же (взрослых) особей, не тренированных, такой кукушонок вызывает лишь ориентировочную реакцию или реакцию страха (неоднократные наблюдения).

Наконец, следует также отметить, что у самцов многих птенцовых птиц реакция кормления устанавливается позднее, чем у самки. В наших лабораторных опытах с канарейками, коноплянками, зеленушками, чижами, жаворонками, коньками и некоторыми другими видами можно было наблюдать, как самец, заглядывая в гнездо с тянущими рты и пищущими птенцами, много раз в испуге отскакивает (т. е. специфически не стимулируется) или же, сидя неподвижно, смотрит на кормящую самку и лишь постепенно и сначала понемногу сам начинает кормить. Более позднее проявление инстинкта кормления у самцов констатировал также Howard (1929) у овсянок и некоторых других видов. Можно полагать, что в силу гуморальных различий установление условнорефлекторной реакции на птенцов у самца протекает труднее, чем у самки. Но в этом отношении наблюдаются и большие индивидуальные различия, о которых мы скажем в следующей главе.

Поведение самца в репродуктивном цикле

Среди всего разнообразия видов птиц имеются биологические группировки по особенностям размножения. Таковы, например, птицы — моногамы и полигамы. Различия в половом поведении тех и других наследственны и являются эволюционно сложившимися «поведенческими» свойствами или признаками. Но в пределах каждой биологической группы наблюдается известная вариация как у разных видов, так даже и в пределах вида. Так, например, у одних видов воробьиных птиц самцы регулярно принимают участие в насиживании яиц, у других — нет. У некоторых видов в этом отношении наблюдаются индивидуальные различия. Если мы возьмем в более подробное рассмотрение птенцовых моногамов, например различных воробьиных птиц, то обнаружим в отношении инстинктивной деятельности явления, аналогичные рассмотренным выше. Поведение самца в течение репродуктивного цикла как бы «пронизано» условнорефлекторными или, говоря в более общей форме, индивидуально приобретенными реакциями. Чисто ситуационные колебания поведения даже у одной и той же особи бывают значительны. Приведем примеры из нашего материала.

В лабораторных опытах с гнездованием канареек можно видеть, что поведение самца (более, чем самки) обнаруживает явное влияние взаимоотношений партнеров. При нормальных или хороших взаимоотношениях (показатель — частое и полное спаривание в начале гнездования) у самца вырабатываются некоторые особенности поведения, отсутствующие в другом (менее удачном) гнездовом цикле — например, самец начинает кормить насиживающую самку или садится сам на яйца, когда она сходит с гнезда. Наблюдения показывают, что эти особенности поведения проявляются сначала изредка и кратковременно, а затем, с течением времени, прочно входят в дневную активность

самца. Обычно такой самец (кормящий самку и садящийся на яйца в ее отсутствии) легко и быстро начинает кормить и вылупившихся птенцов. Замечательно, что в разных комбинациях партнеров один и тот же самец может вести себя очень различно, т. е. его так называемая «инстинктивная деятельность» обнаруживает значительную вариацию. Вот примеры. Самец-кенар «К» многократно гнезился в наших лабораторных условиях с несколькими различными канарейками. В неодинаковой степени, но всегда он проявлял гнездовую активность: носил в клюве строительный материал в дни, когда его самка строила гнездо, садился на яйца, когда она сходила с гнезда, хорошо кормил птенцов. Но когда этот самец был использован для гибридизации с самкой зеленушки (*Chloris chloris* L.), то поведение его оказалось совсем иным. Половая реакция на самку-зеленушку у него установилась, он спаривался, дал гибридов, но совершенно не принимал участия ни в гнездостроении, ни в насиживании яиц, ни в выкармливании птенцов. Громкий писк еще полуголых птенцов-гибридов, его детей, не возбуждал у него рефлекса кормления. Он был как-то подавлен. Это подавление, несомненно, было внешним, ситуационным, т. е. индивидуально приобретенным в данном периоде его жизни. После, при гнездовании снова с канарейкой, у этого самца «К» опять проявились все его гнездовые повадки.

Одновременно, другой самец-кенар нашего материала («М»), при гнездовании с самкой-коноплянкой (*Acanthis cannabina* L.) не только спаривался и дал выводок гибридов, но проявил и отличные «отцовские» качества — садился на яйца и кормил птенцов не хуже самки. Таким образом, при гибридизации гнездовой партнер, принадлежащий к другому виду, как несколько ненормальный комплексный раздражитель, не является сам по себе причиной не проявления ряда гнездовых актов самца, а может стимулировать их нормально. Но все дело в индивидуальных различиях самцов в отношении реакции на свою самку, складывающейся условнорефлекторно (при безусловном подкреплении спариванием). В нашем материале имеются примеры колебаний описанных выше особенностей гнездового поведения самца даже в течение одного сезона размножения, следовательно, безотносительно от возраста и без особо тесной зависимости от гуморального состояния особи.

В этом последнем отношении хочется отметить, что наши данные заставляют предполагать, что насиживание яиц и кормление птенцов проявляется у самцов при нормальной или же несколько пониженной половой тонизации, а повышение ее приводит к большей спаривательной активности, вытесняющей указанные выше акты. Но этот вопрос еще требует дальнейшей экспериментальной разработки.

Образование у самца условнорефлекторной реакции на определенную самку имеет большое значение для всего последующего хода гнездования. Некоторые проведенные опыты очень демонстративны. Так, например, молодой (годовалый) самец-шегол (*Carduelis carduelis* L.), выведенный из яйца в лаборатории и воспитанный канарейками, был помещен весной с пестрой канарейкой-самкой «Г». Но пара оказалась неудачной — начались ссоры, гнездо строилось и разрушалось. Тогда самка «Г» была подменена другой («Ф»), желтой. Уже в первый же день можно было наблюдать повышение возбуждения самца (характерные движения ухаживания), он стал щипать строительный материал и спариваться. Вскоре было готово гнездо, яйца были оплодотворены. В дальнейшем эта пара два раза подряд дала выводки гибридов.

Своих гнездовых партнеров птицы отлично дифференцируют от посторонних особей. В природных условиях это — повседневный факт.

Лабораторные опыты с заменой самцов во время гнездования или с пересадками их к другим гнездящимся самкам (проведенные с канарейками и некоторыми другими вьюрками) во всех случаях показали, что птицы тонко различают двух, даже почти совершенно одинаковых, на наш взгляд, особей и различно реагируют на своего партнера или же на «чужую» особь. Это — индивидуально приобретенная реакция, и она имеет важное значение в проявлении и функционировании всех «инстинктов» репродуктивного цикла.

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНОЕ ОБСУЖДЕНИЕ

В кратком изложении мы остановились на наиболее существенных моментах биологии птиц, детальное изучение которых позволяет ближе подойти к пониманию инстинктивной деятельности этих позвоночных. Мы выбрали основные звенья репродуктивного цикла и иллюстрировали положение о том, что в так называемой инстинктивной деятельности птиц, наряду с безусловными рефлексам, всегда неотъемлемо присутствуют условнорефлекторные компоненты, придающие биологическую окраску тому или иному варианту поведения. Это положение можно было бы убедительно иллюстрировать также и данными по изучению пищевой и ориентировочной реакций. Не разбирая сейчас этого, отметим лишь, что при обеих этих врожденных реакциях обнаруживается и биологически проявляется поведение, в котором также воедино спаяны индивидуально приобретенный опыт животного и его врожденные способности реагирования. В отношении пищевого рефлекса мы обнаруживаем у диких видов очень богатую биологическими адаптациями и навыками так называемую поисковую активность, а в отношении ориентировочного рефлекса — настораживательную реакцию, также очень многообразную биологически и варьирующую индивидуально, в зависимости от опыта и момента жизни животного.

Во всех случаях так называемого инстинктивного поведения отдельные акты его приобретают (у птиц) биологическое, т. е. ситуационно-адаптивное значение именно вследствие наличия и согласованного функционирования прочно сложившихся соответствующих индивидуально приобретенных двигательных и других координаций. Безусловные, т. е. врожденные рефлексы, как бы «впаянные» в то или иное инстинктивное поведение, приобретают свой целесообразный биологический смысл лишь во всей совокупности и определенной последовательности стереотипных реакций, выполняемых особью в определенной ситуации. Так, например, самка, начинающая строить гнездо в развилке ветвей, использует при этом свой индивидуальный повседневный опыт двигательных нервно-мышечных координаций. Ее разнообразнейшие позы при этом и работа клювом осуществляются в результате определенных навыков, не имевших до этого специального отношения к гнездостроению, но тем не менее птица в это время совершает инстинктивный акт. Врожденный рефлекс формовки гнезда сочетается с индивидуально приобретенными нервно-мышечными координациями, и лишь при всей совокупности их и при постоянном корригировании со стороны строящегося гнезда и общей ситуации процесс протекает биологически нормально. В инстинкте кормления птенцов таково же «удельное» значение «отхаркивающего» врожденного рефлекса, характерного для многих видов.

В случаях нарушения или извращения условнорефлекторных компонентов инстинктивной деятельности можно наблюдать настоящий хаос в проявлении врожденных рефлексов. Особенно отчетливо это выступает в явлениях репродуктивного цикла. Так, например, мы имеем самку

зяблика, воспитанную искусственно и в изоляции от других птиц. Это очень ручная, нормальная в обычном поведении птичка. Но весной, с началом половой деятельности, у нее можно наблюдать полное извращение всей нормальной последовательности гнездовых рефлексов. В «приглашающей» позе, со строительным материалом в клюве, она пищит и часами прыгает в клетке, причем приближение к ней человека (и особенно его руки) вызывает у нее явное усиление сексуальной реакции.

Залезая в пустую чашку искусственного гнезда, она проделывает там движения «формовки» (врожденный рефлекс), но гнезда не строит, так как внесенный строительный материал тотчас же выносит обратно. Если в гнездовую чашку поместить недостроенное или уже готовое гнездо зяблика (взятое из природы), то она растаскивает его по частям, подложенные яйца расклевывает. Свои собственные немногие яйца она неслась где придется — в водопойку, в кормушку, но ни разу не отложила в гнездо. Привлекая самца своей утрированной спаривательной позой (врожденный рефлекс), она выскакивает из-под него в самом начале спаривания, явно вследствие повышенной реактивности в это время. Насиживания и даже кратковременное пребывание на гнезде в позе насиживания не наблюдались, несмотря на бывшие овуляции. Инстинкт кормления проявлялся очень своеобразно: самка набирала полный клюз корма и долго носила его, но никогда не кормила птенцов, даже при яркой пищевой реакции с их стороны. Интересно, что иногда естественная последовательность инстинктивных актов совершенно нарушалась, например, самка носила в клюве корм, а затем, через несколько дней, «приглашала» самца и носила строительный материал.

Все это поведение производит впечатление какой-то «диссоциации» актов, которые у нормальных самок стройно связаны в определенную цепь последовательных действий, приобретающую важное биологическое значение в нурме (в природе). Однако загадочность такой «диссоциации» поведения в значительной степени рассеивается, если нормальное поведение гнездящейся самки разложить на несомненно врожденные акты и акты, зависящие от индивидуального опыта, т. е. выделить условнорефлекторные компоненты, о которых мы говорили выше. Тогда в нашем примере можно ясно видеть, что это «извращение» инстинкта совершенно не коснулось врожденных реакций самки. Врожденные рефлексy (охота к спариванию, сбор строительных материалов, формовка гнезда, сбор корма птенцам и пр.) проявляются у нее в той же степени, но стимуляция и связность их оказываются извращенными, вследствие совершенно ненормального, искусственного изолированного воспитания. Очень показательны — половая реакция на приближение человека или его руки и падение ее раньше времени в спаривании с самцом. В постройке гнезда эта самка оказывается неспособной использовать обычные (в природных условиях) индивидуально приобретенные координации (навыки), особенно в работе клювом. Точно так же — врожденная реакция сбора и ношения в клюве корма для птенцов у нее проявляется, а самый акт кормления, требующий для своего укрепления условнорефлекторных компонентов (нормально культивируемых у самки с вылупления птенцов), не может совершаться.

Подобные примеры, иллюстрирующие существенное влияние индивидуального опыта на все течение и даже проявление самых важных в биологическом отношении особенностей поведения животного, хорошо подтверждают наше положение о том, что так называемая инстинктивная деятельность птиц по своей физиологической природе есть явление сложное, есть известная стереотипная координация врожденных рефлексов и индивидуально приобретенных (может быть, разнообразных по физиологической природе) реакций. Стереотипность таких инстинктив-

ных действий (цепей актов), т. е. значительное сходство в их течении у отдельных особей в нормальных (природных) условиях жизни, зависит от создания у особей одного и того же вида или популяции одинаковых динамических стереотипов, т. е. «слаженных, уравновешенных систем внутренних процессов» (Павлов, 1932) — приобретенных реакций на известный круг видовых биологических ситуаций. Эти динамические стереотипы создаются автоматически — как следствие стереотипии экологической среды обитания и воспитания.

Динамическая стереотипия поведения, создаваясь в нервной системе как адаптивный ответ на конкретные требования среды, представляет вместе с тем ту основу («канву»), в которую функционально «впаиваются» врожденнорефлекторные реакции, характеризующие то или иное инстинктивное поведение. Нарушения в этой динамической стереотипии или же искусственно созданная (в опыте — искусственным воспитанием птенцов) стереотипия влекут за собой искажение нормального течения инстинктивных реакций, нарушение их биологической целостности, успешности и своевременности. Вопрос о значении принципа динамической стереотипии в поведении птиц мы подробно разбираем в другой работе.

Таким образом, в нормально текущей (в природе) «инстинктивной деятельности» высшего животного осуществляется единство врожденных и приобретенных факторов поведения, т. е. то единство, без которого филогенетические и онтогенетические компоненты эволюционного процесса были бы метафизически разорваны.

РЕЗЮМЕ

1. В работе высказывается и экспериментально иллюстрируется положение о том, что так называемая инстинктивная деятельность высших позвоночных животных, биологически представляя собой цепи и комплексы актов, тонко адаптированных к среде и ее сезонным ситуациям, по своей физиологической природе является сложными координациями врожденных рефлексов и индивидуально приобретенных (условнорефлекторных) реакций.

2. В инстинкте гнездостроения врожденный рефлекс формовки гнезда телом птицы сочетается со способностью самки последовательно выбирать различный строительный материал и корректировать свое поведение в зависимости от хода сооружения гнезда. В инстинкте насиживания длительность его проявления (например прекращение) зависит от появления птенцов. Экспериментально получено у различных видов сильное укорочение или же удлинение насиживания (табл. 3—4). В инстинкте кормления птенцов врожденный рефлекс первого реагирования на просящего птенца при дальнейшем повторении как бы «впаивается» в условнорефлекторное поведение кормящей птицы. Приводятся примеры опытов образования хорошего условного рефлекса у птиц-воспитателей на совершенно «чуждый» крик птенцов другого вида и отсутствия стимуляции со стороны птенцов своего вида.

3. Индивидуальные колебания инстинктивной деятельности, постоянно наблюдающиеся у высших позвоночных животных, зависят от изменчивости ее условнорефлекторных компонентов у отдельных особей. Эта изменчивость отражает жизненный опыт особи и влияет на характер связей врожденных рефлексов с условнорефлекторными цепями в инстинктивном акте. С этой точки зрения рассматриваются примеры колебания гнездового поведения самцов при переменах партнеров и наблюдающиеся случаи извращения инстинктов в искусственных условиях.

4. Видовая стереотипность инстинктивной деятельности, т. е. ее значительное сходство у отдельных особей в нормальных (природных) условиях жизни, зависит от создания у особей одного и того же вида (или популяции) одинаковых динамических стереотипов, т. е. «слаженных, уравновешенных систем внутренних процессов» (Павлов) — приобретенных реакций на известный круг видовых биологических ситуаций. Эта стереотипия создается в природе автоматически, в результате стереотипии экологической среды обитания.

ЛИТЕРАТУРА

- Вagner В. А. Биологические основания сравнительной психологии, 2, 1913.
Дарвин Ч. Происхождение видов (русский перевод), Биомедгиз, 1937.
Морган Л. Привычка и инстинкт (русский перевод), 1899.
Павлов И. П. Доклад на X Междунар. психолог. конгрессе в Копенгагене, 1932; Двадцатилетний опыт. Изд. 6, 1938.
Промптов А. Н. Птицы в природе, 1937; Зоолог. Журн., 17, 3, 1938; Усп. соврем. биологии, 14, № 2, 1941; ДАН, 27, № 2, 1940; Изв. АН СССР (сер. биол.), № 1, 1945.
Промптов А. Н. и Е. В. Лукина. Зоолог. журн., 17, 5, 1938; Бюлл. общ. испытат. природы, 49, 5—6, 1940.
Уотсон Дж. Психология как наука о поведении. (русский перевод). ГИЗ Украины, 1926.
Фабр Ж. Инстинкт и нравы насекомых. 1 и 2, изд. Маркса, 1905, 1906.
Howard H. An Introduction to the Study of Bird Behaviour. Cambridge, 1929.

ON THE CONDITIONED-REFLEX COMPONENTS OF THE INSTINCTIVE ACTIVITY IN BIRDS

A. N. Promptov

The Pavlov Institute of the Evolutional Physiology and Pathology of Higher Nervous Activity of the Academy of Medical Sciences of the USSR

Summary

1. The present investigation advances and experimentally illustrates the view, that the so-called instinctive activity of the higher vertebrates reveals biological chains and complexes of actions subtly adapted to environment and seasonal situations, and is in its physiological nature a complex coordination of inborn reflexes and individually acquired (conditioned-reflex) reactions.

2. The instinct of nest-building combines the inborn reflex of forming the nest by means of movements of the bird's body with the capacity of the female for choosing successively the necessary building materials and adapting her behaviour according to the development of nest-building. The length of the brooding instinct manifestation (its cessation) depends on the hatching of the young. It has proved possible to produce experimentally a very considerable lengthening or shortening of the brooding period (Tables 3—4). The instinct for feeding the young consists of the inborn reflex of the primary reaction to the nestling's appeal for food which on being repeated is further „fused“ into the conditioned-reflex behaviour of a feeding bird. The paper cites a number of experiments in which a stable conditioned reflex was formed in „birds-tutors“ to an entirely „foreign“ cry of the young they were rearing, although of a different species.

3. The individual variations in instinctive activity which are constantly observed in the higher vertebrates depend on the changeability of its conditioned-reflex components in separate individuals. This changeability reflects the experience acqui-

red by the given specimen and influences the nature of the connections existing between the inborn reflexes and the conditioned-reflex chains involved in the instinctive action. The paper discusses from this point of view the variations in the nest behaviour of males manifested in connection with the change of females and the cases of instinct perversion observed under artificial conditions.

4. The stereotype nature of the instinctive activity in a given species, i. e. its considerable similarity in separate individuals under normal (natural) conditions of life, depends on the fact that individuals of the same species (or population) form similar dynamic stereotypes, i. e. „suitably adjusted, well-balanced systems of internal processes“ (I. P. Pavlov) — reactions acquired in response to a given cycle of special biological situations. This stereotype character is developed automatically under natural conditions as a result of the stereotype character of the ecological conditions of habitation.

НЕЙРОЭНДОКРИННЫЕ ФАКТОРЫ В ПРОИСХОЖДЕНИИ ПНЕВМОНИЙ

СООБЩЕНИЕ III. О ГУМОРАЛЬНОМ ФАКТОРЕ В РАЗВИТИИ ПНЕВМОНИИ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ ВЕРХНИХ ШЕЙНЫХ СИМПАТИЧЕСКИХ УЗЛОВ

Н. В. Бекаури, А. В. Тонких и И. Ф. Шенгер

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

Поступило 21 X 1945

Одной из нас, совместно с Е. А. Моисеевым (1944, 1945), было показано, что раздражение верхних шейных симпатических узлов (раздавливание их пинцетом) во всех случаях ведет в ближайшие 1—3 дня после этой операции к гибели животного с резко выраженными явлениями в легких, носящими характер лобулярной геморрагической пневмонии.

Эта пневмония не развивается, если раздавливание верхних шейных симпатических узлов производить у предварительно гипofизэктомированных животных. На основании последней серии опытов было сделано заключение, что в развитии пневмонии после раздавливания верхних шейных симпатических узлов играет роль гипofиз, и было высказано определенное предположение о механизме развития этой пневмонии. Согласно имеющемуся литературному материалу, от верхних шейных симпатических узлов идут секреторные волокна к гипofизу, поэтому в нашем случае раздражения верхних шейных симпатических узлов нужно было ожидать повышения выхода гормонов гипofиза. Среди последних в развитии пневмонии могли иметь значение гормон, влияющий на водно-солевой обмен, и сосудистый гормон — вазопрессин.

В отношении повышения выхода вазопрессина в наших условиях раздражения верхних шейных симпатических узлов мы получили впоследствии и прямые экспериментальные доказательства. В работе Ильиной и Тонких (1946) на сосудах лягушки по методу Löwen — Trendelenburg было показано, что цереброспинальная жидкость собак после ведущего к развитию пневмонии раздавливания у них верхних шейных симпатических узлов приобретает сосудосуживающие свойства. Это говорило в пользу высказанного в первом сообщении представления о механизме развития пневмонии при раздражении верхних шейных симпатических узлов, о роли в этом гормональных факторов.

В настоящем сообщении приводятся еще более убедительные доказательства участия гуморальных факторов в происхождении пневмонии при раздражении верхних шейных симпатических узлов. Для своих опытов мы использовали метод перекрестного кровообращения у двух животных. Для опыта служили одновременно две собаки одинакового

веса и пола. У одной из них отыскивалась на шее правая, а у другой левая *art. carotis*; артерии перерезались и центральный конец артерии каждой из собак соединялся с периферическим концом артерии другой собаки. Основным условием для успеха опыта с перекрестным кровообращением является устранение возможности свертывания крови на месте анастомоза. Этого можно достигнуть различными путями, но наиболее надежным является такой способ соединения, когда внутренние оболочки соединяемых сосудов прилегают непосредственно друг к другу.

Мы воспользовались методом, подробно описанным Веселкиным и Карташевским (1917). Суть этого метода заключается в том, что центральный отрезок артерии протягивается через канюлю, затем немного заворачивается на конец канюли и обвязывается ниткой. Эта канюля вставляется затем уже в периферический отрезок артерии второй собаки так, что *intima* завернутого на конец канюли центрального отрезка артерии одной собаки непосредственно прилегает к *intima* периферического отрезка артерии другой собаки. Во избежание большого натяжения между соединяемыми сосудами мы обыкновенно применяли рекомендуемый авторами способ — вставлять еще отрезок *v. jugularis* между соединяемыми сосудами.

У каждой собаки с одной стороны вырезывался возможно длинный отрезок *v. jugularis*. Указанным выше способом центральный конец артерии соединялся с одним концом этого отрезка *v. jugularis* (обычно мы брали периферический отрезок вены во избежание того, чтобы могущие оказаться в вене клапаны не препятствовали току крови), а другой конец отрезка вены соединяли с периферическим концом артерии второй собаки.

Соединив таким образом сосудистым анастомозом двух собак, мы у одной из них (А) производили раздавливание пинцетом верхних шейных симпатических узлов и оставляли животных в покое, поддерживая наркоз и предохраняя их от охлаждения.

В первом опыте был применен морфийно-хлороформно-эфирный наркоз. Опыт длился 18 часов 30 минут и был прекращен вследствие гибели собаки А, у которой были раздавлены верхние шейные симпатические узлы. В течение всего опыта кровообращение через анастомоз осуществлялось хорошо. Вторая собака (Б) была убита кровопусканием тотчас же после гибели собаки А.

На вскрытии, как и следовало ожидать, легкие первой собаки (А) представляли картину, наблюдавшуюся нами обычно после раздавливания верхних шейных симпатических узлов и описанную подробно раньше (1945). Но и у второй собаки (Б), у которой не производилось раздавливания верхних шейных симпатических узлов и которая была соединена с собакой А только артериальным анастомозом, легкие оказались также измененными, и эти изменения носили тот же характер — катаральной пневмонии, что и у собаки А.

1) Микроскопическое исследование легких показало картину переполнения кровью сосудов, особенно капилляров, наличие эритроцитов в альвеолах, а местами и в межальвеолярных перегородках. В измененных участках легкого, альвеолярные пространства местами заполнены гомогенным выпотом, часто с большим количеством клеточных элементов, среди которых встречается довольно большое число полиморфно-ядерных лейкоцитов. Межальвеолярные перегородки несколько утолщены и пропитаны гомогенной жидкостью, окрашенной эозином в светлорозовый цвет. Эпителий бронхов изменен — ядра его различной формы и окраски. Поверхность, обращенная к просвету, неровная.

В просвете бронхов имеется слизь, клетки слущенного эпителия, эритроциты и лейкоциты в небольшом количестве.

Эти изменения легких у собаки *Б* можно объяснить только таким образом, что выделившиеся в результате раздражения верхних шейных симпатических узлов у собаки *А* гормоны гипофиза через артериальный анастомоз поступили в кровь собаки *Б* и обусловили развитие у нее пневмонии.

Чтобы избежать необходимости все время в течение опыта поддерживать наркоз, а также возможного возражения, что хлороформенно-эфирный наркоз при длительном воздействии может неблагоприятно отразиться на состоянии легочной ткани, мы в последующем опыте применили внутривенное введение хлоралозы, которая, как известно, дает длительный ровный наркоз.

Для опыта были взяты собаки в возрасте $1\frac{1}{2}$ —2 лет, одного веса, пола и одного помета, совершенно здоровые, выросшие в питомнике института. Опыт длился около 7 часов. Во все время опыта кровообращение через анастомоз осуществлялось хорошо. Первой погибла собака *Б*, у которой верхние шейные симпатические узлы не раздавливались. Собака *А* была убита кровопусканием спустя 30 минут после смерти собаки *Б*. На вскрытии легкие той и другой собаки оказались измененными. Микроскопическое исследование подтвердило наличие пневмонии у обеих собак.

Таким образом, результаты и этого опыта говорят за участие гуморального (гормонального) фактора в развитии пневмонии при раздражении верхних шейных симпатических узлов.

Ввиду затруднений в получении собак для эксперимента в настоящее время, мы пока ограничились этими двумя опытами, считая их доказательными. Трудно думать, что мы имеем здесь случайное совпадение — наличие у наших собак спонтанной пневмонии. Спонтанные пневмонии у собак, насколько нам известно, чрезвычайно редкое явление.

Приведенные опыты с большой убедительностью, как нам кажется, говорят о том, что в развитии пневмонии при раздражении верхних шейных симпатических узлов играет роль гуморальный (гормональный) фактор. Однако, на основании этих опытов, мы не имеем еще права приписать роль в развитии этой пневмонии одному только гуморальному фактору. Возможно, что на большом числе опытов с перекрестным кровообращением сравнение картины пневмонии у каждой пары собак и даст какие-либо данные для решения этого вопроса. Выяснение его стоит в плане дальнейших наших исследований.

Приведенные опыты интересны еще и в том отношении, что заставляют пересмотреть вопрос о сроках развития пневмонии. Как приводилось в первом сообщении (1945), наиболее ранняя гибель животных с резко выраженными изменениями в легких наблюдалась нами через сутки после раздавливания верхних шейных симпатических узлов. В этих же опытах мы видим, что уже через 7 часов после раздавливания верхних шейных симпатических узлов может развиваться типичная пневмония.

ВЫВОДЫ

1. В опытах с перекрестным кровообращением у собак показано, что раздражение верхних шейных симпатических узлов (раздавливание их пинцетом) у одной собаки ведет к развитию пневмонии не только у нее, но и у второй собаки, соединенной с первой только артериальным анастомозом.

2. Эти данные свидетельствуют об участии гуморального фактора в развитии пневмонии при раздражении верхних шейных симпатических узлов.

В заключение считаем приятным долгом выразить нашу благодарность проф. В. Д. Цинзерлингу за любезный просмотр микроскопических препаратов.

ЛИТЕРАТУРА

- Веселкин Н. В. и Е. А. Карташевский. Русск. физиол. журн., 7; 1917.
Ильина А. И. и А. В. Тонких. Тр. Физиол. инст. им. акад. И. П. Павлова
Акад. Наук СССР, 2, 1946.
Моисеев Е. А. и А. В. Тонких. Тр. Физиол. инст. им. акад. И. П. Павлова,
Акад. Наук СССР, 7, 1945.
Тонких А. В. Клинич. мед., 7—2, 1944.

NEUROENDOCRINIC FACTORS IN THE ORIGIN OF PNEUMONIA

III. ON THE HUMORAL FACTOR IN THE DEVELOPMENT OF PNEUMONIA, WHEN STIMULATING THE UPPER CERVICAL SYMPATHETIC GANGLIA

N. V. Bekauri, A. V. Tonkih and I. F. Shenger

The Pavlov Physiological Institute of the Academy of Sciences of USSR

Summary

In the previous communications it was shown that stimulation of the upper cervical sympathetic ganglia (crushing them with a pincette) in animals in all cases leads to death in 1—3 days after the operation, with strong disturbances in the lungs of the nature of a lobular hemorrhagic pneumonia.

The pneumonia in question will not develop if crushing of the cervical sympathetic ganglia is accomplished in animals previously hypophysectomized.

In this paper it is shown that in experiments with the cross-circulation of blood, carried out on two dogs, the stimulation of the upper sympathetic ganglia (by crushing them with a pincette) in one dog calls forth the development of the pneumonia not only in this dog but also in the other one connected with the first dog by means of an arterial anastomosis only.

The data obtained emphasize the part played by the humoral factor in the development of pneumonia when stimulating the upper cervical sympathetic ganglia.

К ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ВОЛОСКОВЫХ РЕФЛЕКСОВ И ВОЛОСКОВОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ

С. А. Харитонов

Физиологическая лаборатория Отдела органов чувств Всесоюзного Института экспериментальной медицины¹

Поступило 4 VI 1945

Вопрос о значении симпатической нервной системы в деятельности органов чувств уже давно привлекает внимание физиологов. Claude Bernard (1851), удаляя верхний шейный симпатический узел, отмечал изменения кожной чувствительности у экспериментальных животных.

Л. А. Орбели было показано, что симпатическая нервная система оказывает адаптационно-трофическое влияние на функцию рецепторных приборов.

В работах Тонких (1925), Кунстман (1926) и Волохова (1930) было установлено, что точность координаций и сложность рефлекторной деятельности во многом зависят от состояния симпатической нервной системы, т. е. симпатической нервной системе принадлежит тонкая регуляция функциональной способности периферических рецепторов и нервных центров. Большая работа по изучению влияния симпатической нервной системы на кожную чувствительность проведена Foerster, Altenburger и Kroll (1929), которые, пользуясь методом хронаксиметрии смогли показать изменение кожной чувствительности при симпатектомии у человека.

Brücke и Krannich (1931), определяя у лягушек хронаксию сгибательного рефлекса, обнаружили изменение хронаксиметрических величин при перерезке симпатической цепочки, что дало им основание говорить о непосредственном влиянии симпатической нервной системы на афферентную часть рефлекторной дуги.

В работе Пахомова и Проппер-Гращенкова (1938) влияние симпатической нервной системы на афферентную часть рефлекторной дуги было прослежено с помощью последовательных выключений различных участков нервной системы у лягушек. Наконец, в опытах Жирмунской и Проппер-Гращенкова это нашло подтверждение и при регистрации токов действия с чувствительного нерва. Что касается клинических наблюдений о влиянии симпатической нервной системы на кожную рецепцию, то этому вопросу посвящено довольно много исследований.

Александрова и Столбун (1935) наблюдали снижение порогов кожной чувствительности при исследовании волосками и щетинками, по Frey,

¹ Работа выполнена до реорганизации Института.

после удаления верхних шейных узлов. Быховская и Эйдинова (1935) установили замедленное течение адаптации к длительному раздражению уколом после удаления шейных симпатических узлов. Эти работы, так же как и исследования Foerster, Altenburger и Kroll, не оставляют сомнения в тесной зависимости кожной рецепции от симпатической нервной системы. Однако вопрос о том, по каким путям и как проявляется влияние симпатической нервной системы на функциональное состояние отдельных рецепторных приборов, еще не может считаться решенным.

В поисках объекта, который мог бы дополнить наши данные о влиянии симпатической нервной системы на кожную рецепцию, мы остановились на старых работах, посвященных исследованиям так называемой волосковой чувствительности и волосковых рефлексов.

Еще в XVIII веке Spallanzani говорил о шестом чувстве у летучих мышей, связанном с волосками на летательных перепонках. В дальнейшем связь волос с чувствительностью обращала на себя внимание многих исследователей. Aubert и Kammler (1858), а также Blaschko (1885) отмечали большое значение волос для чувства осязания, причем последний автор говорил, что волосы более чувствительны к ощущению давления, чем участки кожи, лежащие между ними. Blix (1884, 1885) и Goldschneider находили, что точки наибольшей чувствительности локализовались преимущественно на местах нахождения волос. Frey также считал, что точки давления находятся в непосредственном соседстве с волосными мешочками. Большое количество работ посвящено описанию морфологического строения иннервационного аппарата волос. Megkel, Bonnet, Retzius, Остроумов, Симанович, Лавдовский (1885) и др. показали, что волосы снабжены очень сложным нервным прибором, в котором имеются волокна различной толщины с различными концевыми аппаратами. Термин «волосковая чувствительность» был введен в лаборатории Бехтерева Ноишевским (1898). В дальнейшем волосковой чувствительности был посвящен ряд работ (Бехтерев, 1900; Осипов, 1899, 1900; Ноишевский, 1900; Чудновский, 1907, и др.). Под волосковой чувствительностью эти авторы подразумевали то характерное ощущение, которое испытывает субъект при нежных прикосновениях к волосам, находящимся на кожной поверхности. Этими авторами был установлен характер распределения волосковой чувствительности у здоровых людей и нарушение ее при некоторых патологических состояниях. В диссертации Ноишевского (1900) суммируется весь этот материал, причем автор доказывает самостоятельность и обособленность волосковой чувствительности от других видов кожной рецепции. При некоторых патологических состояниях, в частности, при сухотке спинного мозга, волосковая чувствительность поражается одной из первых. Для выяснения механизма возникновения волосковой чувствительности и определения ее иннервационных приборов, а также установления проводящих путей, Ноишевским были поставлены опыты на животных, в которых он пытался определить отношение симпатической нервной системы к этой чувствительности. Ноишевский произвел ряд исследований на собаках и кошках, у которых резецировались в шейной и поясничной частях одной стороны отрезки симпатического нерва. О состоянии чувствительности автор судил по двигательной реакции животного на раздражение волосков, покрывающих основания наружного уха и другие участки кожной поверхности, расположенные вдоль позвоночника. В этих исследованиях выяснилось, что волосковые рефлекссы на оперированной стороне или исчезали или делались ниже по сравнению с теми же рефлекссами до операции или на неоперированной стороне. Особенно постоянными были указанные изменения рефлекссов, возникающих при раздражении волосков у основания уха. На основании всех

приведенных опытов автор пришел к заключению, что симпатические нервы являются проводниками волосяной чувствительности, а так как симпатические волокна содержатся и в других нервах, то волосяная чувствительность может проводиться и при посредстве спинно-мозговых нервов. В работе Чудновского (1907) этот вопрос вновь подвергся экспериментальному изучению. Уточнив методику исследования и технику эксперимента, Чудновский показал, что резекция верхней части ствола симпатического нерва не влекла за собой потери волосяного рефлекса, как это было в опытах Ноишевского; в некоторых случаях эти рефлексы оказались даже усиленными. После удаления шейного симпатического узла получалось ослабление волосяного рефлекса, который через 8—12 дней после операции в некоторых случаях восстанавливался. Автор считает, что верхний шейный симпатический узел имеет отношение к волосяной чувствительности и волосяным рефлексам и что путями проведения волосяной чувствительности, очевидно, служат особые веточки, подходящие к волоскам уха в нервах сосудов. Однако автор не признает своих опытов достаточными и полагает, что для решения вопроса о проводящей роли симпатических нервов по отношению к волосяной чувствительности необходимы дальнейшие исследования.

Осипов (1900) имел возможность исследовать волосяную чувствительность при перерезке ветвей тройничного нерва и полном удалении гассерова узла у человека. В этих наблюдениях им было установлено, что нервные проводники волосяной чувствительности лица и передних отделов волосистой части головы находятся в ветвях тройничного нерва, подобно другим видам кожной чувствительности. Что же касается роли симпатической нервной системы в волосяной чувствительности, которая с несомненностью выявилась в опытах Ноишевского, Осипова, Бехтерева, Чудновского, то вопрос этот автор оставил открытым. Мы не имеем возможности останавливаться на вопросе о значении волосяной чувствительности в поведении целого ряда животных. Функция осязательных волос у хищников и грызунов, так же как роль волосков в осязательных приборах насекомых и пресмыкающихся, довольно хорошо изучена, особенно американскими авторами [Lashley (Лешли), 1933, и др.].

Наши исследования по выяснению роли симпатической нервной системы в функции кожных афферентных систем мы производили на кошках и белых крысах. Кошки, как в отношении показательности результатов, так и удобства экспериментирования оказались более пригодными объектами для опытов.

Одной из задач, поставленных нами в этих экспериментах, являлось изучение волосяных рефлексов как в норме, так и при экстирпации верхнего шейного узла.

Наряду с изучением волосяных рефлексов, получаемых при раздражении волосков у основания уха, мы исследовали также волосяные рефлексы, получаемые при раздражении волосков усов (вибрисс). Ушной волосяной рефлекс у кошек выражается быстрым встряхиванием ушной раковины, рефлекс при раздражении волос усов — миганием и подергиванием верхней губы. В зависимости от величины мы разделяли условно характер реакции на 4 степени: — отсутствие реакции, + слабая реакция, ++ умеренная реакция, +++ повышенная реакция.

Исследовалась волосяная чувствительность волосками из набора Frey, что давало возможность в некоторых случаях устанавливать пороги раздражения и представляло больше удобств по сравнению с трихо-эстезиометрами, которыми пользовались Ноишевский, Осипов, Бехтерев и др.

Помимо исследования волосковых рефлексов мы постоянно контролировали состояние болевой чувствительности посредством сконструированного нами алгезиметра. Показателем являлись рефлекторные местные или общие двигательные реакции. О состоянии волосковой чувствительности свидетельствовал также характер адаптации, определяемой при повторных раздражениях волос, ушей и усов. Предварительно нами было установлено количество рефлекторных ответов, получаемых при последовательном нанесении раздражений на эти аппараты. В некоторых случаях опыты наши мы проводили на животных, находящихся под легким эфирным наркозом. Прием этот, как показали наши исследования, дает возможность выявить те асимметрии в состоянии кожной чувствительности, которые часто сглаживаются, когда животное находится в бодром состоянии. Вполне естественно, что результаты исследования, полученные на одной стороне животного, сравнивались с результатами исследований, полученными на другой стороне. Как показали исследования Ноишевского, Осипова, Чудновского, характер волоскового рефлекса может в известной степени являться показателем состояния рецепторного аппарата, поэтому мы считали, что поставленная нами задача по выяснению роли симпатической нервной системы и кожной рецепции, разновидностью которой является волосковая чувствительность, может иметь свое основание. Под опытом находилось 45 кошек, из них у 40 кошек после предварительного исследования экстирпировался верхний шейный симпатический узел на одной стороне. Кроме того, у кошек была произведена резекция отрезка шейного симпатического нерва ниже верхнего шейного узла. Кошки находились под наблюдением от двух месяцев до двух с половиною лет.

В первый же день после экстирпации шейного узла в большинстве случаев (80%) отмечалось резкое угнетение волосковых рефлексов с усов на стороне симпатектомии, только в 7% случаев мы наблюдали некоторое повышение волосковых рефлексов. На 2—3-й день картина менялась; в 24 случаях из 40, т. е. в 60% случаев, волосковые рефлексы повышались. На 5—6-й день повышение рефлексов отмечалось уже в 31 случае (79%) и, наконец, на 10-й день оно наблюдалось в 34 случаях (85%). Затем следовала стадия, когда рефлексы снижались. Через месяц количество случаев с повышенными рефлексами равнялось 23 (58%), а через 3 месяца мы их почти не наблюдали.

Несколько иные результаты были получены нами в отношении рефлексов, вызываемых раздражением волосков у основания уха и наружного слухового прохода. Здесь в первые дни после операции отмечалось угнетение рефлексов почти у всех оперированных животных; на 5—6-й день мы уже имели повышение рефлекса в 16 случаях (37%), на 10-й день — в 17 случаях (42%), в то время как угнетение рефлексов было соответственно в 21 (52%) и 18 (45%) случаях. Через месяц повышенные рефлексы обнаруживались лишь у 8 (20%) кошек, а пониженные — у 16 (40%). В дальнейшем соотношения эти выравнивались.

Отмечались изменения рефлексов и на неоперированной стороне, но они не носили стойкого характера и не находились в соответствии с рефлексами симпатектомированной стороны.

Повышение рефлексов при раздражении волосков иногда достигало значительной степени. Вместо локальных ответов проявлялись резкие защитные движения, когда животное пыталось вырваться от экспериментатора или из станка, в котором находилось; часто эти движения сопровождались явной агрессивной реакцией.

Рефлекторные реакции на болевые раздражения у оперированных животных имели несколько другой характер и течение, чем волосковые рефлексы.

После симпатектомии в первые 3—6 дней в 85% случаев отмечалось резкое понижение рефлексов на болевое раздражение. На неоперированной стороне понижение это наблюдалось лишь в единичных случаях. В дальнейшем чувствительность восстанавливалась довольно быстро. У некоторых животных стадия понижения рефлексов сменялась стадией повышения, и, хотя явление это не отличалось закономерностью, все же можно было установить, что в ряде случаев имелись как бы реципрокные отношения между состоянием волосковых рефлексов и рефлексами на болевое раздражение (см. таблицу).

Характер рефлекса после экстирпации верхнего шейного узла у кошек (справа)

Волосковые рефлексы на десимпатизированной стороне								Рефлексы на болевые раздражения			Адаптация	
2-й день		5—6-й день		9—10-й день		30—35-й день		5—6-й день	9—10-й день	15—20-й день	5—6-й день	30—35-й день
Усиковый рефлекс	Ушной рефлекс	Усиковый рефлекс	Ушной рефлекс	Усиковый рефлекс	Ушной рефлекс	Усиковый рефлекс	Ушной рефлекс				(вибриссы) количество раздражений	
—	—	+++	—	+++	++	+	—	+	++	+	28	13
—	—	+	—	++	—	+	+	—	+++	++	17	9
+	—	+++	+	+++	++	+++	++	+	—	+	20	18
—	—	+++	—	+++	—	+++	+	+	++	++	36	14
+++	—	+++	—	+	++	++	+++	+++	+++	+	31	22
—	+	+++	+	++	+++	+	++	—	++	+	24	22
—	—	+++	—	+++	++	—	+	+	++	+	21	6
+	—	++	+	+++	+	++	—	+	++	++	10	11
—	—	+++	+	++	+++	+	—	+++	+	+	26	20
+	+	+++	++	+	++	—	+	+	++	—	25	12
—	—	++	+	+++	++	—	++	+	++	—	31	14
++	—	+++	++	++	—	+++	+++	—	+++	+	36	23
—	—	+++	+	+++	+++	++	—	++	++	++	31	17
+	—	+++	—	+++	++	+	—	—	++	++	24	19
++	—	+++	+	+++	+	—	++	—	++	++	32	20

Примечание. — отсутствие рефлексов; + слабо-положительные рефлексы, ++ умеренно выраженные рефлексы; +++ повышенные рефлексы.

Вторая характерная особенность рефлексов на болевое раздражение — это более быстрое возвращение их к норме. Если изменения со стороны волосковых рефлексов обнаруживались еще через 1—2 месяца, то рефлексы на болевое раздражение не обнаруживали отклонений уже через 12—20 дней, хотя единичные исключения наблюдались и здесь.

Адаптация, т. е. отсутствие рефлекторных реакций при повторных ритмических раздражениях волосков усов в норме, обычно устанавливалась на 12—14-й пробе, причем больших расхождений между сторонами не отмечалось. У симпатектомизированных животных особенно в первые дни, обнаруживались резкая асимметрия сторон и замедленное

течение адаптации на стороне операции. Требовалось 30—40 повторных раздражений волосков, прежде чем исчезали рефлекторные реакции. Некоторые изменения в отношении течения адаптации наблюдались и на неоперированной стороне, но эти изменения не носили определенного характера.

Пороги волосковой чувствительности при исследовании, по Frey (1926), совпадали обычно с характером рефлекторных ответов на волосковые раздражения. Там, где были повышены рефлексы, требовалось более слабое раздражение волоском. С изменением характера ответа изменялась и величина порогового раздражения. Однако трудность подобного рода исследования не дает возможности дать более точную картину динамики изменения порогов.

Очень демонстративно проявлялась асимметрия рефлекторных ответов при раздражении волосков ушей и усов на фоне легкого наркоза. Нами было подмечено, что во время неглубокого сна, при раздражении волосков усов и ушей, наблюдалась такая же асимметрия рефлексов у симпатектомированных животных, которая в обычных условиях не наблюдалась.

Для иллюстрации этих данных приводим сокращенные протоколы опытов.

Кошка № 11 (белая).

До операции количество усов слева 15, справа 14. Рефлексы равномерны (+).

Операция 28 I 1935. Экстирпация верхнего шейного узла справа.

29 I 1935. Рефлексы справа: ушные повышены (+++), усиковые понижены (—).

1 II 1935. Понижение болевой чувствительности справа, сильное слезотечение.

13 II 1935. Рефлексы усиковые и ушные справа понижены (—). При раздражении волосков показывается третье веко справа. Усики ломкие, слева истончены.

20 II 1935. Чувствительность справа повышена (+++). Усы надломлены и изменены как справа, так и слева.

Январь — февраль 1935. На лице и на теле трофические расстройства. Изъязвления роговицы.

3 III 1935. Усиковые и ушные рефлексы справа слегка ослаблены (+). Количество усов справа 11, слева 12. Справа и слева усы поломаны.

9 III 1935. Рефлексы усиковые и ушные ослаблены с обеих сторон (—). Количество вибрисс справа 14, из них поломанных 4. Количество вибрисс слева 10, из них поломанных 2.

После наркоза (неглубокий сон). Ушные рефлексы резко повышены (+++), особенно справа. Отсутствуют усиковые рефлексы (—) с обеих сторон.

13 III 1935. С правой стороны усиковых волосков больше, чем с левой. Усиковые рефлексы понижены (—). Животное вялое, медленно реагирует на раздражение.

Кошка № 23.

15 II 1936. Операция: удаление левого верхнего шейного узла.

После операции расширение зрачков левой стороны — очень ярко выраженное (сделан фотоснимок). Через 1 час зрачок сужен.

Волосковые ушные рефлексы во время наркоза резко повышены (+++). Усиковые рефлексы отсутствуют (—).

После снятия наркоза явления изменились: и усиковые, и ушные рефлексы повышены (+++).

3 III 1936. Усиковые рефлексы справа живее (++), чем слева (+).

Количество волосков на усиках слева 10, справа 14. Зрачок слева сужен более, чем справа.

1 ч. 30 м. Неглубокий эфирный наркоз. Во время наркоза резкое понижение усиковых рефлексов (—) и повышение ушных, более выраженное слева (+++).

9 III 1936. Количество волосков на усиках слева 11, справа 13. Слева ушные и усиковые рефлексы более выражены (+++), чем слева (+).

Во время наркоза (глубокого): слева резко выраженные ушные рефлексы (+++), слева и справа усиковые рефлексы отсутствуют (—).

Во время пробуждения с усов получают повышенные рефлексы (++++) слева.

При раздражении волосков ушей рефлексы повышены (+++). Рефлексы справа более ярко выражены, чем во время наркоза.

В тех случаях, когда вместо экстирпации верхнего шейного узла производилась резекция симпатического нерва, изменения со стороны волосковых рефлексов проявлялись менее резко и отличались большим непостоянством.

При сопоставлении результатов, полученных в двух сериях опытов, некоторое отличие можно найти и в том, что явления угнетения волосковых рефлексов на стороне операции были выражены в значительно большем числе случаев, чем при резекциях симпатического нерва. Очевидно, эти явления следует связать с характером операции.

Как надо расценивать результаты этих опытов?

Мы уже отмечали, что рядом авторов и особенно Л. А. Орбели и его сотрудниками было установлено влияние симпатической нервной системы на рефлекторную деятельность и рецепторные приборы.

В наших опытах с несомненностью выявилось, что при экстирпациях верхнего шейного симпатического узла (и при резекциях симпатического нерва) характер рефлекторных ответов меняется. Нарушается величина рефлексов на болевые и волосковые раздражения. Имеются отличия и в других проявлениях рефлекторной деятельности (изменение адаптации, появление асимметрии). Мы вправе предполагать, что здесь имеет место нарушение регулирующего влияния симпатической нервной системы. Интересно, что в этих случаях, когда верхний шейный узел сохранялся, явления эти были менее выражены и носили быстро проходящий характер. Очевидно, клеточные элементы верхнего шейного узла имеют существенное значение в регулирующей функции симпатического нерва.

Наконец, различный эффект при болевых и волосковых раздражениях вполне согласуется с теми наблюдениями, которые были сделаны при изучении влияния симпатической нервной системы на рефлекторную и рецепторную деятельность (Тонких, 1925; Кунстман, 1926; Волохов, 1930; Раева, 1935; Проппер-Гращенков, 1937; Пахомов, Жирмунская и др.).

Диссоциация рефлексов может свидетельствовать о нарушениях определенных соотношений в кожных афферентных системах, что подтверждается также картиной рефлекторных реакций, величиной адаптации при раздражении волосков и выявлением асимметрий при легком наркозе.

РЕЗЮМЕ

1. Волосковая чувствительность, как особый вид кожной чувствительности, отличный от осязательных и болевых ощущений, была описана уже давно. Однако физиологическая природа и клинический характер ее расстройств остаются до настоящего времени мало разработанными.

2. Указания ряда авторов на тесную зависимость волосковой чувствительности от симпатической нервной системы и на роль симпатических нервов, как проводников этой чувствительности, представляют интерес для выяснения вопроса о развитии чувствительной функции кожи и ее придатков, а также для понимания взаимоотношений в иннервационных системах, связанных с той или другой рецепцией.

3. Исходя из противоречивых данных об изменениях волосковой чувствительности и волосковых рефлексов (ушных и усовых) при выключении верхнего шейного симпатического узла у животных, нами был проведен на кошках и белых крысах ряд экспериментов, направленных к выяснению роли симпатической нервной системы.

4. Исследовались рефлексы с волос усов и ушей. Ушной волосковый рефлекс у кошек выражается быстрым встряхиванием ухом при прикосновении к волоскам наружного слухового прохода; рефлекс при раздражении волос усов (вибрисс) выражается миганием и подергиванием губ.

5. Расстройства волосковых рефлексов, наблюдаемые при выключении верхнего шейного узла, носят различный характер. В 85—90 % случаев экстирпация верхнего шейного узла у кошек приводила в первые 2 дня к понижению волосковых рефлексов на стороне операции; в дальнейшем, с 3—4-го дня наступала стадия повышения рефлексов и лишь на 30—40-й день восстанавливалась нормальная величина рефлексов. Однако в ряде случаев не наблюдалось первичного понижения рефлекторных реакций, а рефлексы через стадию повышения приходили к норме. У некоторых животных нормальные отношения не восстанавливались и через длительный срок (6—8 месяцев). Наряду с расстройством чувствительности нами в единичных случаях отмечались и трофические изменения (аллопесия, ломкость волос или их ненормальный рост).

6. Симпатическая нервная система является не столько проводником волосковой чувствительности и афферентной частью рефлекторной дуги, сколько несет адаптационно-трофическую функцию, как это достаточно убедительно выявлено в отношении других рецепторов кожи работами лабораторий акад. Л. А. Орбели и Отдела физиологии и патофизиологии органов чувств ВИЭМ.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова и Столбун. Сов. неврол. и психиатр., 4, № 2, 1935.
 Бехтерев В. М. Обзор психиатр., № 10, 1898; № 8, 1900.
 Быховская Г. Х. и М. Б. Эйдинова. Сов. неврол., психиатр. и психогиг., 4, № 9—10, 39, 1935.
 Волохов А. А. Арх. биол. наук, 30, № 3, 1930.
 Кунстман К. И. Тр. 2-го съезда физиол., 1926.
 Лавдовский И. Военно-мед. журн., №№ 11—12, 1884; №№ 1—2—5, 1885.
 Лешли. Мозг и интеллект, (русс. перевод), 1933.
 Ноишевский К. И. Дисс., СПб. 1900.
 Ноишевский К. И. и В. П. Осипов. Обзор психиатр., № 10, 1898.
 Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы. Биомедгиз, 1935.
 Осипов В. П. Обзор психиатр., № 10, 1899; Неврол. вестн., 20, № 3, 1900.
 Пахомов П. П. и Н. И. Проппер-Гращенко. Докл. на Конф. по органам чувств Акад. Наук СССР и ВИЭМ, 1938.
 Проппер-Гращенко Н. И. Сб. "Проблемы физиологии и патологии органов чувств", 1937. Арх. биол. наук, 68, № 1—2, 1941.
 Проппер-Гращенко и Жирмунская. Арх. биол. наук, 59, 13, 1940.
 Раева Н. В. Архив биол. наук, 38, № 1, 1935.
 Тонких А. В. Русск. физиол. журн., 8, 31, 1925.
 Харитонов С. А. Докл. XV Междунар. конгр. физиол., 1935; Бюлл. эксп. биол. и мед., 7, № 3, 211, 1936; Сб. "Проблемы физиологии и патологии органов чувств", ВИЭМ, 1937; Докл. на VI Всес. Съезде физиол., биохим. и фармакол., 1937.
 Цеханович. Дисс., СПб, 1897.
 Чудновский Я. Б. Дисс., 1907.

- Aubert u. Kammler Цит. по Goldscheider, 1923.
 Blix M. Ztschr. f. Biol., 20, 1884; 27, 1885.
 Angelucci. Цит. по Ноишевскому, 1900.
 Brücke u. Krannich. Pflüg. Arch., 228, 1931.
 Foerster O., Altenburger und Kroll Ztschr. f. d. ges. Neurol. u. Psych., 121, 139, 1929.
 Frey M. Die Tangoreceptoren des Menschen. Bethe's Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. 74, 1926.
 Goldscheider A. Pflüg. Arch., 199, 292, 1923; Schmerz. Bethe's Handb. d. norm. und pathol. Physiol., 77, 1926.

ON THE PHYSIOLOGICAL NATURE OF HAIR REFLEXES AND HAIR SENSITIVITY

S. A. Kharitonov

The Physiological Laboratory of the Sense Organ Department of the All-Union Institute of Experimental Medicine

Summary

The present investigation deals with the problem of the rôle played by the sympathetic nervous system in the so-called „hair sensitivity“ and in the hair reflexes.

The investigation has been carried out on cats and white rats. Hair reflexes have been studied in chronic experiments both on normal animals and on those with an extirpated superior cervical ganglion. Alongside of the study of hair reflexes evoked by stimulating the hairs at the base of the ear, hair reflexes caused by stimulating the hairs of whiskers (the vibrissa) have also been studied.

Hair sensitivity and hair reflexes were tested by means of hairs from Frey's set which made it possible to establish in some of the cases the stimulation thresholds.

In addition to the study of hair reflexes, the condition of pain (nociceptive) sensitivity was also constantly tested by means of a specially designed algometer, local or general reflex motor reactions having served as indicators.

The experiments were carried out on 45 cats out of which number 40 cats were subjected to a unilateral extirpation of the superior sympathetic cervical ganglion after they had undergone a preliminary examination. The cats were under observation from two months to two and a half years.

It has been found that the disturbances observed in hair reflexes following the extirpation of the superior cervical ganglion can vary in their nature. In the vast majority of cases (85—90 per cent) extirpation of the superior cervical ganglion in cats caused a depression of hair reflexes on the operated side within the first 48 hours following the operation; then, beginning with the 3d—4th day after the extirpation a stage of increased hair reflexes was found to set in, while normal reflex values were reached only after 30—40 days following the extirpation. However, in a number of cases no primary fall of reflex reactions was observed, and the reflexes returned to their normal values having passed only the intensification stage. In some of the animals the normal relations failed to be restored even in the course of a much longer period of time (6—8 months). In a very few cases disturbed sensitivity was accompanied by trophical changes (alopecia, brittleness of the hair or its unusual growth).

The data obtained have led the author to conclude that the sympathetic nervous system should be regarded not so much as the conductor of hair sensitivity and as the afferent part of the reflex arc, but as one which fulfills an adaptive, trophical function as has been convincingly proved with respect to the other skin receptors in the works of the L. A. Orbeli school and of the Department of Sense Organ Physiology and Pathological Physiology of the All-Union Institute of the Experimental Medicine.

АЛЛЕРГИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ СКЕЛЕТНОЙ МЫШЦЫ

А. Д. Адо, А. Г. Гинецинский и Н. М. Шамарина

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

Поступило 15 X 1945

Фармакология, патологическая физиология и нормальная физиология объединяются в один цикл наук общностью объектов, методов и конечных целей исследования. Однако до сравнительно недавнего времени эта общность перерывалась в тот момент, когда нормальная физиология обращалась к одной из своих основных проблем — к изучению функции соматических мышц. Фармакология не находила в этом объекте удобной точки приложения для богатого арсенала своих ядов, за исключением классического кураре, да и этот яд был в сущности узурпирован физиологией для специальных целей исследования нервно-мышечного синапса. Даже во времена Langley изучение реакции мышечного волокна на кураре и никотин можно было рассматривать лишь как фармакологический метод физиологии. Только теперь, в связи с успехами теории о химической передаче нервного импульса, создается учение о хеморецепции скелетной мышцы, специфичное для фармакологии как для науки, изучающей закономерности реакций между клеткой и ядом.

Для патологической физиологии скелетная мышца и до сих пор не является обычным экспериментальным объектом. Вероятно, поэтому весьма интенсивно изучаемая этой наукой реакция на чужеродный белок исследована на скелетной мышце только в общем виде, как универсальная клеточная реакция, вне связи с функциональными особенностями высоко дифференцированной мышечной ткани.

С современной точки зрения цикл развития аллергической альтерации для любого органа может быть схематически представлен в виде трех стадий: 1) стадии связывания антигена сенсibilизированной тканью, 2) стадии функциональных расстройств в данном органе и 3) стадии глубокого повреждения структуры органа, приводящего к морфологическим выражениям аллергического процесса. Для скелетной мышцы, методами универсального для всех тканей иммуно-биологического и морфологического анализа, первая и третья фазы процесса изучены достаточно хорошо (литературу см. Адо, 1944). Что же касается второй стадии, в которой в сущности и проявляются черты аллергической альтерации, специфически свойственные соматической мышце, то в этом отношении сколько-нибудь отчетливых экспериментальных данных не существует. В частности, никому не удавалось наблюдать сократительного акта скелетной мышцы, аналогичного подробно исследованной анафилактической контрактуры гладких мышц. На основании ряда сооб-

разрений возможность такой реакции, однако, следует считать весьма вероятной.

Исходящий из данных современной нервно-мышечной физиологии анализ реакции скелетной мышцы на чужеродный белок несомненно может дать много существенного для общего учения об аллергии. Вместе с тем такой анализ имеет и специальный интерес, поскольку он открывает неиспользованные до сих пор возможности для изучения эволюции мышечного волокна. Л. А. Орбели неоднократно указывал на то, что многие проявления патологического процесса протекают не случайно, но по определенным закономерностям, в которых отражается история развития данной ткани (Орбели, 1938). Наиболее изученным примером этого общего правила являются неоднократно исследованные школой Л. А. Орбели изменения, которые претерпевает после денервации скелетная мышца. Можно ожидать, что аллергическая альтерация, вызывая глубокие изменения и дезорганизуя мышечную клетку, протечет по закономерностям, истоки которых лежат в истории развития мышечного волокна.

Задачей настоящего исследования явилась попытка использовать аллергическую альтерацию скелетных мышц как метод, аналогичный испытанному способу изучения закономерностей эволюционного процесса при помощи денервации.

Анафилактическая контрактура скелетной мышцы

Как известно, различные гладкие мышцы (матка, кишка, бронхиальные мышцы и т. д.) сенсibilизированного к белку животного отвечают на разрешающую дозу антигена сократительным актом. Вопрос о природе процесса, превращающего белок в адекватный раздражитель для сократительных образований, до настоящего времени не получил своего разрешения в весьма обширной литературе, посвященной изучению анафилактической контрактуры гладких мышц.

Не входя в обсуждение по существу этой основной проблемы учения об аллергии, мы можем, однако, с достаточным основанием предполагать два возможных механизма стимуляции белком сенсibilизированных гладкомышечных образований:

- 1) сократительный субстрат сенсibilизированной мышцы приобретает хеморецепторы, способные вступить в реакцию с белком, и белок прямо и непосредственно возбуждает мышечное волокно;

- 2) реакция с белком освобождает в сенсibilизированной мышце биологически активные вещества, являющиеся возбудителем сократительного акта. С этой точки зрения белок вызывает сокращение мышечного волокна не прямо, а через посредство медиатора.

Оставляя открытым вопрос о возможности прямого возбуждающего действия белка, опубликованные в литературе данные делают весьма вероятным второе предположение.

Различными исследователями неоднократно было показано, что при анафилактическом шоке ткани освобождают биологически активные вещества, и среди них наибольшее значение имеют, повидимому, гистамин и производные холина (Адо, Массино и Ундрицев, 1944, и др.) Холинэргический компонент аллергической реакции представляет особый интерес для рассматриваемой нами проблемы. Если признать, что анафилактическая контрактура обязана своим происхождением освобождению ацетилхолина, то делаются понятными и универсальная сократительная реакция гладких мышц и отсутствие такой реакции в случае мышцы скелетной. С этой точки зрения скелетная

мышца отличается от гладкой не особенностями аллергической альтерации, но лишь отсутствием субстрата, способного реагировать контрактурой на освобождающийся ацетилхолин. Если же исследовать аллергическую реакцию на скелетных мышцах, обладающих тоническими свойствами в обычных условиях (икроножные мышцы птиц) или приобретающих такие свойства после денервации (мышцы млекопитающих), то есть все основания ожидать появления анафилактической контрактуры в ответ на разрешающую дозу антигена.

Имея в виду эти соображения, мы и осуществили соответствующие эксперименты. Первая серия опытов была проведена на классическом объекте, сыгравшем столь важную роль в развитии представлений о холинэргическом субстрате соматических мышц, на денервированном языке собаки. Сенсибилизация производилась путем подкожного введения лошадиной сыворотки по 0.2 см³ на 1 кг веса животного (3 раза с интервалами в 1 день). На 10—25-й день после первого введения белка животное поступало в опыт, причем разрешающая доза антигена (1 см³ лошадиной сыворотки) вводилась непосредственно в а. lingualis. За 10—12 дней до опыта перерезался п. hypoglossus. Таким образом, опыт производился на мышце в период полного развития ее чувствительности к поступающему извне ацетилхолину.

В этих условиях, примерно в половине опытов, денервированный язык сенсибилизированной собаки реагировал сокращением, ничем не отличающимся по внешнему проявлению от классического тономоторного феномена Vulpius — Heidenhain и от ацетилхолиновой контрактуры (Адо, Гинецинский, 1944).

Аналогичные результаты были получены и на тонических мышцах птиц. Для опыта были использованы сенсибилизированные к белку гуси и куры. Разрешающая доза вводилась в а. femoralis, регистрировались сокращения m. gastrocnemius. Нормально иннервированные мышцы птиц, так же как и денервированные мышцы млекопитающих, после сенсибилизации приобретают способность реагировать на белок отчетливой контрактурой. Пример такой реакции приводится на рис. 1.

Природа анафилактической контрактуры скелетных мышц

При оценке полученных результатов надлежит иметь в виду следующие соображения.

1. Контрактура тонических мышц в равной мере может быть обусловлена как появлением биологически активных веществ в самой мышце, так и реакцией на вещества, приносимые с кровью от других сенсибилизированных органов при взаимодействии их с белком.

2. Если признать, что биологически активные вещества имеют местное происхождение, остается невыясненным их локализация в пределах мышцы. В равной мере можно предполагать их возникновение в самом мышечном волокне и в сосудистых образованиях, иннервируемых холинэргическими нервами.

3. Остается невыясненной природа анафилактической контрактуры скелетной мышцы; она может быть обусловлена прямой реакцией с белком, реакцией на освобождающийся ацетилхолин и реакцией на другие, не идентифицируемые ближе, биологически активные вещества.

Ответ на первый из поставленных вопросов дают опыты, в которых производилась одновременная регистрация сокращений языка и кровяного давления как чувствительного индикатора общей аллергической реакции животного. Типичный опыт из этой серии приводится на рис. 2. При первом введении белка возникают анафилактическая кон-

трактура языка и общий анафилактический шок. Сократительная реакция начинается через 2—3 секунды после введения белка в а. lingualis, через 10 секунд достигает своего максимума и через 40 секунд почти заканчивается. Только в этот момент начинается падение кровяного давления, свидетельствующее, что белок прошел в общий круг кровообращения и вызвал сосудистую анафилактическую реакцию. Эти вре-

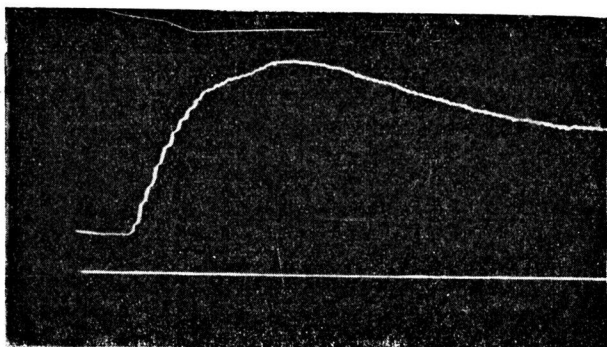


Рис. 1. Анафилактическая контрактура нормально иннервированных мышц гуся.

менные соотношения дают серьезные основания предполагать местное происхождение контрактуры. Немедленная реакция на белок, вводимый непосредственно в а. lingualis, не может быть объяснена приносимыми

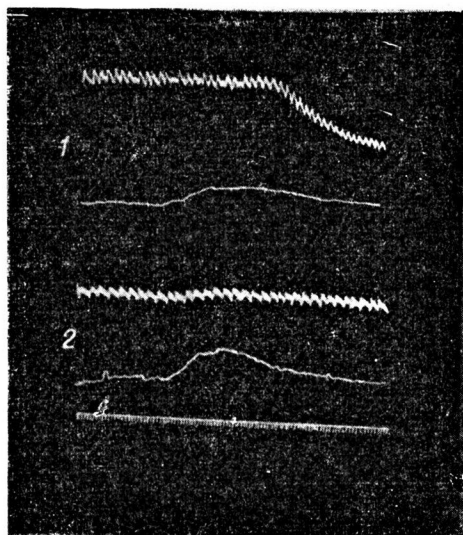


Рис. 2. Анафилактическая контрактура мышц денервированного языка собаки. Регистрация сокращения мышц языка сопровождается записью кровяного давления. 1—первое введение белка; 2 — повторное введение белка через 30 минут после первого.

из других органов веществами, поскольку для этого процесса требуется время, явно превышающее очень короткий скрытый период.

Дальнейшим свидетельством в пользу местного происхождения контрактуры является вторая часть опыта, приведенная на рис. 2. При повторном введении белка, следующим через 30 минут после первого, кро-

вяное давление не падает, так как произошла обычная десенсибилизация животного после разрешающей дозы. Однако мышца языка сохраняет чувствительность к антигену, и контрактура протекает при полном отсутствии общей реакции.¹

Наконец, не оставляющее сомнений доказательство местного происхождения анафилактической контрактуры дают опыты, поставленные на изолированной мышце гуся. *M. gastrocnemius* сенсibilизированной птицы после соответствующих перевязок сосудов полностью удален из тела и помещался в аппарат для ритмической перфузии через-

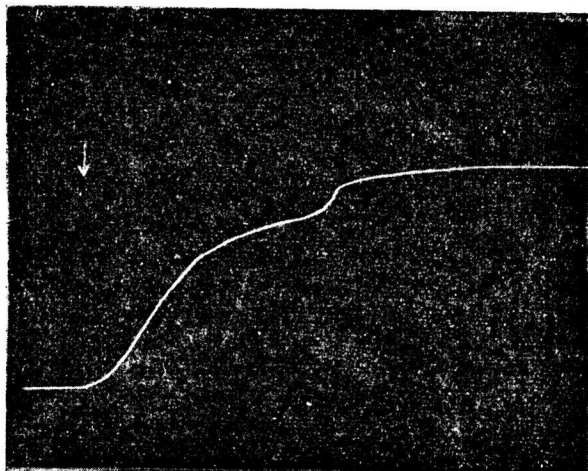


Рис. 3. Анафилактическая контрактура изолированной мышцы гуся.

a. femoralis нагретым оксигенированным раствором Рингера. Введение белка в артерию и в этих условиях вызывает контрактуру, как это можно видеть на рис. 3.

Второй вопрос — о локализации эффекта в пределах мышцы — получает свое разрешение в опытах с полной денервацией исследуемого объекта. Язык для этой цели оказывается непригодным, поскольку мышца его получает сосудорасширяющую иннервацию от парасимпатического нерва. Перерезка *n. hypoglossus*, *n. lingualis* и *chorda tympani* все еще не гарантирует полной денервации, так как постганглионарные, заведомо холинэргические, волокна при этом сохраняются. Напротив того, после перерезки *n. ischiadicus* оказываются полностью денервированными и мышцы и сосуды голени. Поэтому соответствующие опыты были поставлены на *m. tibialis ant.* собаки и на *m. gastrocnemius* гуся и куры. И на этих объектах внутриартериальное введение белка сенсibilизированным животным вызывало контрактуру столь же закономерно, как и на мышцах с сохраненной сосудистой иннервацией (рис. 4).

Вместе с тем при детальном рассмотрении этой серии опытов удастся установить, что на денервированном *m. tibialis ant.* процент положительных опытов несколько меньше, чем на денервированной мышце языка.

¹ Необходимо отметить, что и скелетная мышца подвергается десенсибилизации после разрешающей дозы антигена так же, как и другие структуры. В этом мы могли неоднократно убедиться, производя повторные введения белка, которые оказываются неэффективными в течение 30—60 минут. В данном опыте мы использовали благоприятное для нашей цели соотношение в скоростях восстановления сенсibilизации скелетной мышцы и сосудистых образований.

Повидимому, холинэргическая иннервация сосудов языка представляет добавочный источник для освобождения производящих контрактуру веществ при аллергической реакции.

Что касается вопроса о природе веществ, обуславливающих анафилактическую контрактуру скелетной мышцы, то здесь прежде всего надлежит отметить параллелизм между тоническими свойствами и способностью реагировать сократительным актом на белок. Предпринимая настоящее исследование, мы исходили из предположения о холинэргическом компоненте аллергической реакции. То обстоятельство, что такое предположение позволило найти условия, при которых возникает анафилактическая контрактура скелетной мышцы, само по себе является косвенным свидетельством в пользу признания ацетилхолина медиатором сократительной реакции на белок.

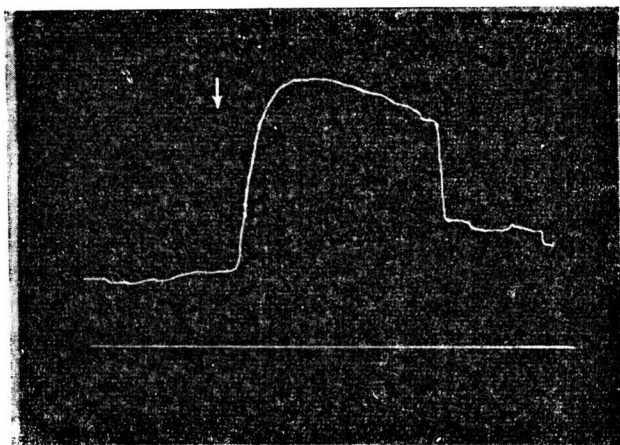


Рис. 4. Анафилактическая контрактура денервированной *m. tibialis ant.* соб. ки.

При дальнейшем исследовании мы естественно прибегли к обычному приему, усиливающему холинэргические реакции — к отравлению мышцы эзеринем. Результаты инактивации холинэстеразы оказались вполне определенными. Благоприятное влияние эзерина настолько закономерно выступает во всех сериях опытов, что эзеринизация животного может быть рекомендована как наиболее надежный способ для воспроизведения описываемого нами феномена.

Данные, иллюстрирующие значение эзерина для анафилактической реакции мышц гуся и куры, приводятся в табл. 1.

Таблица 1

Влияние эзерина на анафилактическую контрактуру мышцы птиц

	Нормальная мышца		Денервированная мышца	
	до эзерина	после эзерина	до эзерина	после эзерина
Общее число опытов	9	10	12	16
Контрактура	2	5	9	15
Отсутствие контрактуры	7	5	3	1
Процент положительных опытов.	22%	50%	75%	94%

В этой таблице (1) обращает на себя внимание постепенное увеличение процента положительных реакций на белок по мере того, как создаются все более благоприятные условия для реакции мышцы на ацетилхолин. В последней колонке этой таблицы, где приводятся данные для мышцы, у которой чувствительность к ацетилхолину повышена денервацией,¹ а холинэстераза инактивирована, почти все опыты оказываются положительными, тогда как в первой колонке положительные эксперименты составляют всего 22 %.

Эзеринизация мышцы не только увеличивает вероятность возникновения анафилактической контрактуры, но оказывает влияние и на величину и длительность возникшей реакции. Примером такого влияния, свидетельствующего о холинэргической природе исследуемого феномена, может служить кривая на рис. 5.

Аллергические изменения рецептивной субстанции скелетных мышц

В ходе настоящего исследования было обнаружено, что анафилактическая реакция скелетных мышц не ограничивается приобретением специфической чувствительности к белку. Не менее характерным проявле-

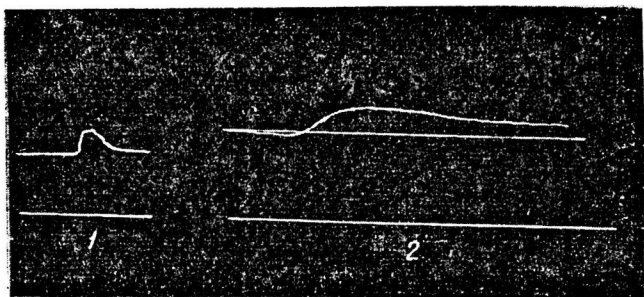


Рис. 5. Влияние эзерина на анафилактическую контрактуру денервированной мышцы кури. 1 — реакция на белок до эзерина; 2 — то же после эзерина.

нием аллергической альтерации оказывается появление чувствительности к веществам, ни при каких обстоятельствах не способным возбуждать денервированную мышцу нормального животного. Контрактуру у сенсibilизированного животного способны вызывать, при введении в приводящую артерию, все холиномиметические яды — эзерин, пилокарпин, ареколин, симпатомиметические яды — адреналин, эфедрин, бензедрин, и даже яды, парализующие рецептивную субстанцию — кураре и атропин. Контрактура возникает также в ответ на введение гистамина и морфия. На рис. 6 и 7 приводятся кривые из опытов на мышце собаки, иллюстрирующие этот примечательный феномен. Все вещества вводились в стандартных дозах — 0.5 см³ раствора 1:10 000.

Из этих кривых видно, что эффективность различных веществ не одинакова, и все они уступают по силе действия ацетилхолину. Кураре сохраняет свои парализующие свойства. Вызвав контрактуру в момент введения, этот яд исключает вслед за тем чувствительность к другим

¹ Известно, что и существующая в нормальных условиях чувствительность к «фармакологическому» ацетилхолину мышц птиц значительно возрастает после денервации (Brawn и Harvey, 1938).

веществам, как это показано на примере наиболее эффективного для мышцы собаки эзерина (рис. 7).

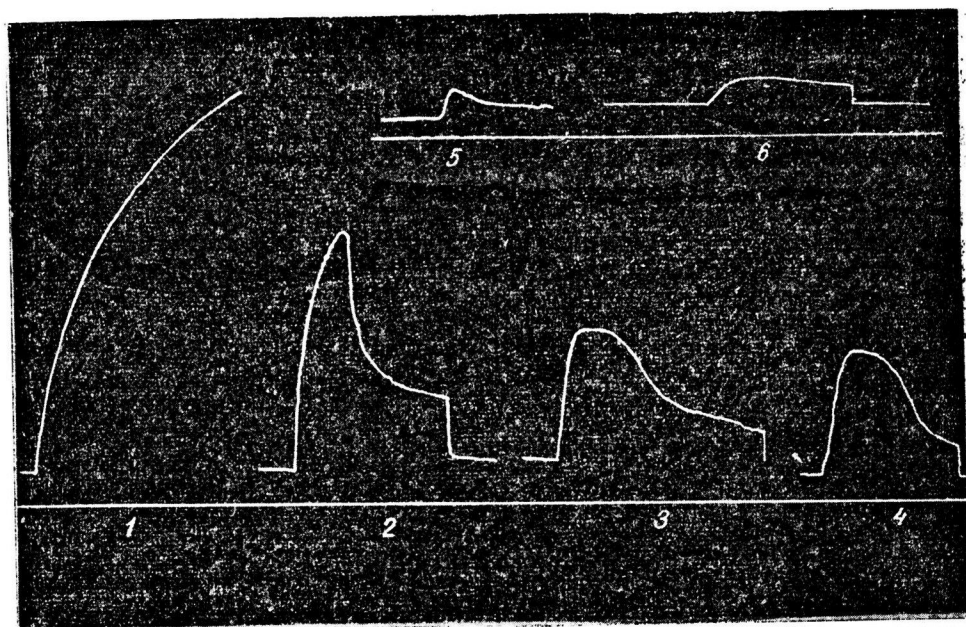


Рис. 6. Реакция денервированной *m. tibialis ant.* сенсibilизированной собаки на различные вещества: 1 — ацетилхолин; 2 — эзерин; 3 — ареколин; 4 — бензедрин; 5 — пилокарпин; 6 адреналин. Все вещества вводятся внутриартериально по 0.5 см³ в разведении 1:10⁵.

Необходимо отметить, что утрата специализированной чувствительности, изучавшаяся нами по способности различных веществ произво-

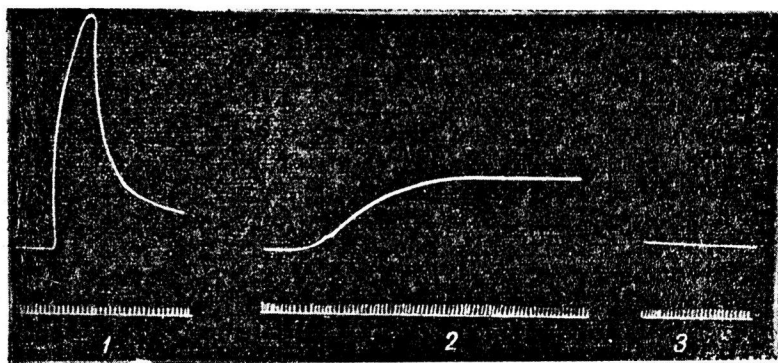


Рис. 7. Влияние кураре на реакцию денервированной *m. tibialis ant.* сенсibilизированной собаки. 1 — внутриартериальное введение эзерина; 2 — то же кураре; 3 — то же эзерина. Вещества вводятся через интервал в 15 минут.

дить контрактуру, могла быть обнаружена на мышцах собаки только при комбинированном воздействии: аллергической альтерации и перерезки нерва, создающей тонический субстрат. Остается открытым вопрос о влиянии альтерации на иннервированную рецептивную субстанцию

мышц млекопитающих. Для соответствующего исследования недостаточно было просто вводить вещества в приводящую артерию, но необходимо было бы прибегнуть к способу, рекомендованному для получения тетанических реакций при воздействии фармакологических веществ (Brown, Dale и Feldberg, 1936). Эксперименты этого рода нами поставлены не были.

Мышцы же птиц, и в норме обладающие субстратом для тонической реакции, могут быть исследованы в этом отношении и при простом внутриартериальном введении ядов. На этом объекте в известном проценте случаев удается обнаружить появление неспецифической чувствительности в результате одной аллергической альтерации, не осложненной перерезкой нерва. Однако и на мышцах птиц количество положительных опытов при комбинированном воздействии значительно возрастает, как это можно видеть из табл. 2, содержащей данные для эзерина, пилокарпина и атропина.

Таблица 2

Реакция сенсibilизированных мышц птиц на ваготропные яды

	Нормально иннервированная мышца			Денервированная мышца		
	эзерин	пилокарпин	атропин	эзерин	пилокарпин	атропин
Общее число опытов . . .	13	6	3	16	12	11
Положительная реакция .	3	2	0	12	6	7
Отрицательная реакция . .	10	4	3	4	6	4
Процент положительных опытов	23%	33%	0	75%	50%	63%

Представляло бы значительный интерес установить порядок, в котором появляется чувствительность сенсibilизированной мышцы к неспецифическим веществам. Однако количественная оценка экспериментальных данных встречает значительные затруднения, вследствие неучитываемой индивидуальной изменчивости в глубине и скорости развития аллергической альтерации. Для элиминирования индивидуальных вариаций требуется большее количество опытов, чем то, которым располагаем мы. Поэтому наша попытка характеризовать с количественной стороны изучаемый феномен имеет лишь относительное значение и может быть предпринята только в отношении нескольких веществ, которые испытывались наиболее часто. Такая попытка представлена в табл. 3.

Из данных табл. 3 следует, что для мышц собаки по своей эффективности отчетливо выделяется эзерин. Для мышц птицы¹ на первом месте несомненно стоит белок. У кур не уступает по эффективности белку эзерин, тогда как у гусей этот яд не отличается от атропина и пилокарпина. Другие вещества, вызывающие контрактуру сенсibilизированных мышц — бензедрин, эфедрин, адреналин, гистамин, морфий и кураре — систематически нами не исследовались, и для определения их относительной эффективности мы не располагаем достаточными данными. Полученный материал позволяет лишь предполагать, что и эти вещества стоят в том же ряду, что пилокарпин и атропин.

¹ Денервированных и эзеринизированных.

Таблица 3

Реакция денервированных и сенсибилизированных мышц собаки (столбец А) и птиц (столбец В) на различные вещества

	Белок		Эзериин		Атропин		Пилокарпин		Примечание
	А	В	А	В	А	В	А	В	
Общее число опытов	30	16	22	17	9	11	20	12	У кур 9 положительных из 10, у гусей ¹ — 3 из 7
Процент положительных опытов	40%	94%	77%	75% ¹	44%	63%	40%	50%	

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изложенный выше экспериментальный материал позволяет нам прийти к выводу, что анафилактическая контрактура скелетной мышцы возникает как реакция на ацетилхолин, освобождающийся в результате взаимодействия белка с сенсибилизированным мышечным волокном. Этот вывод кажется нам заслуживающим внимания в нескольких отношениях:

1) получают новое подтверждение существующие в литературе указания на участие ацетилхолина в осуществлении аллергической реакции тканей;

2) подтверждаются неоднократно высказанные нами соображения о локализации ацетилхолина в мышечном волокне;

3) устанавливается, что в аллергическую альтерацию вовлекается рецептивная субстанция мышечного волокна, и тем самым подтверждается возможность использовать сенсибилизацию к белку как метод изучения эволюции этой субстанции в соответствии с соображениями, высказанными в начале этой статьи.

При анализе неспецифической чувствительности, приобретаемой мышцей в процессе сенсибилизации, важное значение имеет тот факт, что возбуждающий эффект всех неспецифических ядов, так же как и белка, полностью парализуется кураризацией мышцы. Отсюда следует, что точкой приложения их является рецептивная субстанция. Существенный интерес представляет в таком случае сопоставление механизма действия неспецифических алкалоидов и белка. При оценке анафилактической контрактуры мы пришли к заключению, что белок выступает не как непосредственный стимулятор сократительного акта, но как агент, обуславливающий освобождение ацетилхолина. Для неспецифических алкалоидов проблема представляется не столь ясной.

Прежде всего для этих веществ мы не могли отметить благоприятного влияния эзерина, столь отчетливо проявляющегося в отношении белковой контрактуры. С другой стороны, в отличие от белка, большинство исследованных веществ, и вне зависимости от аллергической альтерации, обладает отчетливо выраженной активностью для различных представителей мышечной ткани, не достигших столь высокой дифференцировки, как скелетные мышцы. Наиболее парадоксальным кажется возбуждающий эффект кураре и атропина. Однако превращение этих веществ в стимуляторов в особых условиях эксперимента, быть может,

¹ Денервированных и эзеринизированных.

не покажется столь неожиданным, если припомнить, что кураре и атропин несомненно вступают в реакцию с рецептивной субстанцией; иначе они не могли бы ее парализовать. Есть достаточно оснований считать, что фармакологический паралич есть результат конкуренции между ингибитором и стимулятором за хеморецепторы субстрата (Карасик, 1946). Превращение ингибитора в стимулятора, конечно, является крайним выражением дезорганизации холинэргической структуры, но предпосылки для такого превращения даны в самом факте химического сродства кураре и атропина к рецептивной субстанции, позволяющем этим веществам конкурировать с ацетилхолином за хеморецепторы мышечного волокна.

Учитывая все эти соображения, мы склонны рассматривать влияние неспецифических веществ как прямой холиномиметический эффект, как следствие возврата высокодифференцированной рецептивной субстанции скелетных мышц к ее первичному поливалентному состоянию.

Поливалентность рецептивной субстанции в условиях аллергической альтерации представляет разительный контраст избирательной чувствительности к ядам мышц, находящихся в обычных условиях. Вместе с тем есть все основания рассматривать утрату избирательной чувствительности как явление, отражающее историю развития мышечной ткани. Рецептивная субстанция мышц млекопитающих представляет собой высокодифференцированное образование, и, соответственно этому, ее способность вступать в реакцию ограничивается весьма немногочисленными веществами. Возбудительный процесс в этой субстанции, и только при помощи особого экспериментального приема, удается вызывать только ацетилхолином и никотином. Несколько менее специализированные хеморецепторы тонических мышц нижних позвоночных реагируют контрактурой не только на эти яды, но и на ареколин (Гинецинский и Михельсон, 1937). Чем ниже по эволюционной шкале располагаются холинэргические структуры, тем шире набор веществ, которые заслуживают названия холиномиметических. Так, для парасимпатически иннервированных органов к перечисленным выше ядам прибавляется не только хорошо изученный пилокарпин, но холиномиметическим, при известных условиях, оказывается и бензедрин (Шамарина, 1945). В случае сердца круглоротых (Итина, 1943) и висцеральных мышц селхий (Young, 1936) само понятие холинэргической структуры делается неопределенным, поскольку адреналин и ацетилхолин оказывают на рецептивную субстанцию совершенно одинаковое действие. И, наконец, для висцеральных и соматических мышц беспозвоночных возбудителями могут оказаться самые разнообразные алкалоиды, вплоть до атропина, типичного парализующего яда рецептивной субстанции высших животных (Итина, 1939).

В результате многочисленных исследований школы Л. А. Орбели уже стало привычным представление, что мышцы высших животных заключают в себе потенциальные возможности функционировать по типу более примитивных образований, свойства которых наследуются в скрытом виде. Известно также то значение, которое имеет для подавления наследственных свойств соматическая иннервация. Это значение особенно хорошо изучено в отношении способности денервированных мышц реагировать контрактурой на ацетилхолин (или, что то же самое, на раздражение холинэргических сосудорасширяющих волокон) (Орбели и Фидельгольц, 1927; Орбели и Гинецинский, 1927; Худорожева, 1937; Гинецинский и Шамарина, 1942), а также по тем изменениям, которые претерпевает денервированная рецептивная субстанция в содержании холинэстеразы и ацетилхолина (Р. Лейбсон, 1939; Ченькаева, 1943; Гинецинский, 1939). Для непосредственно интересующей нас проблемы особенно важно, что в результате денервации расширяется набор холино-

миметических веществ и возникает чувствительность к ареколину (Гинесинский и Михельсон, 1941). При сопоставлении всех этих данных можно считать, что денервация «возвращает» скелетную мышцу млекопитающих на более низкую ступень эволюции, соответствующую стадиям тонических мышц низших позвоночных.

Аллергическая альтерация, повидимому, производит в денервированной субстанции дальнейшие, еще более глубокие изменения.

В течение двух-трех недель сенсibilизации к белку мышца проходит длинный обратный путь и демонстрирует все потенциальные возможности своей хеморецепции, подавленные закономерностями эволюционного процесса.

Особенно интересно было бы точно установить последовательные этапы этой обратной эволюции, по порядку появления чувствительности к ядам, все более и более отклоняющимся от истинного медиатора — ацетилхолина. Однако, как было сказано выше, количественная оценка наших данных не дает нам для этого достаточных оснований. Тем не менее, рассматривая аллергическую альтерацию с эволюционной точки зрения, мы считаем полезным условно выделить различные стадии процесса с целью сопоставить их с теми типами мышц, которые по фармакологической характеристике могут быть названы филогенетическим эквивалентом данной стадии (табл. 4).

Таблица 4

Стадии утраты специализированной чувствительности рецептивной субстанции мышц млекопитающих

Экспериментальное воздействие	Холиномиметические яды	Филогенетический эквивалент
—	1. Никотин	Мышца млекопитающих
Денервация	1. Никотин	Тонические мышцы низших позвоночных
	2. Ареколин	
	Те же яды	
Денервация + сенсibilизация к белку	+	Парасимпатически иннервированные мышцы позвоночных
	3. Эзерин	
	4. Пилокарпин	
	5. Бензедрин	
	Те же яды	
	+	Висцеральные мышцы селакхий и круглоротых
	6. Адреналин	
	7. Эфедрин	
	Те же яды	Мышцы низших беспозвоночных
	+	
	8. Кураре	
	9. Атропин	

Несмотря на условное значение такого сопоставления, оно кажется нам заслуживающим внимания. Если согласиться с нашим истолкованием феномена, то хаотическая реакция на яды, возникающая в результате аллергической альтерации, приобретает определенную систему.

Обоснованием для этой системы являются хорошо известные факты сравнительной физиологии и фармакологии, свидетельствующие о том, что избирательная чувствительность к медиатору возбуждения, ацетилхолину, есть продукт филогенетической смены генераций мышечных тканей и достигает своего полного развития лишь у нормально иннервированной рецептивной субстанции мышечного волокна млекопитающих.

ВЫВОДЫ

1. Введение разрешающей дозы антигена в приводящую артерию денервированной мышцы, сенсibilизированной к белку собаки, вызывает отчетливую анафилактическую контрактуру. Такой же эффект можно получить на тонических мышцах сенсibilизированных птиц и без предварительной денервации.

2. Анафилактическая реакция скелетных мышц имеет все черты ацетилхолиновой контрактуры. Этим подтверждаются существующие в литературе указания на участие ацетилхолина в осуществлении аллергической реакции тканей.

3. Аллергическая альтерация не ограничивается появлением чувствительности к белку, но приводит к возникновению чувствительности к ряду неспецифических для скелетной мышцы ядов.

4. Денервированная и сенсibilизированная мышца собаки реагирует контрактурой на ареколин, пилокарпин, эзерин, адреналин, бензедрин, эфедрин, атропин, кураре, гистамин и морфий. Такую же реакцию обнаруживают сенсibilизированные тонические мышцы птиц и без предварительной денервации.

5. Действие всех перечисленных ядов парализуется кураризацией мышц и может быть локализовано в рецептивной субстанции мышечного волокна.

6. Высказываются соображения о том, что аллергическая альтерация, создавая поливалентное отношение рецептивной субстанции к ядам, отражает закономерности эволюционного процесса.

ЛИТЕРАТУРА

- Адо А. Д. Успехи соврем. биологии, 17, 157, 1944.
 Адо А. Д., И. А. Массино и М. И. Ундрицев. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 1944.
 Адо А. Г. и А. Г. Гинецинский. Бюлл. exper. биол. и медиц., № 10—12, 1944.
 Гинецинский А. Г. Acta Med. USSR, 2, № 3, 425, 1939.
 Гинецинский А. Г. и Н. И. Михельсон. Успехи соврем. биологии, 6, 399, 1937.
 Гинецинский А. Г. и Н. И. Михельсон. Неопубликованное исследование, 1941.
 Гинецинский А. Г. и Н. М. Шамарина. Успехи соврем. биологии, 15, 284, 1942.
 Итина Н. А. Материалы по эволюции реактивности мышечной ткани на „вегетативные яды“. Диссертация, 1939.
 Итина Н. А. Успехи соврем. биологии, 16, 646, 1943.
 Карасик В. М. Успехи соврем. биологии, 1946.
 Лейбсон Р. Г. Бюлл. exper. биол. и мед., 6, № 6, 518, 1939.
 Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы, 1938.
 Орбели Л. А. Тр. Физиол. инст. им. И. П. Павлова, 1, 1945.
 Орбели Л. А. и А. Г. Гинецинский. Русск. физиол. журн., 10, 55, 1927.
 Орбели Л. А. и Фидельгольц. Русск. физиол. журн., 10, 33, 1927.
 Худорожева А. Т. Тезисы 9-го Совещ. по физиол. пробл., 1937.
 Ченцкаева Е. Ю. Изв. Акад. Наук, № 1, 36, 1943.
 Шамарина Н. М. Тр. Физиол. инст. им. Павлова, 1, 1945.
 Brown a. Harvey. J. Physiol., 93, 285, 1938.
 Brown, Dale a. Feldberg, J. Physiol., 87, 384, 1936.
 Young. Proceed. Roy. Soc. B, 120, 303, London, 1936.

THE ALLERGIC RESPONSE OF THE SKELETAL MUSCLE

A. D. Ado, A. G. Ginezinsky, N. M. Shamarina

The Pavlov Physiological Institute of the Academy of Sciences of the USSR

The authors have studied the anaphylactic reaction of the skeletal muscles by injecting protein into the artery of a sensitized animal. Starting on the assumption, that an anaphylactic contracture is the result of acetylcholine liberation, the authors tested the reacting dose of an antigen on objects sensitive to acetylcholine (the denervated muscle of the tongue and the denervated m. tibialis ant. of a dog, and the tonic muscles of a goose and a fowl). Under these conditions the muscles of a sensitized animal react to an intra-arterial injection of protein by a characteristic contracture, which markedly increases under the influence of eserine and bears all the features peculiar to a contracture produced by acetylcholine.

The denervated skeletal muscles of a dog and both the intact and the denervated tonic muscles of birds being sensitized to protein begin to react to various drugs to which muscles are normally indifferent. The following sensitization contracture is brought about by: pilocarpine, eserine, benzedrine, ephedrine, adrenaline, histamine, morphine, atropine and curare, the latter retaining its paralysing effect. Having brought forth contracture at the moment of the intra-arterial injection curare further excludes the effect of acetylcholine as well as that of all other above mentioned substances.

The authors consider the phenomenon they describe to be the result of deep changes occurring in the receptive substance of the muscular fibre in the process of allergic alteration. They believe these changes to be essentially the result of the muscle losing the specific reaction to the mediator developed in the process of evolution and of its returning to the primitive form of reaction, peculiar to the muscular tissue belonging to a lower type of organisation which is characterized by a polyvalent reaction to drugs.

ДАННЫЕ О РЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ В ПЕРИОД ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

А. А. Волохов и **Е. П. Стакалич**

Институт эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности
им. акад. И. П. Павлова

Поступило 9 VI 1941

Эволюционная теория, оказавшая огромное влияние на развитие морфологических наук, в течение долгого времени не находила применения в области физиологии. Мысль об использовании дарвиновской теории в физиологии неоднократно высказывалась виднейшими представителями науки (Preyer, 1885; Verworn, 1910; K. Lucas, 1909; Северцов, 1939, и др.). В нашей отечественной физиологии эта мысль с особой силой была подчеркнута Л. А. Орбели (1938, 1942). Еще совсем недавно, в докладе, посвященном пятилетию со дня кончины И. П. Павлова, Л. А. Орбели указывал, что на протяжении многих лет приходилось подчеркивать, что в физиологических дисциплинах систематического, планомерного использования дарвиновской теории не было.

Многочисленные указания на необходимость применения эволюционного принципа в физиологии и настойчивое стремление авторов подчеркнуть важность его для истинного понимания той или иной функции, естественно, дали свои результаты. Мы видим, как на протяжении последних десятилетий эволюционная теория уверенно пробивает себе путь на физиологическую арену. Все шире в физиологии распространяются сравнительный и онтогенетический методы исследования, ставшие давно основными и обычными для эволюционной морфологии. Благодаря сравнительно-физиологическим и эмбриофизиологическим исследованиям теперь уже накоплен значительный экспериментальный материал, позволяющий заложить основы эволюционной физиологии. Особенно отрадным явлением надо признать то, что в советской физиологии эволюционный принцип при изучении функций организма является господствующим. В лабораториях Советского Союза вопросам изучения эволюции функций организма уделяется исключительно большое внимание. В частности, особенно широко применяется эволюционный принцип при исследовании функций нервной системы.

Пути и приемы исследования, которыми следует пользоваться при изучении эволюции функций нервной системы, с исчерпывающей полнотой даны в работах Л. А. Орбели, в частности, в его статье «Эволюционный принцип в применении к физиологии центральной нервной системы». В этой статье Орбели вновь подчеркнул, что при изучении функций нервной системы с эволюционной точки зрения, наряду со сравнительно-

физиологическим методом исследования и методом экспериментальных повреждений различных отделов центральной нервной системы у взрослых животных, путь онтогенетического (особенно эмбриофизиологического) исследования приобретает чрезвычайно важное значение.

Эмбриональный период развития и ранний период постнатальной жизни являются теми периодами, когда у животного совершается быстрый переход от одних форм деятельности к другим, когда последующие фазы деятельности являются существенно отличными от предшествующих. Изучая изменение функций нервной системы в эмбриогенезе и в ранний период после рождения, мы можем обнаружить в картине этих изменений известное отражение филогенетического развития деятельности нервной системы. Однако в данном случае следует соблюдать осторожность. Надо иметь в виду, что онтогенетическое исследование функций нервной системы предполагает подход к оценке их не только с точки зрения биогенетического закона, утверждающего, что онтогенез есть краткое повторение филогенеза. При анализе эволюции функций нервной системы нельзя переоценивать значение биогенетического закона, равно как нельзя его и недооценивать. Необходимо в данном случае учитывать современные достижения эволюционной морфологии, которые говорят о том, что не только филогенез определяет онтогенез, но что онтогенез сам вносит изменения в филогенез. По мысли Северцова: «онтогенез не повторяет филогенеза, но творит его». Согласно теории филэмбриогенеза Северцова, «прогрессивное филогенетическое развитие органов взрослых животных происходит путем изменения хода их онтогенеза». В свете этих положений становится очевидным, что только комбинированное филогенетическое и онтогенетическое исследование дает возможность составить истинное представление о ходе эволюции деятельности нервной системы и с точки зрения эволюционной теории оценить высоко развитые ее функции. Задача физиолога-эволюциониста теперь состоит в том, чтобы накапливать фактический материал по онтогенезу (эмбриогенезу) определенных деятельностей нервной системы и, сопоставляя его с данными филогенетических исследований, делать соответствующие обобщения относительно истории развития функций нервной системы. Эта задача, как основная, поставлена Л. А. Орбели перед отделом эволюционной физиологии нашего Института. Она разрешается в различных направлениях.

В настоящей работе мы поставили себе целью провести систематическое наблюдение за развитием рефлекторной деятельности животных в период эмбриогенеза.

В литературе по этому вопросу имеются соответствующие указания. Рядом авторов изучался вопрос о возникновении и развитии мышечных и рефлекторных реакций как в процессе эмбриогенеза, так и в ранний период постнатальной жизни. Для этой цели использовались зародыши различных животных и человека. Однако имеющиеся в этом отношении данные весьма противоречивы. Противоречия между авторами возникают главным образом по вопросу о характере и последовательности развития в эмбриогенезе определенных типов движений и рефлекторных актов.

На эмбрионах млекопитающих первые наблюдения принадлежат Pichat (1803), который при помощи механического и электрического раздражения мышц, нервов и центральной нервной системы вызывал движения у зародышей морской свинки. Он отметил, что движения тем труднее вызываются и тем медленнее протекают, чем моложе эмбрион.

Позже эмбриональные движения морской свинки детально изучал Preyer (1885). Он показал, что первые, самостоятельно проявляющиеся движения конечностей обнаруживаются на 4-й неделе зародышевого развития, локальные и обобщенные рефлексы возникают на 5-й неделе; начиная с 6-й недели обнаруживаются альтернирующие

движения конечностей. Наблюдения этого же автора на кроликах показали, что в раннем периоде эмбриогенеза рефлекторная возбудимость сравнительно низка. С возрастом возбудимость повышается, в то же время рефлекторные реакции приобретают разлитой характер; время рефлекторного возбуждения у эмбрионов значительно больше, чем у молодых кроликов. Автор приходит к выводу, что моторные элементы нервной системы функционально развиваются быстрее, чем сенсорные.

Glazman Brown (1915) изучал эмбриональные движения на плодах кошки длиной 8—9 см (приблизительно, 45—47-дневные), без нарушения плацентарного кровообращения. В этом возрасте наблюдаются локомоторные реакции в форме альтернирующих движений каждой пары конечностей или диагонально-синхронизированных движений задних и передних лап. Указанные реакции сохраняются и после декорбации. Рефлекторные реакции обнаруживаются в форме гомолатерального сгибательного рефлекса и перекрестных рефлексов с передних конечностей на задние и наоборот. У этих плодов отчетливо наблюдается также явление реципрокного торможения с одной конечности на другую.

О развитии движений и рефлекторных реакций у человеческих плодов в физиологической и клинической литературе имеется ряд указаний. Из сравнительно старых исследований известны работы Geyer, (1885), Pilipson (1900), Strassmann (1903), Vase (1907), Kasse (1912), Wierstein (1914), Alfeld (1905), и др., которые свидетельствуют, что в раннем периоде эмбриональной жизни (4—5-й месяцы) при раздражении отдельных участков кожи можно наблюдать рефлекторные движения плода. С возрастом рефлексогенные зоны расширяются, и чувствительность их повышается. Характер движений в течение эмбрионального периода также изменяется. В раннем возрасте эмбриональные движения являются ограниченными, локальными; в позднем — они приобретают разлитой, диффузный характер (Alfeld, 1905).

Из более поздних исследований на человеческих плодах заслуживают особого внимания работы Mikowski (1921, 1928) и Polakoff и Artom (1924).

Mikowski провел наблюдения на большом числе человеческих зародышей в возрасте от 2 до 5 месяцев. Первые двигательные реакции, по данным Mikowski, возникают у плода длиной 2—2,2 см. Они состоят в спонтанных изолированных движениях конечностей. У зародышей более позднего возраста спонтанные движения носят обобщенный характер. О природе этих спонтанных движений автор определенно не высказывается. Однако он считает, что они обусловлены в большей мере эндогенными, чем экзогенными факторами.

По наблюдениям Mikowski, рефлекторные движения человеческих зародышей в раннем периоде также носят ограниченный характер (движение тела совместно с движением конечностей — у 3,5 см зародыша; хватательный рефлекс пальцами руки — у 6,5 см зародыша; коленный рефлекс — у 6,5 см зародыша; подошвенный рефлекс — у 4,5 см зародыша, и др.).

В Alford и Artom на зародыше длиной в 7 см также наблюдали изолированные рефлекторные движения ноги.

В дальнейшем, однако, у зародышей появляются обобщенные генерализованные рефлекторные реакции. Раздражение какого-либо ограниченного пункта кожи (например, ноги) вызывает не только сгибание или приведение (отведение) данной конечности, но и двигательные акты со стороны другой ноги, обеих рук, головы и туловища. При этом любой участок кожи может быть рефлексогенной зоной для самых разнообразных реакций, распространяющихся на большую или меньшую часть организма. У зародышей более позднего возраста склонность к иррадиации и генерализации рефлексов исчезает, и постепенно намечается тенденция к локализации рефлекторных реакций: при том же самом раздражении движения становятся ограниченными и сосредоточенными в раздражаемой зоне тела.

Mikowski изучал формирование различных видов рефлексов, в частности, особенно подробно он исследовал развитие плантарного рефлекса. На основании этих исследований Mikowski признает четыре стадии в развитии рефлекторной деятельности эмбриона: 1) фаза эмбриональных нервно-мышечных реакций, 2) ранняя эмбриональная спинальная фаза, 3) средняя эмбриональная сегментарно-спинальная фаза и 4) поздняя (adult) — габитус сегментарно-спинальная фаза. Оценка этих стадий и сопоставление их с развитием рефлексов у животных представлены в статье Vasecroft и Barron (1936b).

Существенным недостатком исследований на человеческих плодах является то, что плоды совершенно отделяются от матери и таким образом быстро лишаются доступа кислорода и подвергаются охлаждению. Эти условия резко изменяют нормальную рефлекторную деятельность плода. В этом отношении неизмеримо большие выгоды представляют эксперименты на животных, ибо в этом случае эмбрионы могут исследоваться при температуре тела матери и без отрыва от пуповины, т. е. в условиях нормального кровоснабжения.

За последние 10—15 лет интерес к онтогенетическому изучению деятельности нервной системы значительно возрос благодаря, главным образом, работам американского биолога Oshii (1914—1930). Сводка этих работ дана автором в книге под названием «Анатомия и проблемы поведения».

Объектом исследований Coghill являлась амблостома, у которой автор наблюдал развитие поведения и роста нервной системы от начала эмбрионального развития и до периода завершения метаморфоза. Им подробно изучено развитие акта локомоции в воде и на суше, а также реакций, связанных с питанием животного. В кратком очерке нет возможности привести огромный материал исследований Coghill. Мы ограничимся лишь изложением основных его обобщений, которые явились в дальнейшем предметом дискуссии на страницах физиологической и неврологической печати.

Coghill утверждает, что «1) в эмбриональном развитии амблостомы стадии, в которой обнаруживаются ответные реакции на тактильное раздражение, предшествует неподвижная, миогенетическая стадия, когда мышцы могут быть возбуждаемы к деятельности непосредственно механическими или электрическими стимулами, и 2) тип поведения с самого начала полностью охватывает все растущее нормальное животное, представляя совершенно интегрированное единство, тогда как частичные типы возникают внутри целостного типа посредством процесса индивидуации и лишь впоследствии приобретают различную степень независимости». Это означает, что на самых ранних стадиях эмбрионального развития двигательные реакции носят обобщенный характер, но по мере роста животного из целостной реакции выделяются специфические локализованные акты. Что касается обобщения частичных форм поведения (или местных рефлексов) в пределах целостного типа, то по мнению Coghill оно предвосхищается в центральной нервной системе ростом какого-то нервного механизма, имеющего специальное отношение к частичному типу поведения. В более поздних работах Coghill выдвигает положение о существовании в нервной системе двух моторных механизмов: 1) нервного механизма для тотальной формы реакции (первичная моторная система) и 2) нервного механизма для локальных рефлексов (вторичная моторная система). Очевидно, в процессе развития одна система сменяет другую.

По данным Coghill, чувствительные нейроны, представленные у амблостомы клетками Rohn—Beard, заменяются к началу метаморфоза аппаратом клеток спинальных ганглиев, развивающихся совершенно независимо от Rohn—Beard-овских клеток из элементов ганглиозной пластинки. Однако эти морфологические построения нейрональных отношений оспариваются нейрогистологами. Так, Заварзин (1941) утверждает, что схемы Coghill «стоят в полном противоречии с тем, что нам известно о строении спинного мозга поздних личинок и взрослых амфибий, на основании работ, выполненных специальными методами».

Физиологические данные Coghill также встречают целый ряд возражений. О них будет сказано ниже.

Coghill указывает, что установленные им закономерности в развитии нервной системы присущи и высшим млекопитающим — животным и человеку.

Взгляды Coghill нашли подтверждение в работах его учеников и последователей, выполненных на других видах животных. Так, Angulo y Gonzalez (1930) показал, что у 18-дневных эмбрионов крысы передние конечности еще не отвечают на непосредственное тактильное раздражение, но в то же время, если произвесть перевязку пуповины, то они начинают двигаться совместно с туловищем. У 19½-дневных эмбрионов крысы уже обнаруживаются изолированные рефлекторные движения передних конечностей; задние в это время еще не реагируют, но они способны вовлекаться в движения совместно с туловищем и передними конечностями в случае перевязки пуповины. Для объяснения этих фактов Angulo y Gonzalez (1933, 1935) выдвигает положение, что моторная иннервация развивается раньше сенсорной, и накопление CO_2 , связанное сжатием пуповины, создает условия для раздражения моторных центров, а, следовательно, и для выявления автоматических движений конечностей. Автор устанавливает три стадии в развитии эмбриональной возбудимости: 1) миогенную, 2) нейромоторную и 3) сенсомоторную, или истинно рефлекторную. В целом, данные Angulo y Gonzalez подтверждают концепцию Coghill.

С некоторыми оговорками последовательность развития, установленная Coghill, подтверждается Hooper (1937) опытами на человеческих плодах и Tuge (1931, 1937) — на эмбрионах морской черепахи и голубей.

В противоположность упомянутым авторам, Windle и его сотрудники (1931—1936), на основании экспериментов на эмбрионах кошки, крысы и овцы, оспаривают правильность точки зрения Coghill. Они выдвигают теорию, что первичные движения эмбрионов протекают по типу простых локальных рефлексов, и только в дальнейшем, по мере развития эмбриона одиночные, неординированные акты интегрируются в специфические двигательные комплексы. Эти выводы подкрепляются параллельно проведенными гистологическими исследованиями, показывающими, что как раз в момент наступления изолированных рефлекторных движений конечностей происходит замыкание рефлекторных дуг в соответствующих сегментах спинного мозга.

Взгляды Windle нашли подтверждение в работах Barcroft и Barron (1937), проведенных на эмбрионах овцы. Авторы нашли, что первые рефлекторные движения на механические и электрические раздражения кожи появляются у эмбрионов длиной в 23—25 мм и представляют собой локальные ответы. При этом каждое движение

обладает своей индивидуальностью, а не является частью массивного движения. Более или менее генерализованная реакция туловища и конечностей наблюдается у эмбрионов длиной около 31 мм, но ей обычно предшествует локальная реакция. Вслед за появлением отдельных движений наступает процесс интеграции их.

Во второй работе Barcroft и Barson (1939a) изучали двигательные реакции эмбрионов овцы в возрасте от 40 до 80 дней (весь период беременности овцы — около 150 дней). В этой работе была обнаружена зависимость изменений характера движений от возраста и влияния различных отделов центральной нервной системы; последнее выяснялось путем перерезки мозга на различных уровнях. Авторы установили, что эмбрионы овцы обнаруживают различные типы движений в зависимости от возраста: 40-дневные эмбрионы имеют тип „erky“ т. е. быстрые, толчкообразные движения; 50-дневные — тип „sustained“, затяжные движения; с 60-го дня наблюдается двигательная инертность зародыша, и только в последние дни перед рождением он вновь приобретает активность. Нарушение плацентарного кровообращения у 50-дневного зародыша снимает вначале тип sustained и освобождает тип jerky а затем последний исчезает, и наступают неподвижность и смерть.

В дальнейшем Barcroft на некоторое время отказался от первоначально принятых им взглядов и склонен был примкнуть к точке зрения Coghill. Однако в последней сводке работ Barcroft (1941), вновь с некоторыми изменениями, признает правильным взгляд о наличии в ранний период эмбриогенеза ограниченных, локальных движений и последующей генерализации и интеграции реакций. В этой статье он пытается примирить противоречия между взглядами Coghill и Winie тем, что в ранний период эмбриогенеза могут иметь место и локальные и обобщенные реакции. Все дело зависит от того, какие рефлексогенные зоны раздражаются. Так, например, у одного и того же эмбриона раздражение одних чувствительных ветвей п. timentini может дать генерализованную реакцию, а других — ограниченную; что касается конечностей, то в раннем периоде эмбриогенеза раздражение их всегда дает ограниченные, локальные реакции.

Samuel (1934), так же как и Barcroft в основном отвергает обобщения Coghill. Однако он считает, что вряд ли может быть принята крайняя форма рефлекторной теории, которой придерживается Winie.

Bridgman и Samuel (1935) показали, что активные самостоятельные реакции начинаются у эмбрионов морской свинки с 25-го дня; рефлекторные реакции могут быть получены часов на 10—14 раньше «спонтанных» движений. До начала активных самостоятельно возникающих движений у эмбриона морской свинки можно вызвать реакции типа многогенетических. Авторы утверждают, что первые рефлекторные реакции эмбриона морской свинки являются ограниченными и состоят из движений головы и передней лапы. Иногда движения каждой из этих частей тела протекают совершенно самостоятельно в течение всего изучаемого периода развития (от 25-го до 30-го дня). Таким образом, на основании данных Samuel нельзя говорить о постепенной прогрессивной индивидуации специфических реакций из какой-то тотальной формы. По утверждениям Samuel ни одна из существующих форм поведения не доминирует над другими.

Если подвести итог приведенным литературным данным, то можно прийти к заключению, что существует два основных взгляда на последовательность развития эмбрионального поведения, которые разделяют работников в этой области на два противоположных лагеря. Одна группа исследователей придерживается взглядов Coghill, принимая за первоначальную форму поведения тотальную реакцию (total-pattern), из которой впоследствии выделяются изолированные рефлексы. Выше мы указывали, что точка зрения Coghill и его последователей основывается главным образом на анатомо-гистологических данных, которые одними авторами признаются убедительными, а другими отрицаются, как не соответствующие действительности. Мы не будем входить в оценку этих данных, но отметим, что если они даже и точны, то вряд ли можно только на основе их считать правильной развиваемую концепцию. Безусловно здесь нужны надежные физиологические доказательства. С физиологической точки зрения по поводу данных Coghill не могут, например, не возникать такие вопросы: когда начинают функционировать у зародыша амблустомы сенсорная и моторная системы? Не может ли при более сильных раздражениях быть получена рефлекторная реакция до того, как животное начнет отвечать на тактильные раздражения? На эти вопросы работы Coghill ответа не дают. Далее, из работ Coghill не следует, что время возникновения локального движения конечностей

амблистомы точно определено. Так, например, если изменить положение животного (положить на спину), то локальные рефлексы могут быть получены значительно раньше положенного срока. Очевидно, появление локальных рефлексов зависит от ряда физиологических условий, а не определяется исключительно структурным фактором. Наконец, нельзя признать правильным положение Coghill о безоговорочном применении данных, полученных на амблестоме, к высшим животным и человеку. Эту методологическую ошибку Coghill отмечали многие авторы. Ошибочность этого приема станет очевидной, если мы вспомним — насколько различны условия эмбрионального развития амфибий и млекопитающих. Несомненно, что в процессе филогенетического развития возникли принципиальные изменения в ходе онтогенетического развития нервной системы млекопитающих по сравнению с амфибиями. Что касается экспериментального подтверждения некоторыми авторами (Angulo y Gonzalez, 1932; Hooker, 1937; Вул, 1937) теории *total-pattern* на млекопитающих, то их данные, во-первых, не лишены возражений по существу, а во-вторых, на тех же самых объектах другими авторами получены явно противоречащие данные.

Другая группа авторов, во главе с Windle, считает изначальной формой поведения эмбриона простые локальные рефлексы, *local reflexes*, которые в дальнейшем интегрируются в сложные двигательные комплексы. Эта концепция также в значительной мере базируется на анатомических данных, что дает повод отнестись к ней критически и проверить правильность ее с физиологических позиций.

Наконец, имеется группа авторов (Carmichael, 1935; Куо, 1932—1939, и др.), которая допускает в процессе развития сосуществование двух форм реакции — тотальной формы поведения и локальных рефлексов.

Куо (1939), критикуя основные положения указанных выше теорий *total-pattern* и *local reflexes*), пишет, что «ни взгляд, что локальные движения могут наблюдаться только в более поздних стадиях, ни то, что локальные движения являются наиболее ранней соматической деятельностью эмбриона, не находят какого-либо подтверждения в моих собственных исследованиях». Куо установил, что на всех стадиях эмбрионального развития цыпленка, даже самых ранних, имеют место локальные движения, но процент их на отдельных этапах эмбриогенеза сильно колеблется. Подвижность эмбриона варьирует от стадии к стадии и не может быть классифицирована только на такие типы, как *total-pattern* и *local reflex*; существуют еще промежуточные переходные типы. На более ранних стадиях локальные реакции встречаются реже, чем на поздних. Куо полагает, что тип поведения куриного эмбриона в значительной степени определяется позицией эмбриона в яйце и влиянием условий среды (давление желточного мешка, экскурсии амниона, содержание жидкости в яйце и т. д.).

Слабой стороной всех приведенных нами исследований является то, что в них преобладают грубый поведенческий уклон и стремление разрешить вопрос о генезисе нервной деятельности главным образом на основе анатомо-гистологических фактов, а не методом физиологического анализа.

За последние годы дискуссия разыгрывается вокруг одного вопроса: возникают ли в эмбриогенезе раньше локальные рефлексы или обобщенная реакция типа «*mass action*»? Естественно, этот формальный по существу спор о том, предшествует ли частный тип движения общему, или общий частному, мало может дать для истинного понимания функций нервной системы в эмбриогенезе.

Не предпреляя вопроса о том, что раньше, или даже оставляя его совсем в стороне, мы должны выяснить в деталях последовательность развития отдельных рефлекторных актов и их взаимодействие между собою на всех этапах эмбриогенеза. Материал подобного рода исследование должен послужить главным образом для того, чтобы строить здание учения об эволюции функций нервной системы.

Именно, с целью осуществления этих задач, мы и приступили к исследованию вопроса о возникновении и изменении форм рефлекторной деятельности в процессе эмбриогенеза.

МЕТОДИКА

Опыты производились на беременных кроликах и морских свинках. Срок беременности крольчих определялся с точностью до одного дня, а морских свинок — до трех дней. Животное предварительно наркотизировалось 20% -м раствором уретана из расчета 0.75—1 г на 1 кг веса; уретан вводился подкожно. В некоторых опытах наркоз совсем не применялся; в ряде случаев производилась децеребрация, с предварительной дачей небольших доз эфира. Через 40—60 минут после введения наркоза животное погружалось до уровня груди в ванну с теплым (температура 37.5—38°) физиологическим раствором (рис. 1). Ванна нагревалась электрическими элементами, а постоянный уровень температуры жидкости регулировался с помощью терморегулятора. Затем у животного производился разрез брюшной стенки по средней линии, и обнажалась матка. Под слоем физиологического раствора острыми ножницами вскрывались матка и околоплодные оболочки на участке, ближе расположенном к эмбриону. При этом эмбрион подвергался наблюдению некоторое время в амниотическом мешке, а затем совсем обнажался и помещался на специальный столик под слой солевого раствора. Обнаженный таким образом эмбрион через пуповину был связан с матерью, т. е. находился в нормальных физиологических условиях в отношении окружающей температуры, солевой среды и кровоснабжения.

При этих условиях, начиная с самых ранних стадий развития (у кролика с 10-го, а у морской свинки с 15—18-го дня), производилось исследование эмбриональных рефлекторных реакций на механические и электрические раздражения кожи и наблюдалось изменение этих реакций по мере развития эмбриона. Раздражения наносились на различные зоны кожной поверхности при помощи волосков и щетинок Frey, градуированных на давление (в г/мм; табл. 1). Наименование зон и их условные обозначения представлены на табл. 2. Ответные реакции наблюдались визуально и частично регистрировались с помощью кинокамеры. Отдельные детали методики и дополнительные приемы, применяемые для анализа явлений, даны по ходу изложения экспериментального материала. Всего было обследовано около 270 эмбрионов кролика и свыше 100 эмбрионов морской свинки на разных стадиях развития.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Возникновение рефлексогенных пунктов. Отчетливые рефлекторные реакции на тактильные раздражения кожи обнаруживаются впервые у кролика на 16—17-й день, а у морской свинки на 23—25-й день эмбриональной жизни.¹ До этого срока не удается обнаружить никаких рефлекторных ответов, несмотря на применение очень грубых, вредоносных раздражений (уколы иглой и щетинками Frey №№ 8—10, сильные разряды конденсатора). В период появления первых рефлекторных реакций совершенно отсутствуют какие-либо «спонтанные» движения зародыша; последние обнаруживаются на более поздних стадиях развития. Самые ранние рефлекторные движения носят локальный характер и появляются на более грубые тактильные раздражители (волоски Frey №№ 9 и 10; табл. 1). Несколько позже эффективным становится применение более слабых раздражителей (волоски №№ 7 и 8).

Первичные рефлекторные движения можно ясно отграничить от реакций миогенного происхождения. Хотя мы специально не занимались

¹ Продолжительность эмбрионального периода у кролика 30 дней, а у морской свинки 63—65 дней.

Таблица 1
Градуировка волосков и щетинок Frey

№№	Волоски			Щетинки		
	Длина, в мм	Диаметр, в мм	Давление, в г	Длина, в мм	Диаметр, в мм	Давление, в г
1	45	0.05	0.002	30	0.16	0.200
2	42	0.055	0.004	30	0.17	0.370
3	30	0.06	0.009	25	0.18	0.460
4	29	0.07	0.016	24	0.19	0.805
5	30	0.08	0.025	25	0.20	1.030
6	31	0.10	0.060	24	0.21	1.400
7	37	0.11	0.100	27	0.22	1.900
8	31	0.12	0.0165	25	0.31	3.370
9	35	0.16	0.400	23	0.33	7.350
10	32	0.17	0.660	24	0.36	9.500

Таблица 2
Условные обозначения рефлексогенных зон

Обозначения	Рефлексогенные зоны	Обозначения	Рефлексогенные зоны
1	Кончик мордочки	12с	Шея, вентральная поверхность
2	Ноздри	13а	Плечо
3	Область усов	13б	Предплечье
4а	Верхняя губа	13с	Кисть
4б	Нижняя губа	14а	Плечо
4с	Подбородок	14б	Предплечье
5	Щека	14с	Кисть
6а	Надглазничная область	15	Грудь
6б	Веки	16а	Спина, поясничная область
6с	Подглазничная область	16б	Боковая поверхность туловища
7а	Лоб	17а	Бедро
7б	Висок	17б	Голень
8	Внутренняя поверхность ушной раковины	17с	Стопа
9	Наружная поверхность ушной раковины	18а	Бедро
10	Глубинная поверхность ушной раковины	18б	Голень
11а	Затылочная область	18с	Стопа
11б	Теменная область	19	Крестцовая область
12а	Шея, дорсальная поверхность	20	Область гениталий
12б	Шея, латеральная поверхность	21	Хвост

выяснением природы мышечных реакций, но наши наблюдения позволяют утверждать, что миогенные реакции никогда не обнаруживаются на тактильные раздражения. Больше того, можно с определенностью

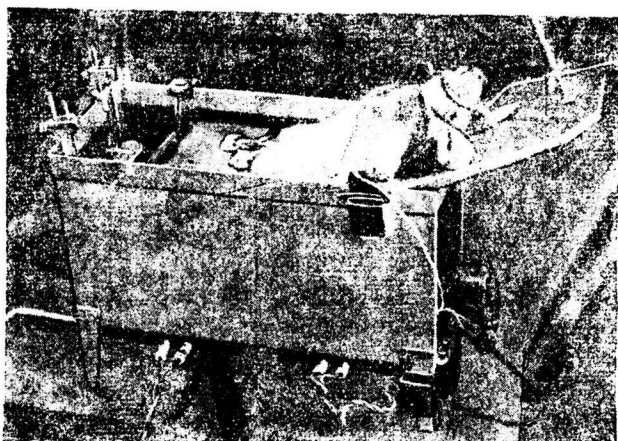


Рис. 1а. Общий вид установки для изучения рефлекторных реакций у эмбрионов. Беременное животное (кролик) помещено в ванну с солевым раствором. Подробное объяснение см. в тексте.



Рис. 16. Установка для регистрации двигательных реакций эмбрионов с помощью кинокамеры.

сказать, что в период от 15-го до 17-го дня эмбриональной жизни не удастся получить местных мышечных движений при грубых уколах иглой или щипках пинцетом различных участков тела. В этот период удастся лишь обнаружить местное сокращение мускулатуры при очень сильном электрическом раздражении. Мышечные реакции всегда возни-

кают местно, в зоне применения раздражителя, в то время как рефлекторная реакция имеет известную отдаленность от раздражителя (например контрлатеральное сгибание головы при раздражении области усов). В противоположность рефлекторной, миогенная реакция протекает медленно. После перевязки пуповины рефлексы сравнительно быстро исчезают, а мышечные реакции остаются сохраненными в течение длительного времени (16—17-дневные эмбрионы кролика). Таким образом, совершенно очевидно, что мы имеем здесь дело с рефлекторными актами, а не с миогенной реакцией.

В пользу рефлекторной природы изучаемых нами первичных двигательных актов говорят опыты с разрушением центральной нервной системы. После разрушения мозга в верхней шейной части ответные реакции исчезают, хотя общее состояние зародыша при этом, если судить по деятельности сердца, не нарушается.

Раньше всего рефлексогенные пункты появляются в области мордочки (кончик носа и ноздри), далее распространяются в области губ, щеки, ушной раковины, дорсальной поверхности шеи, тыльной поверхности передней лапы и др.; несколько позже рефлексогенные пункты появляются в области глаза, лба, затылка, груди, поясничной части спины и других участков тела; позже всего обнаруживаются рефлексы при раздражении зон крестцовой области, задних конечностей и хвоста. В основном, распространение рефлексогенных зон идет в направлении кранио-каудальном. В этом отношении наши данные подтверждают указания других авторов (Windle, 1931b; Carmichael, 1935; Coronios, 1933, и др.). Общая картина развития рефлексогенных пунктов на тактильные раздражения (волоски Frey №№ 8 и 9) у эмбрионов кролика представлена на табл. 3.

Аналогично идет нарастание рефлексогенных пунктов у эмбрионов морской свинки, с разницей лишь в абсолютных сроках появления этих пунктов в различных областях.

Характер эмбриональных рефлекторных реакций. Ранние рефлекторные движения эмбрионов носят характер быстрых и более или менее локальных ответов (типа jerky). Первоначальная реакция выражается в изолированной дорсальной или латеральной флексии шеи при раздражении области мордочки (кончик носа, ноздри). Затем, при раздражении тех же зон, обнаруживается вентральная и контрлатеральная флексия шеи. В дальнейшие сроки те же самые движения можно получить при раздражении других зон головы (область усов, глаза, щеки и т. д.).

Почти одновременно с изолированными ответными реакциями головы возникают локальные рефлексы с передних конечностей в форме флексии или экстензии плеча и предплечья. Они, очевидно, являются обычными рефлексами спинального типа, так как перерезка спинного мозга под продолговатым их не устраняет. Эти опыты проведены на 17—18-дневных эмбрионах кролика.

Рано также обнаруживаются изолированные рефлекторные вздрагивания ушной раковины и области усов, указывающие на созревание рефлекторных дуг в вышележащих отделах центральной нервной системы. Ограниченные, локальные движения в зоне головы и передних конечностей держатся у эмбрионов в течение короткого времени: у кролика от 16-го до 18—19-го дня, у морской свинки — от 23—25-го до 28—30-го дня. В других областях тела изолированные движения возникают на более поздних стадиях эмбрионального развития. На этих стадиях они сосуществуют с другими типами движений, о которых речь будет ниже. Данные о появлении изолированных рефлекторных

Таб
Возникновение рефлексогенных пунктов на

Дата опыта	Возраст, в днях	Количество эмбрионов	Г о					
			кончик мордочки	ноздри	область усов	верхняя губа	нижняя губа	подбородок
22 III 1940	13	8	—	—	—	—	—	—
9 V 1940	14	7	—	—	—	—	—	—
28 I 1939	15	6	—	—	—	—	—	—
17 II 1940	16	7	—	—	—	—	—	—
4 IV 1940	16	5	+	+	+	—	—	—
13 X 1938	17	8	+	+	+	+	—	—
12 XII 1938	17	3	+	+	+	+	+	—
16 III 1939	18	4	+	+	+	+	—	—
25 II 1940	18	4	+	+	+	+	+	+
23 II 1940	20	4	+	+	+	—	—	—
10 XI 1940	20	4	+	+	+	+	+	+
24 V 1940	22	3	+	+	+	—	—	—
17 VI 1938	22	5	+	+	+	+	—	—
19 VI 1938	24	2	+	+	+	+	—	—
8 X 1938	24	2	+	+	+	+	+	+
27 XII 1940	25	4	+	+	—	—	—	—
16 VII 1938	25	3	+	+	+	+	+	+
28 XI 1939	27	1	+	+	+	+	+	+
1 XII 1939	27	3	+	+	+	+	+	—
8 VII 1938	28	1	+	+	+	+	+	+
22 IX 1939	28	5	+	+	+	+	+	+
21 VI 1938	30	4	+	+	+	+	+	—
26 IX 1939	30	5	+	+	+	+	+	+
13 XI 1938	Ново- рожден- ный	2	+	+	+	+	+	+

Рефлексогенные зоны для различных типов движений

Виды движений		15	16	17
		12	19	46
Изолированные движения частей головы	Движение ушной раковины .	—	—	—
	Закрывание век	—	—	—
Изолированные движения головы в целом	Дорсальная флексия	—	1, 2, 3	1, 2, 3, 4ab, 5
	Латеральная флексия	—	—	1, 2, 3, 4ab, 5, 6abc, 8, 12b
Изолированные движения передней конечности	Флексия	—	—	12b, 13a
Изолированные движения задней конечности	Флексия	—	—	—
Движения головы совместно с движениями конечностей	Латеральная флексия головы и приведение к ней передней лапы	—	—	1, 3, 4abc, 6abc, 8, 12b, 13a
	Латеральная флексия головы и ритмические умывательные движения передней лапы	—	—	—
	Латеральная флексия головы и ритмические чесательные движения задней лапы	—	—	—
Движения головы совместно с движениями туловища	Дорсальная флексия головы и туловища	—	—	—
Общая тоническая судорожная реакция		—	—	—

лица 4

в эмбриогенезе у кролика (тактильное раздражение)

Возраст, в днях

18	19	21	23	25	27	30
Количество эмбрионов						
21	24	10	13	23	17	12
—	—	—	3, 6abc, 8, 9, 11	8, 9	2, 3, 6abc, 7a, 8, 9, 10	5, 8, 9
—	—	—	6abc	6b	6b	5
1, 2, 3, 4ab, 8, 9, 10, 12ab	1, 2, 3, 4a, 7a, 8	1, 12a	2, 4ac	1, 2	1, 2, 8	12a
1, 3, 4ab, 8, 9, 12bc	4a, 8, 9, 12b	6abc, 8, 12b, 13abc	2, 4c	1, 3, 4ab, 8, 10, 11	1, 2, 12a	—
—	13ab, 14abc	13abc	13abc	12ab, 13abc	3abc	13abc
—	—	—	17b, 18b, 20	17abc	18abc	17abc, 18abc
6abc, 8, 9, 12bc, 13ab	12b	6abc, 8, 9, 6abc, 7b, 8	5, 6abc, 7a, 8, 12b	7b	1, 2, 7a, 9, 12b	—
—	—	—	1, 2, 3, 4b, 5, 6abc, 7b, 8, 9, 11	1, 2, 3, 6abc, 8, 9, 10	4abc, 5, 6abc, 8, 9, 10, 12b	1, 2, 3, 5, 6abc, 7ab, 8, 9, 10, 11, 13a
—	—	—	—	—	8, 16a, 20	3, 5, 7ab, 8, 9, 10, 11, 12ab, 13a, 15, 16ab
1, 3, 4a, 5	1, 2, 3, 6a	1, 2, 4ab, 7a, 13a	1, 2, 3, 4a, 6abc, 8abc, 9, 11, 12b, 13c, 16a	1, 2, 8, 9, 10, 16	1, 2, 10	—
—	—	1, 2, 6abc, 7a, 8, 9, 12ab, 13b, 14bc, 16a, 17bc, 20	1, 3, 4ab, 5, 6abc, 8, 10, 11, 12b, 19	1, 3, 5, 6abc, 8abc, 9, 10, 13abc, 16, 17c	—	—

Рефлексогенные зоны для различных типов движений

Виды движений				
		15—20	23	24
		7	3	2
Изолированные движения частей головы	Движения ушной раковины .	—	—	—
	Замыкание век	—	—	—
Изолированные движения головы в целом	Дорсальная флексия	—	1, 2	1, 2, 3, 4b
	Латеральная флексия	—	—	—
Изолированные движения передней конечности	Флексия	—	—	—
Изолированные движения задней конечности	Флексия	—	—	—
Движения головы совместно с движениями конечностей	Латеральная флексия головы и приведение к ней передней одноименной лапы . .	—	—	—
	Латеральная флексия головы и ритмические умывательные движения передней лапы	—	—	—
	Латеральная флексия головы и ритмические чесательные движения задней лапы	—	—	—
Движения головы совместно с движениями туловища	Дорсальная флексия головы и экстензорное вздрагивание туловища	—	—	—
Общая тоническая судорожная реакция		—	—	—

лища 5

в эмбриогенезе у морской свинки (тактильное раздражение)

Возраст в днях

25

28

30—35

40—45

48—52

60—63

Количество эмбрионов

4

3

10

10

13

9

8a

4, 6, 8, 9

1, 6abc, 7a, 8, 9,
10, 11ab1, 2, 3, 4ab, 6abc,
7ab, 8, 91, 4, 6abc, 7ab,
8, 9, 13a

6abc, 8

—

3, 6ab, 8, 9

1, 2, 4c, 6abc

3, 4a, 5, 6abc, 7a

6abc, 7ab, 10

3, 4abc, 6abc,
8, 9, 10

1, 2, 3, 4ab

2, 4

1, 2, 3, 4b, 6b,
12c5, 6abc, 7ab, 8,
12c

13a

—

—

—

2

6abc

1, 16

10

—

12b, 13ab,
14ab

13ab, 14ab

13bc, 14b

13abc, 14abc

—

—

17b, 18b

17bc, 18bc, 19

17abc, 18abc, 19

17abc, 18abc

—

—

1, 2, 3, 8ab,
111, 2, 3, 4ab, 6abc,
7ab, 11ab, 12b1, 2, 3, 5, 7ab,
8, 10

1, 2, 7a

1, 2, 8, 10

—

—

—

—

2, 3, 4, 5, 9, 11a,
12b2, 5, 6abc, 8,
9, 10

—

—

—

—

1, 3, 4

3, 4abc, 5,
6abc, 11ab,
12b, 13a

—

—

2, 4ac, 5, 6a, 8,
101, 2, 3, 5, 7ab,
8, 10

1, 2, 6ab, 7ab

—

—

—

1, 2, 4, 6c, 7a,
8, 11, 12a, 13c1, 2, 3, 4abc, 5,
6abc, 7ab, 8, 9,
10, 11ab, 12b,
13abc, 14ab, 15,
16ab, 17abc,
18abc, 19, 20, 211, 2, 3, 4ab, 5,
6abc, 7ab, 8, 9,
10, 11, 12abc,
13abc, 14ab, 15,
16, 17c, 19, 20

—

реакций на тактильные раздражения в различных областях тела и зонах, с которых они получают у эмбрионов кролика, представлены на табл. 4. Из таблицы видно, что до 16-го дня рефлекторные движения совершенно отсутствуют. На 16-й день наблюдаются изолированные движения головы и передней лапы с очень ограниченного числа зон. На 17-й день число рефлексогенных зон для имеющихся рефлексов возрастает, вместе с тем появляются новые виды изолированных движений, в частности, латеральная флексия головы, движение в луче-запястном и локтевом суставах передней конечности, приведение передней конечности к морде и др. Начиная с 18—19-го дня появляются новые типы изолированных движений, и одновременно с ними возникают комплексные движения головы, туловища и конечностей. Данные

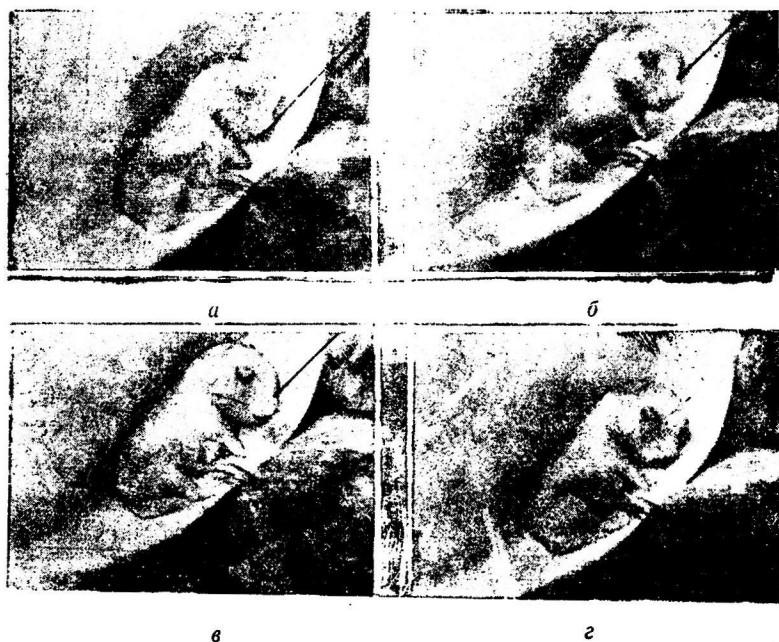


Рис. 2. Кадр из кинофильма. 18-дневный эмбрион кролика. Изолированная дорсальная флексия головы на раздражение кончика мордочки. а — исходное положение в момент раздражения; б — через 0.15 сек.; в — через 0.3 сек.; г — через 0.7 сек. (возвращение в исходное положение).

об изолированных видах рефлекторных реакций у эмбрионов морской свинки представлены на табл. 5. Как видно из этой таблицы первые изолированные движения (дорсальная флексия шеи) возникают при раздражении мордочки у 23-дневного эмбриона. У 24-дневного эмбриона, наряду с изолированным движением головы, обнаруживается локальная флексия передней лапы. С 25-го по 30-й день наблюдаются увеличение числа изолированных движений и расширение рефлексогенных зон. Начиная с 30-го дня изолированные движения отдельных частей тела существуют наряду с другими типами движений.

Итак, мы приходим к заключению, что для ранней стадии эмбрионального развития (16—18 дней у кролика и 23—30 дней у морской свинки) характерным является наличие изолированных рефлекторных реакций. Этот тип реакции сохраняется и на дальнейших стадиях развития, но он сочетается с другими, уже обобщен-

ными формами рефлекторных реакций. Особо надо отметить скорость протекания ранних эмбриональных реакций. Ранние эмбриональные рефлексы, хотя и требуют для своего возникновения значительной суммации раздражений, но зато они протекают чрезвычайно быстро. Они представляют собой тип толчкообразных, коротких вздрагиваний (тип jerky), которые завершаются буквально в десятые доли секунды:



а

б

в



г

д

Рис. 3. Кадр из кинофильма. 20-дневный эмбрион кролика. Экстензорное вздрагивание головы, туловища и конечностей в ответ на раздражение области плеча. а — исходное положение в момент раздражения; б — через 0.2 сек.; в — через 1 сек.; г — через 1.25 сек.; д — через 1.75 сек. (возвращение в исходное положение).

(рис. 2). Бросается также в глаза неравномерность в скорости протекания отдельных рефлексов. Так, рефлексы с мордочки на шейную мускулатуру протекают быстрее, чем рефлексы с конечностей. Кроме того, надо отметить значительную вариабельность в скорости протекания различных рефлекторных реакций.

На более поздних стадиях эмбрионального развития наступает процесс генерализации рефлекторных актов. Генерализация идет постепенно: захватываются все новые и новые рефлекторные дуги, вовлекаются в деятельность новые очаги спинного и головного мозга и, наконец, достигают такой степени, что при локальном раздражении в движение вовлекается весь эмбриональный организм. На высоте генерализации создается такая картина, что раздражение любого рефлексо-

генного пункта сопровождается быстрым вздрагиванием всего тела, с вовлечением в реакцию всей мускулатуры (рис. 3). Характерным для этой стадии является наличие двухфазности реакции: в первый момент наступает быстрое локальное движение в зоне раздражаемого участка тела, а затем, после короткой паузы, происходит общее вздрагивание с вовлечением в деятельное состояние участков тела, значительно отдаленных от раздражаемой зоны.

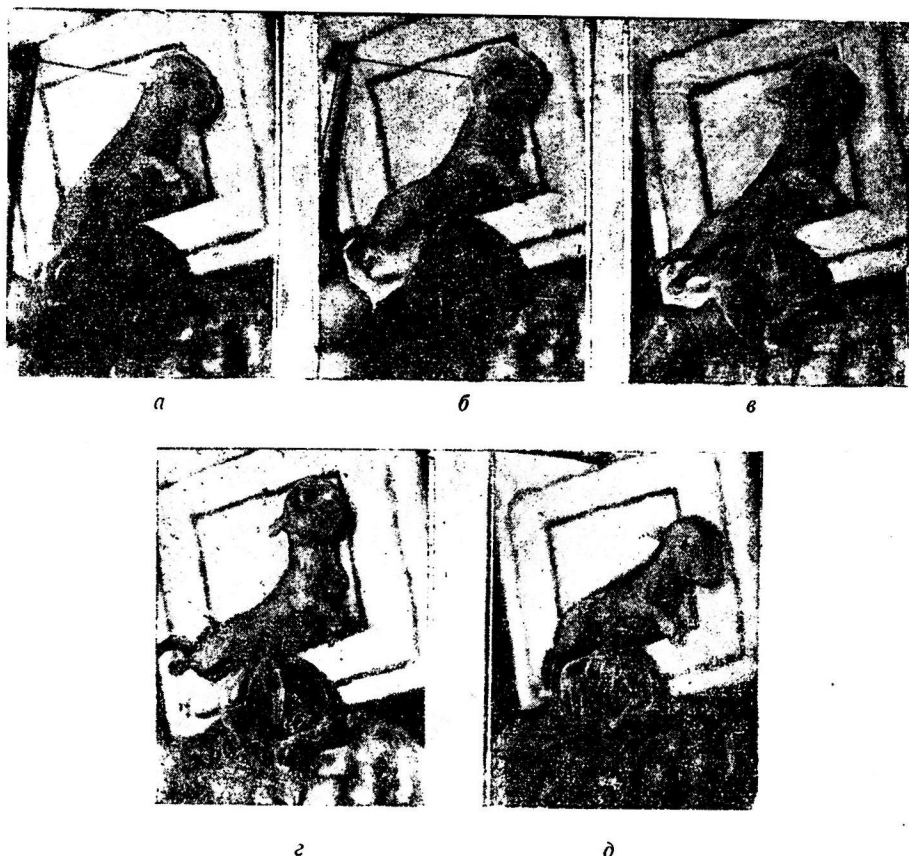


Рис. 4. Кадр из кинофильма. 25-дневный эмбрион кролика. Развитие тонической судороги типа описотонуса в ответ на раздражение области ушной раковины. а — исходное положение: к моменту раздражения; б — через 2,25 сек., в — через 3,5 сек.; г — через 3,5 сек.; д — через 12 сек. (возвращение в исходное положение).

Что лежит в основе генерализации рефлекторных актов? Мы полагаем, что в основе этого процесса лежит то, что с ростом эмбриона происходит постепенное объединение созревающих очагов в центральной нервной системе. Между ними устанавливаются анатомические и функциональные связи, которые создают условия для широкой иррадиации возбуждения в различных направлениях. Следствием этого является наличие обобщенной, диффузной деятельности спинного мозга.

В период дальнейшего развития (с 21-го до 26-го дня у кролика и с 33—35-го до 45—50-го дня у морской свинки) наступает фаза вторичной генерализации рефлексов. В этот период на фоне быстрых генерализованных реакций типа вздрагивания возникает фаза обобщенной тонической деятельности. Она выражается в том, что на раздражение любого ограниченного пункта кожи вся мускулатура впадает в состоя-

ние медленного тонического сокращения. Внешне эта реакция носит характер тонической судороги, проявляющейся в многообразии форм (общее вытягивание туловища и конечностей, опистотонус, свертывание в клубочек и т. п.). Типичные формы тонической судороги у эмбрионов кролика и морской свинки представлены на рис. 4 и 5. Как видно из

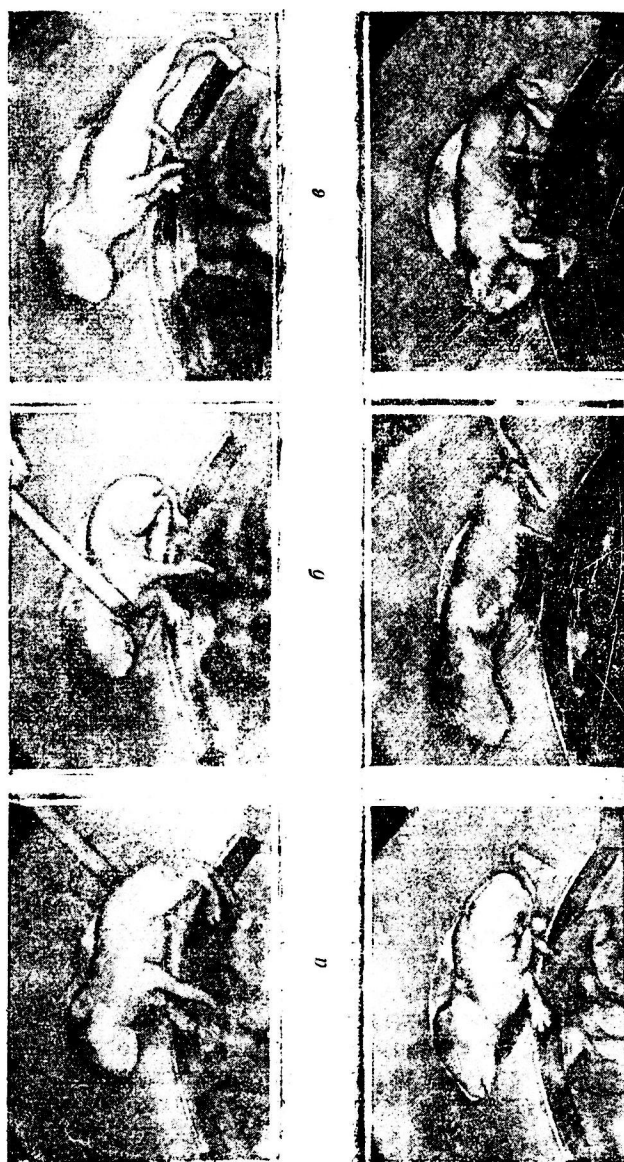


Рис. 5. Кадр из кинофильма. 45-дневный эмбрион морской свинки. Различные, последовательно развивающиеся формы тонической судороги в ответ на раздражение области спины. *а* — исходное положение к моменту раздражения; *б* — через 2,25 сек.; *в* — через 3,25 сек.; *г* — через 6,25 сек.; *д* — через 9,5 сек.; *е* — через 13 сек. (возвращение в исходное покое положение).

рисунков, скорость протекания этих судорожных реакций и переход одних форм в другие крайне замедлены. Характерным для этого периода является также наличие двухфазности реакции. Первая фаза рефлекторной деятельности эмбриона выражается обычно в быстром, сравнительно локализованном или общем вздрагивании тела, вторая — в длительных тонических сокращениях мускулатуры шеи, туловища и конечностей. При этом эмбрион как бы застывает в определенных

позах. Иногда длительные затажные движения выступают в виде отдельных приступов, следующих друг за другом через определенные промежутки времени. В этом случае создается картина, что весь комплекс ответных реакций состоит как бы из большой цепи рефлексов.

Имеются некоторые основания считать, что период вторичной генерализации или наслоения тонической деятельности на реакции типа вздрагивания является выражением функционального развития более высоко лежащих отделов центральной нервной системы — продолговатого и среднего мозга. Подробный анализ фазы тонической деятельности будет представлен в специальном сообщении.

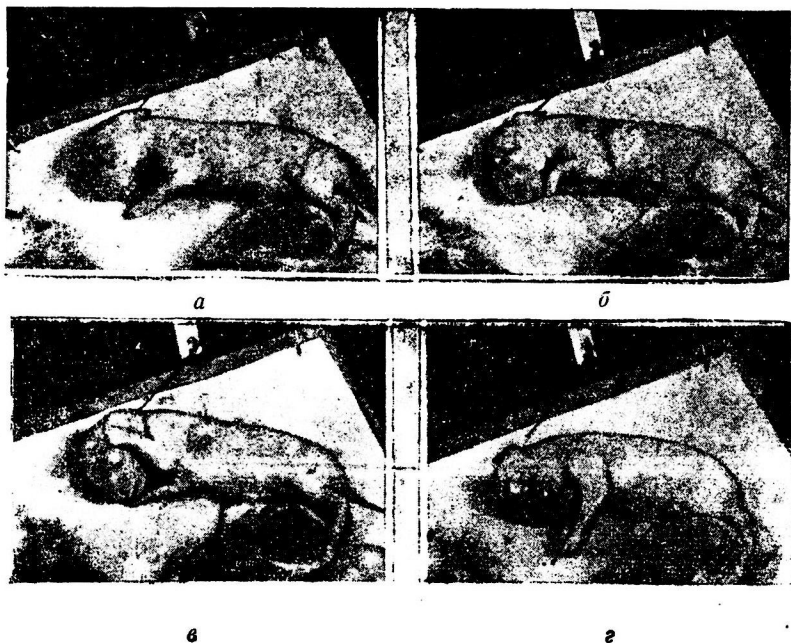


Рис. 6. Кадр из кинофильма. 27-дневный эмбрион кролика. Умывательный рефлекс при раздражении кожи ушной раковины. *а* — исходное положение к моменту раздражения; *б* — через 1.65 сек.; *в* — через 2.25 сек.; *г* — через 3.75 сек. (возвращение в исходное покоее положение).

Фаза обобщенной тонической деятельности у эмбрионов кролика и морской свинки держится в течение известного числа дней (табл. 4 и 5). Вслед за ней, а частично параллельно с ней, идет формирование специализированных рефлекторных реакций. Начиная с 26—27-го дня у кролика и с 45—50-го дня у морской свинки происходят органические и локализация ответных актов. Тактильное раздражение тех зон, которые давали раньше обобщенную тоническую реакцию, теперь вызывает ограниченный, но специализированный ответ, например умывательные движения передней лапы на раздражение мордочки (рис. 6), чесательные движения задней конечности при раздражении области уха, отряхивание при раздражении затылочной области и др. Появление некоторых из этих реакций (умывательный, чесательный рефлекс) и рефлексогенных зон для них у кролика и морской свинки представлено на табл. 4 и 5.

Параллельно с формированием только-что названных реакций идет специализация рефлекторных актов конечностей. В первую очередь возникают явления реципрокного торможения — на 19—20-й день

эмбриональной жизни на передних конечностях и на 23—24-й день на задних (кролик); на 25—26-й день возникают альтернирующие движения всех четырех конечностей. Однако все признаки координации движений (реципрокное торможение антагонистов, взаимная индукция, ритмика и др.) становятся более отчетливыми после того, как исчезает фаза обобщенной тонической деятельности, т. е. к концу эмбрионального периода развития. Подробно развитие спинномозговых координационных механизмов изучено в работе Стакалчи (1941).

Параллельно с развитием фазы обобщенной тонической деятельности происходит формирование шейных тонических и лабиринтных рефлексов. По данным Образцовой (1941), полученным в нашей лаборатории,

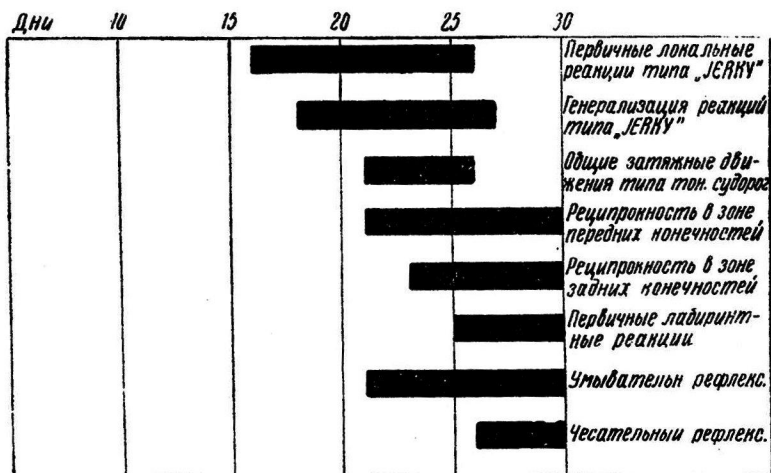


Рис. 7. Возникновение различных типов рефлекторных реакций в эмбриогенезе у кролика.

у кролика шейные тонические рефлексы появляются на 22—23-й день, а лабиринтные рефлексы — на 25—26-й день эмбриональной жизни.

Более подробно о формировании в онтогенезе специализированных рефлекторных реакций будет сообщено в специальной работе.

ОБСУЖДЕНИЕ

Приведенные данные показывают, что в период эмбрионального развития у кролика и морской свинки рефлекторная деятельность претерпевает определенные этапы изменений.

Уже вскоре после начала формирования отдельных изолированных рефлекторных актов происходит постепенное усложнение рефлекторных реакций, наслаивание одних реакций на другие и частичное вытеснение («упрятывание») ранее возникших форм нервной деятельности новыми. На рис. 7 представлена схема развития основных типов рефлекторных реакций в процессе эмбрионального развития у кролика. Из схемы видно, что раньше всего (на 16-й день) возникают первичные локальные реакции типа jerku, представляющие собой не что иное, как быстро протекающие спинальные рефлексы. Они обнаруживаются впервые при раздражении зон мордочки и передних лап в виде изолированных движений головы и передних конечностей. Затем, начиная с 18—19-го дня, происходят генерализация быстрых, толчкообразных движений,

вовлечение в деятельность новых групп мышц, и, наконец, реакции приобретают характер коротких вздрагиваний всего тела, с преимущественным участием экстензорных групп мышц шеи, туловища и конечностей. Этот процесс первичной генерализации связан с созреванием новых очагов в центральной нервной системе и слиянием их друг с другом. При все большем объединении в спинном мозгу отдельных возбудимых очагов и установлении внутрицентральных связей создаются условия для универсализации реакции и вовлечения в деятельность всей мускулатуры тела. В дальнейшем наступает фаза вторичной генерализации рефлексов. На первую фазу наслаивается вторая фаза деятельности, в виде обобщенной тонической судороги (21—26 дни). Эта новая фаза, так же как и первая, характеризуется большим разнообразием и вариативностью движений. Ее возникновение, повидимому, связано с функциональным развитием центров стволовой части головного мозга (средний и продолговатый мозг). Если мы дальше обратимся к нашей схеме (рис. 7), то увидим, что непосредственно за исчезновением обобщенных реакций, а частично параллельно с ними, идет формирование специализированных рефлекторных актов. Почти одновременно с появлением обобщенной тонической реакции (21-й день) возникают реципрокные отношения в движениях конечностей, и начинается формирование умывального рефлекса. К моменту исчезновения затяжной тонической судороги обнаруживаются лабиринтные рефлексы и группа кожных рефлексов — чесательный, отряхивательный, лизательный и др.

Как оценивать изложенные данные? Нам кажется, что полученные нами факты являются подтверждением развиваемых акад. Орбели взглядов на эволюцию функций нервной системы. Еще в 1924 г. Л. А. Орбели в работе, совместно с Кунстман, с деафферентацией задней конечности у собаки, высказал предположение, что в процессе эволюции функций нервной системы необходимо придавать большое значение возникновению отдельных афферентных систем. В опытах с деафферентацией конечности, как известно, выявился интересный факт, что деафферентированная конечность, в отличие от нормальной, отвечала на все двигательные акты своими движениями. Этот факт был истолкован таким образом, что, очевидно, спинной мозг представляет собой диффузно работающую систему, по которой неограниченно иррадирует возбуждение, возникшее в каком-либо участке. Но в норме этой иррадиации возбуждения мы не обнаруживаем потому, что афферентная система задерживает чрезмерное распространение возбуждения в спинном мозгу.

Такой ход рассуждений привел Орбели к предположению, что аналогичное явление должно иметь место в онтогенезе, т. е. мыслимо, что в процессе онтогенеза включение тех или иных афферентных путей может дать не только возникновение новых деятельностей, но и повести к угнетению, к затормаживанию уже существующих функций. Пример, оправдывающий такое предположение, был найден в учении И. П. Павлова об условных рефлексах, метод которого дает возможность исследователю проследить на протяжении очень короткого времени возникновение новых рефлекторных актов и выяснить условия взаимоотношения их с уже имеющимися рефлекторными актами. Учение об условных рефлексах дает нам пример того, что при образовании новых условных связей вначале имеет место сильно выраженная иррадиация возбуждения в коре, а затем наступает концентрация процессов. Таким образом, при изучении коры, как филогенетически молодого образования, мы встречаемся с фактом диффузной деятельности центральной нервной системы.

Исходя из учения Павлова об иррадиации и концентрации возбуждения в коре и данных, полученных в опытах с деафферентацией

конечности у собаки, Орбели выдвинул положение, что и филогенетически более древним отделам нервной системы (спинной мозг, стволовая часть головного мозга) должна быть присуща диффузная деятельность, основанная на широкой иррадиации возбуждения.

Такая точка зрения могла быть частично оправдана старыми наблюдениями Alfeld (1905) на недоношенных плодах, у которых дыхательные экскурсии сопровождаются движениями конечностей. На диффузный характер спинальных рефлексов указывается в работе Minkowski (1921, 1928).

Мы полагаем, что представленный в настоящей работе экспериментальный материал убедительно подтверждает правильность предположений Орбели.

В самом деле, как развивается деятельность нервной системы в период эмбрионального развития? У кролика и морской свинки уже через 2—4 дня после начала формирования отдельных рефлекторных актов мы наблюдаем отчетливо выраженную генерализацию рефлекторных реакций, которая с ростом эмбриона усиливается и на более поздних стадиях достигает такой степени, что раздражение любого ограниченного участка тела вызывает общее вздрагивание и общую затяжную тоническую судорогу. Эти реакции чрезвычайно многообразны и вариabильны. Что лежит в основе этой универсальной генерализованной реакции? Очевидно, мы здесь имеем дело с явлениями неудержимой иррадиации возбуждения в центральной нервной системе (спинной и некоторые отделы головного мозга), которая на этой стадии развития не имеет еще механизмов, противодействующих распространению возбуждения. Но на определенной стадии эмбрионального развития генерализованные реакции начинают постепенно затухивать, и на смену им выступают ограниченные, специализированные рефлексы. В данном случае, очевидно, наступает ограничение иррадиации процесса возбуждения, и создаются условия для его концентрирования, в силу чего рефлекторная деятельность уточняется и специализируется. Можно думать, что в данном случае в основе специализации эмбриональных реакций и устранения диффузности в нервной системе лежит процесс включения в деятельность новых афферентных систем, которые начинают играть роль тормозного аппарата для диффузно работающего спинного мозга.

Таким образом, на примере генерализации и последующей локализации эмбриональных реакций подтверждается мысль Орбели, что в процессе эволюции функций нервной системы большое значение имеет возникновение отдельных афферентных систем.

Дальше возникает вопрос, какое отношение наши данные имеют к указанным выше теориям эмбриогенеза нервной деятельности? Безусловно, они не могут быть уложены в упрощенные схемы, которые даны в виде двух основных теорий — *total-pattern* и *local-reflexes*. На самом деле, развитие рефлекторной деятельности в эмбриогенезе представляет собой, как показывает наш материал, более сложную картину: здесь происходят постепенное усложнение реакций, наложение одних реакций на другие, затухивание предшествующих форм деятельности последующими и т. д.

Нам кажется, что та схема, которую дает Coghill (1934) на амфибиях, не применима к млекопитающим, хотя ее сильно поддерживают Angulo y Gonzalez (1932), Tuge (1937) и некоторые другие авторы.

Рамки настоящей статьи не позволяют нам полемизировать с только что упомянутыми авторами. Тем более в этом нет необходимости, что данные Coghill и его последователей и их методологические установки в недавнее время подверглись основательной критике (Кюо, 1939; Vargcroft и Barron, 1939; Анохин, 1940; Палатник, 1941, и др.). Совер-

шенно правильным надо признать утверждение Анохина, что «основным недостатком всех широких обобщений Когхилла является то, что оперируя с различными фактами на уровне онтогенеза одного животного, он ни разу не поднялся до понимания их в сравнительно эмбриологическом аспекте. Между тем, без вскрытия филэмбриогенетических закономерностей любое приспособление в индивидуальном развитии может дать повод для далеко идущих обобщений телеологического характера». Несомненно, отдельные представители животных имеют свои характерные особенности в онтогенетическом развитии нервной деятельности. Вскрытие этих особенностей у отдельных видов животных является одной из важнейших задач эволюционной физиологии.

Легче всего наши данные могут быть сопоставлены с результатами исследований Barcroft и Bagdon. Названные авторы в статье, вышедшей после опубликования наших данных (Волохов и Стакалич, 1939), приводят ряд полученных на эмбрионах овцы фактов, которые являются подтверждением наших исследований. В частности, они указывают на то, что на ранних стадиях развития рефлекторная деятельность носит локальный характер, позже выступают диффузность и генерализация реакций, а затем происходит дифференциация рефлекторных актов. Первоначальное расширение объема двигательных реакций авторы усматривают в постепенном функциональном развитии в спинном мозгу бульбоспинального тракта, с которым афферентные системы головы рано устанавливают связи.

Установленная нами последовательность развития рефлекторных актов в эмбриогенезе в последнее время в нашей лаборатории подтверждена Г. И Цобкалло (1941) при применении фармакологического метода исследования.

В настоящей работе мы дали лишь общую картину развития рефлекторных реакций в эмбриогенезе млекопитающих (кролик, морская свинка). Более детальный анализ отдельных фаз рефлекторной деятельности будет представлен в дальнейших сообщениях.

ВЫВОДЫ

1. Отчетливые рефлекторные реакции на механическое раздражение кожи впервые обнаруживаются у кролика на 16—17-й день, а у морских свинок — на 23—25-й день эмбриональной жизни. Эти реакции ясно отграничиваются от местных миогенных реакций, после перевязки пуповины они сравнительно быстро исчезают.

2. Развитие рефлексогенных пунктов кожи в эмбриогенезе происходит в кранио-каудальном направлении. Раньше всего рефлексогенные пункты появляются в области мордочки (кончик носа и ноздри) и, далее, распространяются в области губ, щеки, ушной раковины, дорсальной поверхности шеи, тыльной поверхности передней лапы; позже, они обнаруживаются в области глаза, лба, груди, поясничной части спины, крестца, задних конечностей и хвоста (табл. 3).

3. Первые рефлексы эмбрионов носят характер быстрых и более или менее изолированных реакций (например дорсальная или латеральная флексия шеи при раздражении мордочки, флексия лапы при раздражении тыльной поверхности предплечья или пальцев и др.).

4. Период исключительно ограниченных локальных реакций занимает у эмбриона кролика от 16-го до 18—19-го дня, а у морской свинки — от 23—25-го до 28—30-го дня. Этот тип реакций сохраняется и на дальнейших стадиях развития, но в сочетании с другими, обобщенными формами реакций.

5. Период локальных реакций сменяется периодом постепенной генерализации рефлекторных актов. Вначале генерализация идет в пределах сравнительно ограниченных зон тела, а затем усиливается и достигает такой степени, что раздражение любого рефлексогенного пункта сопровождается быстрым вздрагиванием всего тела.

6. В дальнейшей стадии эмбрионального развития (с 21-го по 26-й день у кролика и с 23—25-го по 45—50-й день у морской свинки) наступает фаза вторичной генерализации рефлексов: на фоне быстрых генерализованных реакций типа вздрагивания возникает фаза обобщенных затяжных движений характера тонической судороги.

7. Явление генерализации рефлекторных актов в процессе эмбрионального развития авторы объясняют постепенным объединением функционально созревших очагов спинного и головного мозга и возникновением условий для широкой иррадиации возбуждения в эмбриональной нервной системе.

8. На более поздних стадиях эмбрионального развития (начиная с 26—27-го дня у кроликов и с 45—50-го дня у морских свинок и до конца внутриутробного периода) происходят ограничение и локализация ответных актов. В этот период исчезает фаза затяжных тонических реакций, и появляются специализированные рефлексы (умывательный, чесательный, отряхивательный, ряд вестибулярных рефлексов и др.).

9. По мнению авторов специализация рефлекторных актов на поздних стадиях эмбриогенеза связана с ограничением иррадиации возбуждения и способностью концентрирования возбуждательного процесса в определенных участках спинного и головного мозга.

10. В основе специализации эмбриональных рефлекторных реакций авторы усматривают включение в деятельность новых афферентных систем, которые начинают играть роль тормозящего аппарата для диффузно работающей центральной нервной системы.

11. Авторы высказывают предположение, что на примере генерализации и последующей локализации эмбриональных реакций подтверждается мысль Л. А. Орбели о том, что в процессе эволюции функций нервной системы важное значение имеет возникновение отдельных афферентных систем.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К. *Арх. биол. наук*, 57, 79, 1940.
 Волохов А. А. и Е. П. Стакалич. Тезисы докладов 5-го совещ. по физиол. проблемам Акад. Наук СССР, 1939.
 Вул И. М. *Физиол. журн. СССР*, № 1, 35; 22, № 2, 166, 1937.
 Заварзин А. А. *Очерки по эволюционной гистологии нервной системы*. Медгиз, 1941.
 Кунстман К. И. и Л. А. Орбели. *Изв. Научн. инст. им. Лесгафта*, 9, 187, 1924.
 Образцова Г. А. 1941. (Неопубликованные данные.)
 Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы, 1938; *Усп. соврем. биологии*, 15, 257, 1942.
 Палатник С. А. *Арх. биол. наук*, 62, 70, 1941.
 Северцов А. Н. *Морфологические закономерности эволюции*. Изд. Акад. Наук СССР, 1939.
 Стакалич Е. П. 1941. (Рукопись.)
 Цобкалло Г. И. 1941. (Неопубликованные данные.)
 Alfeld J. *Monatschr. f. Geburtsh. u. Gynekol.*, 1905.
 Angulo y Gonzalez A. J. *Comp. Neurol.*, 55, 395, 1922; *Proc. Soc. Exp. Biol. a Méd.*, 1930; 27, 579, 37, 111, 1933; 32, 621, 1935; *Anat. Rec.*, 45, 251, 1930.
 Barcroft J. a. D. Barro J. *Physiol.*, 97, 39, 1937; *J. Comp. Neurol.*, 70, 477, 1939 a; *Erg. d. Physiol.*, 42, 107, 1939 b.
 Barcroft L. D. Barro a. W. Windle. *J. Physiol.*, 87, 73, 1936.
 Bichat. *Anatomie générale, appliquée à la physiologie*, 1.03.
 Bojaffio Artom. *Arch. di. Sc. Biol.*, 5, 45., 1924.
 Bridgman C. a. L. Carmichael. *J. Genet. Psychol.*, 47, 247, 1935.

- Brown G. J. *Physiol.*, 49, 208, 1915.
 Carmichael L. *Genet. Psychol. Monogr.*, 16, 337, 1934; *Psychol. Rev.*, 33, 35, 1936.
 Coghill G. J. *Comp. Neurol.*, 24, 2, 1914; 26, 247, 1916; 37, 37, 1924; 37, 1, 1924; 40, 1, 1926; 47, 95, 1926; 42, 1, 1925. 45, 1, 192; *Arch. Neurol. a. Psychiatr.* 21, 989, 1929; *Proc. Acad. Sci.*, 16, 637, 1930. Анатомия и проблема поведения. Биомедгиз, 1934;
 Coronios J. D. J. *Genet. Psychol.*, 14, 287, 1933.
 Hooker D. *Anat. Rec.*, 70, suppl. 3, 55, 1937.
 Krabbe K. *Rev. neurol.*, 24, 431, 1912.
 Kuo Z. V. J. *Exp. Zool.*, 67, 395, 1932; 62, 453, 1932; *J. Comp. Psychol.*, 13, 245, 1932; *Psychol. Rev.*, 39, 499, 193; *J. Comp. psychol.*, 16, 379, 1933; *Amer. J. Psychol.*, 57, 361, 1938; *Psychol. Rev.*, 46, March, 1939.
 Lucas K. *Science Progress in Twentieth Century*, 3, 472, 1909; 4, 321, 1909.
 Minkowski M. *Rev. neurol.*, 37, 1235, 1921; *Handb. d. biol. Arbeitsmethoden*, Abt V, 511, 1928.
 Philipson. *Physiologie des Foetus. Encyklop. d. Geburtsh. u. Gynekol.*, 1900.
 Preyer W. *Specielle Physiologie des Embryo*, 1885.
 Strassman P. *Gynekologie*, 132, 947, 1903.
 Tuge H. *Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med.*, 29, 52, 1931. *J. Comp. Neurol.*, 66, 157, 1937.
 Verworn M. *Общая физиология* (русс. пер.), 1910.
 Windle W. J. *Comp. Neurol.*, 53, 71, 1931; *J. Physiol.*, 109, 113, 1934 a; *J. Comp. Neurol.*, 59, 481, 1934 b.
 Windle W., I. O'Donnell a. E. Glasshaggle. *Physiol. Zool.*, 6, 521, 1933.
 Windle W. a. A. Griffin. *J. Comp. Neurol.*, 53, 71, 1931.
 Windle, W., Minear, Austin and Orr. *Physiol. Zool.*, 8, 156, 1935.
 Windle W., Orr. a. W. Minner. *Physiol. Zool.*, 7, 600, 1934.
 Windle a. Baxter R. J. *Comp. Neurol.*, 63, 189, 1936; 63, 173, 1936.
 Winterstein H. *Zentralbl. f. d. Physiol.*, 28, 728, 1914.
 Yanase I. *Pflüg. Arch.*, 177, 345, 1907.

DATA ON THE REFLEX ACTIVITY OF ANIMALS DURING THEIR EMBRYONIC DEVELOPMENT

A. A. Volokhov and **E. P. Stakalitch**

The Pavlov Institute of the Evolutional Physiology and Pathology of the Higher Nervous Activity

1. Distinct reflex reactions to mechanic stimulation of the skin are first observed in rabbits on the 16th—17th day and in guinea-pigs on the 23th—25th day of their embryonic life. These reactions are clearly distinguishable from local myogenic reactions and disappear fairly soon after the ligation of the umbilical cord.

2. The development of reflexogenic skin areas in embryogenesis occurs in the cranio-caudal direction. Reflexogenic areas first appear in the region of the muzzle (the tip of the nose and nostrils) and further spread to the region of the lips, cheeks, auricles, dorsal surface of the neck and of the forelegs; later they are found in the region of the eyes, forehead, chest, loins, sacrum, hindlegs and til (Table 3).

3. The first reflexes of the embryos have the nature of rapid and more or less isolated reaction (for instance, dorsal and lateral flexion of the neck to a stimulation of the muzzle, flexion of the leg to a stimulation of the dorsal surface of the forearm or of the pads etc.).

4. The period of exclusively limited local reactions lasts in a rabbit embryo from 16 to 18—19 days and in that of a guinea-pig from 23—25 to 28—30 days. This type of reaction is retained in the further stages of development but is combined with other generalised forms of reactions.

5. The period of local reactions is succeeded by one in which the reflex acts undergo gradual generalisation.

The latter at first develops within relatively limited zones of the body, but then increases and reaches a degree when the stimulation of any reflexogenic area produces a rapid twitch of the entire body.

6. At a later stage of embryonic development (from the 21st to the 26th day in a rabbit and from the 23d—25th to the 45th—50th day in a guinea-pig) the phase of a secondary generalisation of reflexes is found to set in: thus, the phase of prolonged generalized movements of the nature of a tonic convulsion originates against the background of rapid generalised reactions of the twitch type.

7. The phenomenon of reflex act generalisation in the process of embryonic development is attributed by the authors to the gradual uniting of the functionally mature foci of the spinal cord and the cerebrum, and the initiation of conditions favouring the widely spreading irradiation of excitation over the embryonic nervous system.

8. At still later stages of embryonic development (beginning with the 26th—27th day in rabbits and from the 45th—50th day in guinea-pigs and up to the end of the intra-uterine period) the limitation and localisation of response acts is found to occur. The phase of prolonged tonic reactions disappears and specialised reflexes are developed instead (the washing, scratching, and shake reflexes, as well as a number of vestibular reflexes and others).

9. In the author's opinion the specialization of reflex acts in the later stages of embryogenesis is connected with a limitation of the excitatory process irradiation and the growing capacity of concentrating the excitation in the definite parts of the spinal cord and the cerebrum.

10. The authors believe the specialisation of embryonic reflex reactions to be based on the development of new afferent systems which begin acting as an inhibitory apparatus with respect to the central nervous system whose work is of a diffused nature.

11. The authors suggest that the generalisation and subsequent localisation of embryonic reactions may be regarded as an example confirming the view point advanced by L. A. Orbeli, that the origination of separate afferent systems plays an important part in the evolution process of the functions of the nervous system.

ВЛИЯНИЕ ЦЕНТРАЛЬНЫХ ФАКТОРОВ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ ВОЗБУЖДЕНИЙ

А. П. Анохин

Отдел физиологии нервной системы Института физиологии
Академии медицинских наук СССР

Поступило 4 VI 1945

Изучение центрально-периферических соотношений в нервной деятельности, систематически проводимое нашей лабораторией, привело к выводу, что одним из существенных факторов, определяющих эти соотношения, является онтогенетическое соответствие периферического и первого центрального синапсов (Анохин, 1935). Благодаря этим закономерностям рабочие органы получают именно такие возбуждения, которые соответствуют пропускной способности их синапсов и, таким образом, приводят орган к функции. В целом ряде работ нашей лаборатории это положение было с убедительностью доказано и открыло новые пути в изучении проблемы центра и периферии (Анохин и Иванов, 1935; Касьянов, 1935; Шумилина и др.).

В настоящем исследовании мы поставили перед собой задачу выяснить, в какой мере периферические эффекторные возбуждения остаются постоянными и каков предел их функциональной изменчивости. В своих исследованиях мы исходили из оценки специфических особенностей возбуждений, которые имеют решающее значение при работе с гетерогенными анастомозами. Каждое эффекторное возбуждение, выходящее на конечный нейрон (моторный, секреторный), обладает двумя типами свойств. Одно из них относится к конституциональным протоплазматическим особенностям возбуждения, представленным специфической химической констелляцией, обеспечивающей характерные черты одиночного цикла возбуждения данной возбуждаемой системы. Другое свойство рабочих возбуждений представлено в частоте, продолжительности и общей конфигурации потока одиночных разрядов. В то время как первое свойство является конституциональным и потому в значительной степени стандартным, второе, наоборот, может изменяться в широких пределах в зависимости от данных функциональных условий. Перед нами стоял очередной вопрос: в какой степени оба эти свойства периферического возбуждения меняются в зависимости от той или иной степени интегрированности центрального комплекса и может ли это изменение иметь какой-либо рабочий эффект для органа?

МЕТОДИКА

Наиболее удобным объектом для решения поставленной перед нами задачи является секреторный рабочий аппарат. Он имеет несколько уровней центрального управления и несколько различных рабочих периферических аппаратов.

Так, например, желудочная секреция может происходить благодаря рефлексам сегментного типа (через продолговатый мозг) и вместе с тем может иметь место при сложных кортикальных стимулах, как, например, в случае выделения запального сока. Очевидно, и в том и в другом случае конечный секреторный нейрон ядра блуждающего нерва принимает на себя возбуждения различной сложности.

Косвенным указанием на это может служить различный химический состав рефлкторного и «запального» желудочного сока (Павлов).

Методически наш подход к этой задаче заключался в операции хронического гетерогенного анастомоза нервов *vagus* — *lingualis* (рис. 1).

Благодаря такому анастомозу возможны следующие сравнительные испытания:

1) при раздражении слизистой оболочки языка можно получить секреторный рефлекс на подчелюстную железу, но не через сливаторный центр, а через ядро блуждающего нерва;

2) в результате раздражения слизистой оболочки желудка можно получить одно-временный рефлекс как на секреторный аппарат желудка, так и на слюнную железу (рис. 1);

3) при показывании пищи можно получить распространение эффекторных возбуждений в двух направлениях: на нормальной стороне к железам желудка, на оперированной стороне к слюнной железе.

Сопоставляя результаты всех видов описанных выше раздражений, мы установили ряд новых закономерностей в регулировании центрально-периферических соотношений. Опыты велись на собаках с желудочными фистулами, через которые и производилось раздражение слизистой оболочки желудка механическими, пищевыми и химическими раздражителями. Подопытные животные имели также фистулы подчелюстной и околоушной желез. В опытах производился количественный и качественный учет отделяемых секретов (слюны, желудочный сок). Микроскопический контроль слизистой оболочки языка на стороне, соответствующей операции, убеждал нас в том, что блуждающий нерв dorастал до периферии и восстанавливал рецепторы языка. Для окончательного анализа анастомозных отношений нам служила осциллографическая запись спонтанных разрядов в *p. vagi*, в *p. lingualis* и в *p. chordae tympani* ниже места анастомоза до перехода последней в ткань железы.

Операции осуществлялись в такой последовательности: сначала производилась операция желудочной фистулы, затем операция фистулы двух слюнных желез и, наконец, операция анастомоза *vagus*—*lingualis*. Описанные ниже результаты получены на 5 собаках, имевших анастомозы сроком от 1 года до 3 лет. Рис. 2 показывает анатомические отношения, установившиеся в области анастомоза. Препарат взят через 3 года после операции.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Раздражение всех рецепторных поверхностей, имеющих отношение к области анастомозов, и сравнительный анализ полученных ответов дали следующие результаты.

1. Механическое раздражение слизистой оболочки желудка гусиным пером через фистульное отверстие ведет к обильной секреции слюны из подчелюстной железы, т. е. из железы, получившей иннервацию от *p. vagi*, и не дает никакой секреции из околоушной железы той же стороны (рис. 3). Раздражение слизистой оболочки путем вливания концентрированного раствора бульона дает также обильную секрецию из подчелюстной железы и отсутствие ее из околоушной железы. Однако эта секреция отличается от секреции на механические раздражения большим латентным периодом (до 35—40 минут) (рис. 4). Эти факты убеждают нас в том, что анастомоз дает возможность получать рефлкторные возбуждения в пределах ядра *p. vagi*, причем область анастомоза не представляет заметного блока для эффекторных возбуждений последнего.

Интересно проследить, как распространяется возбуждение при таком виде раздражения по области гетерогенного анастомоза (рис. 1). Раздражение слизистой оболочки желудка приходит к нормальному ядру блуждающего нерва и здесь становится в своей эффекторной части диффузным. Нормально оно должно было переходить на центробежные волокна блуждающих нервов, которые иннервируют секреторный аппарат кишечника. Как происходит дело сейчас? В то время как по нормальному блуждающему нерву импульсы направляются в сторону же-

лудка и кишок, по анастомозированному блуждающему нерву импульсы идут в сторону подчелюстной слюнной железы. Тот факт, что при этом

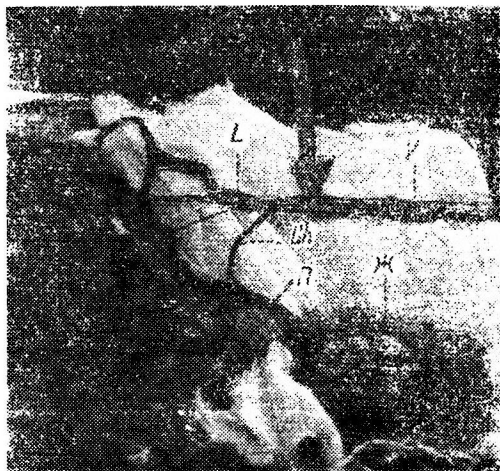
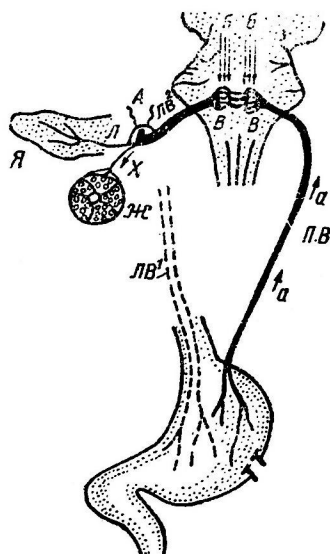


Рис. 1. Общая схема нервных соотношений после образования анастомоза vagus-lingualis. ПВ — правый n. vagus, нормальный; ЛВ¹ — левый n. vagus, дегенерировавший после перерезки; ЛВ² — центральный отрезок левого n. vagi, соединенный с язычным нервом; ВВ — ядра n. vagi; А — место анастомоза vagus-lingualis; Л — язычный нерв; Я — язык; Х — хорда; Ж — подчелюстная железа; а—а—а — путь афферентных импульсов при раздражении слизистой оболочки желудка; б—б—б — направление высоко интегрированных возбуждений коры и подкорки, возникающих при показывании пищи.

Рис. 2. Препарат анастомоза vagus lingualis, взятый через 3 года после операции. V — n. vagus; L — периферический отрезок язычного нерва; стрелка указывает место анастомозирования; Ch — Chorda tympani; Ж — подчелюстная железа.

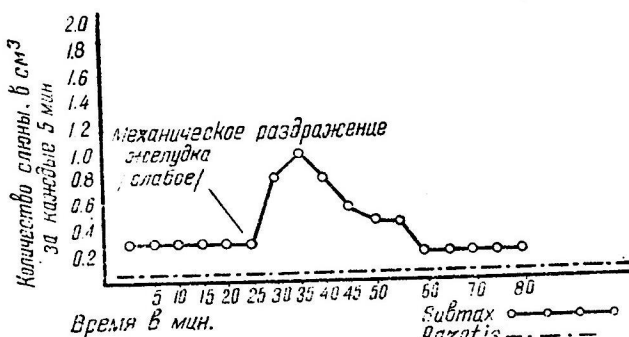


Рис. 3. Результат механического раздражения слизистой оболочки желудка.

получается секреция слюны, указывает на то, что гетерогенные импульсы ядра блуждающего нерва свободно проходят через синапсы

слюнной железы. Следовательно, мы можем заключить, что все эффекторные секреторные импульсы бульбарного уровня обладают одинаковой физиологической характеристикой.

2. Механические и химические раздражения языка в зоне иннервации блуждающим нервом не приводят к секреции слюны из подчелюстной

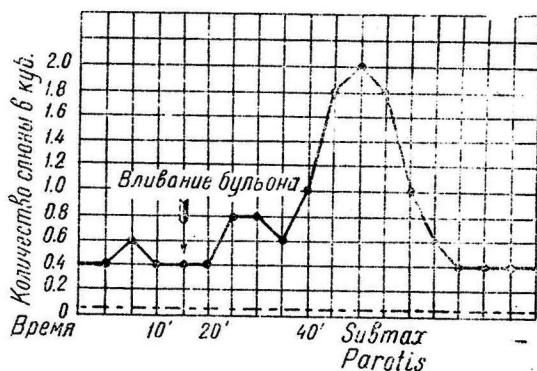


Рис. 4. Отделение слюны из подчелюстной железы при химическом раздражении слизистой оболочки желудка.

железы, иннервированной вагусом, но дают очень быстро явления кашля и рвоты, которые, очевидно, и опережают появление секреторной реакции слюнной железы. Эти наблюдения подтверждают прежние данные нашей лаборатории (Анохин и Иванов, Иванов, Шумилина). Гистологические исследования рецепторных образований языка (Gross—Bielschowsky)

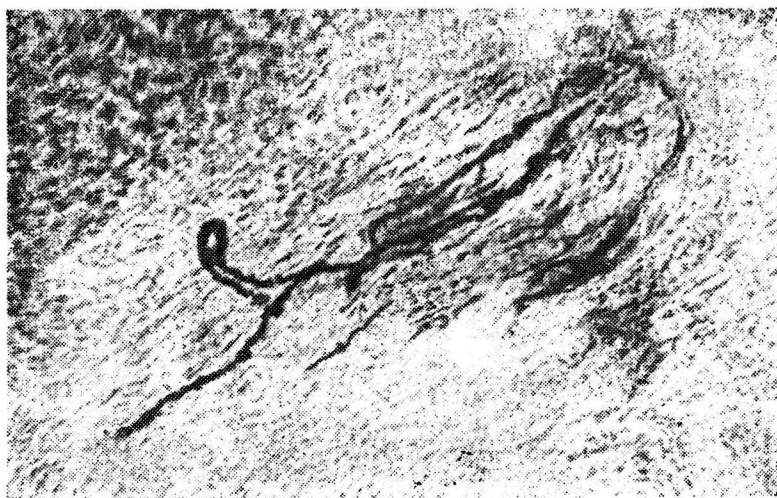


Рис. 5. Микрофотограмма сосочка языка, взятого из зоны гетерогенной иннервации блуждающим нервом.

показали их восстановление в зоне иннервации блуждающим нервом. Этот факт служил нам доказательством того, что регенерация блуждающего нерва в сторону п. lingualis закончилась полным восстановлением рецепторов языка (рис. 5).

Следовательно, отсутствие слюны из подчелюстной железы может быть объяснено тем, что тактильные рецепторы языка, дающие наибо-

более быстрые импульсы (Ляптев, 1939) способствуют тому, что в первую очередь формируется кашлевой эффекторный комплекс. Этим самым поле реакции оказывается занятым, а другие комплексы реакций заторможенными.

Самый факт восстановления рецепторов языка, в том числе и вкусовых рюмок, не является необычным. Он соответствует целиком закону постоянства конечных образований при любых гетерогенных анастомозах эффекторных нервов (Анохин, 1945). Восстановление чувствительных образований слизистой оболочки языка при гетерогенной регенерации было не раз установлено морфологическим методом (Воеске, 1917; Olmsted, 1936). Правда, имеются факторы, ограничивающие эту регенерацию, как показали опыты Лашкова в лаборатории Б. И. Лаврентьева (1940).

3. Особенный интерес представляли эксперименты, при которых показыванием подопытному животному мяса в течение 10 минут создавалась структура возбуждений значительно более сложная, чем возбуждение, возникавшее в ядрах блуждающего нерва при механическом раздражении слизистой оболочки желудка. В то время как в последнем случае главные пути для рецепторного и эффекторного возбуждения ограничиваются преимущественно бульбарными центрами и только его коллатеральное распространение идет в сторону более высших образований, в случае показывания пищи формируется прежде всего сложная структура в корково-подкорковых образованиях. Обязательным компонентом этого второго комплекса возбуждений является та таламо-гипоталамическая корреляция, которая лежит в основе пищевой эмоции. Возникал естественный вопрос: какое возбуждение в этом случае ядра блуждающих нервов передадут в сторону слюнной железы? Очевидно, как и в предыдущем эксперименте (§ 1), одно из возбуждений вагуса при показывании пищи должно пойти в сторону желудка, а другое благодаря гетерогенному анастомозу должно пойти к подчелюстной слюнной железе. Как всегда при показывании вкусной пищи животному (Павлов и сотрудники) происходит общее пищевое возбуждение животного, сопровождающееся отделением слюны из всех слюнных желез и запального желудочного сока, так было и в случае нашего эксперимента: появилась слюна из фистулы околоушной железы, желудочный сок из фистулы желудка, но в области гетерогенного анастомоза подчелюстная слюнная железа не только не дала в этом случае секреции, но, наоборот, оказалась заторможенной даже и та незначительная спонтанная секреция, которая обычно в этих случаях наблюдается. Налицо был факт активного торможения секреторных процессов слюнной железы. Предыдущие исследования показали, что сомнений в том, попадает ли возбуждение ядра блуждающего нерва к железе, не могло быть. Следовательно, надо было предположить, что импульсы блуждающего нерва при данном виде центральных возбуждений оказываются в каком-то отношении особенными.

4. Для выяснения природы этого активного устранения секреции подчелюстной железы мы проделали ряд специальных экспериментов. Воспользовавшись тем, что раздражение слизистой оболочки желудка без промаха вызывает секрецию из подчелюстной железы, мы решили произвести наложение одного возбуждения ядра блуждающего нерва на другое. Эксперимент был построен таким образом: вначале раздражалась слизистая оболочка желудка, и как только возникала секреция из подчелюстной железы, начиналось показывание пищи, т. е. производилось воздействие на ядра блуждающего нерва возбуждениями высших кортикальных уровней (рис. 6). Такой же эксперимент был произведен и на фоне секреции железы, вызванной вливанием в желудок бульона (рис. 7). Как показывают обе кривые, секреция подчелюстной железы,

вызванная возбуждениями сегментарного характера, сейчас же обрывается, как только ядро п. vagi оказывается возбужденным от высших уровней нервной системы. Наличие секреции запального желудочного сока не оставляет сомнений в том, что оба ядра блуждающего нерва находятся в этот момент в состоянии активного возбуждения.

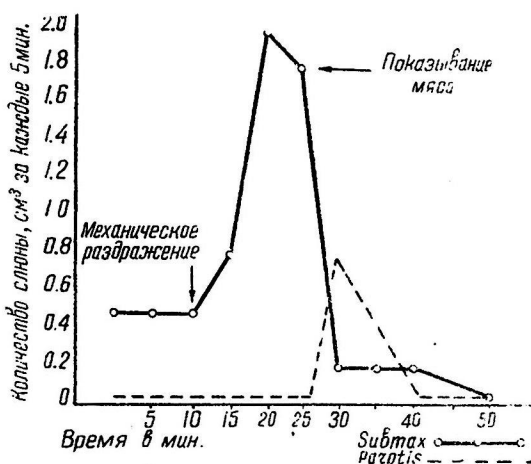


Рис. 6. Тормозящее действие кортикальных возбуждений на рефлекторную секрецию слюны, вызванную механическим раздражением слизистой оболочки желудка.

5. Возникал вопрос о том, являются ли синапсы подчелюстной слюнной железы, образованные блуждающим нервом, проходимыми для возбуждений, вызванных раздражением электрическим током от катушки Дюбуа — Реймона. Для решения этого вопроса мы предприняли прямое электрическое раздражение блуждающего нерва выше места анастомоза.

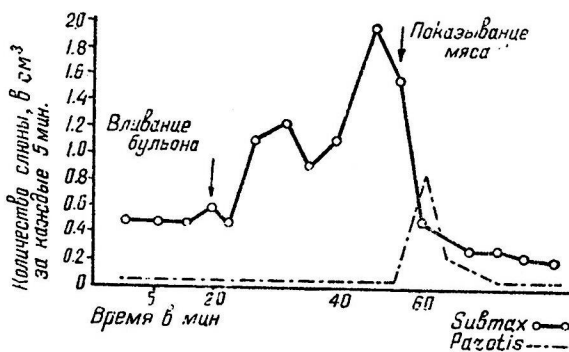


Рис. 7. Торможение секреции слюны, вызванной вливанием в желудок бульона.

Как показало это раздражение, блуждающий нерв вызывает столь же энергичное слюноотделение, как и раздражение chordae tympani.

Ниже приводится протокол одного из таких опытов с раздражением блуждающего нерва. Учет секреции происходил по мениску продвижения слюны в стеклянной трубке, положенной на линейку.

Параллельно с общим количественным учетом секреции слюны в зоне гетерогенной иннервации почти всякий раз производился качественный анализ состава слюны на плотный остаток, органические и неор-

Время	Раздражение	Расстояние катушек (в см)	Длительность раздражения (в сек.)	Скрытый период реакции (в сек.)	Секреция слюны (в см ³)	Примечание
1 ч. 36 м.	Раздражается п. <i>vagus</i> на 3 см выше анастомоза	14	30	—	—	
1 ч. 38 м.	То же	12	30	—	—	
1 ч. 40 м.	» »	10	30	8	Капля	
1 ч. 42 м.	» »	10	30	7	0.9	
2 ч. 00 м.	» »	9	40	6	2.0	Случайно было дано более дли- тельное раз- дражение
2 ч. 10 м.	» »	8	30	4	2.2	

ганические составные части. Результаты показали, что слюна, отделяемая подчелюстной железой в ответ как на раздражение слизистой оболочки желудка, так и на прямое раздражение блуждающего нерва, мало чем отличается от состава слюны, получаемой в обычных условиях.

6. Так как блуждающий нерв содержит в своем составе волокна возвратного нерва, обладающего соматическими свойствами, и посылающего ритмические разряды в систему дыхательного акта для голосовых мышц, то мы использовали эти разряды как индикатор для центральной импульсации в слюнную железу. Электроды, отводящие потенциалы к осциллографу, ставились на различных участках гетерогенных нервных стволов как в зоне п. *vagi*, так и в зоне п. *chordae*. Осциллографическая запись показала, что на всем протяжении анастомозированных нервов до перехода п. *chordae* в железу имеются ритмические дыхательные разряды, характерные обычно для возвратного нерва.

Сопоставляя данные осциллографического исследования с данными прямого раздражения блуждающего нерва, показавшие полноценность нейрожелезистого синапса, мы можем сказать, что моторные импульсы должны доходить до самых синапсов железы.

Несмотря, однако, на постоянство этой спонтанной дыхательной импульсации, которая, выражаясь фигурально, «стучится» в секреторные клетки, она не ведет к соответствующему постоянному секреторному процессу в слюнной железе. Это говорит за то, что секреторный синапс не способен пропустить импульсацию, центрально предназначенную для поперечно-полосатых мышц. Этим мы подтвердили данные других исследователей нашей лаборатории с анастомозом диафрагмального нерва с язычным (Глассон, Алексеева и Ингберман).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные эксперименты заставляют нас сделать следующие предположения о механизме секреторных процессов. Поскольку секреторные элементы подчелюстной железы в результате операции получают вполне оформленную иннервацию от ядра блуждающего нерва, мы вправе сказать, что всякое раздражение слизистой оболочки желудка вызывает рефлекторную секрецию в подчелюстной железе через ядро блуждающего нерва. Следовательно, возбуждение, предназначенное

центральными аппаратами для желудочных желез, может свободно проходить через синапсы слюнной железы и вызывать секреторный процесс. Из этого мы можем заключить, что эффекторные возбуждения ядра блуждающего нерва, вызванные путем простого рефлекса, являются одинаково адекватными для синапсов и желудочных и слюнных желез. Совсем другое положение мы должны высказать для тех случаев, когда возбуждение приходит к тем же эффекторным элементам ядра блуждающего нерва через кору головного мозга и таким образом включает в виде промежуточного звена сложные структуры коры и вегетативные аппараты межточного мозга (показывание пищи). В этом случае возбуждение ядра блуждающего нерва также выходит на конечный нейрон — на это указывает отделение запального сока, вызываемое интактным блуждающим нервом. Оно, несомненно, выходит и на анастомозированный нерв. Однако это возбуждение здесь не только не вызывает эффекта со стороны подчелюстной слюнной железы, но тормозит даже и то возбуждение, которое может в данный момент иметься налицо в ее секреторных элементах. Таким образом, в этом втором случае возбуждение конечных эффекторных нейронов ядра блуждающего нерва, определяющее отделение запального сока, оказывается уже не адекватным для синапсов слюнной железы. Следовательно, данная форма возбуждения оказалась селективной для синапсов различных желез.

Сопоставление того и другого случаев приводит нас к главнейшему выводу этой работы: эффекторное возбуждение, выходящее на конечный нейрон, претерпевает изменение в своих стимулирующих свойствах в зависимости от степени интегрированности центральных поводов для этого возбуждения.

В чем заключается это изменение?

С точки зрения установившихся в нашей лаборатории взглядов это изменение может иметь две возможные причины.

1. В условиях кортикальных поводов для возбуждения ядер блуждающего нерва, как это имеет место при показывании пищи, оба ядра *p. vagi* могут посылать на периферию импульсации, в которых сам одиночный цикл претерпевает значительную модификацию в своих фундаментальных свойствах. Иначе говоря, он может изменить свои конституционные особенности в сторону более быстрого протекания всего одиночного возбуждения. Тогда дело сводилось бы к тому блоку секреторных синапсов, который был получен в нашей лаборатории в работах Глассона, Алексеевой и Ингберман. При анастомозе *p. phrenici* с *p. thoracae* *tympani*, несмотря на мощные залпы дыхательных возбуждений, поступающих до самых синапсов железы, секрети слюны не наблюдается. Можно было бы отсутствие секреции слюны и даже торможение предшествующей секреции при показывании пищи в нашем случае свести к этому же механизму. Но такое коренное изменение нервного импульса в условиях нормального функционирования вряд ли имеет место. Для этого надо было бы допустить в составе ядра блуждающего нерва два типа совершенно различных по топлазматическим особенностям эффекторных секреторных клеток.

Гораздо более вероятна другая возможность.

2. Эффекторные элементы ядра блуждающего нерва, обуславливающие собой секреторный процесс в желудочных железах, обладают значительно более широким диапазоном частотных модуляций, чем это может быть реализовано синапсами слюнной железы.

Можно думать, что импульсы ядра блуждающего нерва, обусловленные корковым уровнем интеграции, обладают большей частотой. Косвенное подтверждение такому предположению можно видеть в особенном

качественном составе запального желудочного сока. Тогда всякий раз, как только в ядре п. vagi будут возникать возбуждения для отделения запального сока, они будут производить торможение синаптического проведения в синапсах подчелюстной слюнной железы по типу пессимального торможения (Введенский).

Такая возможность нам кажется более вероятной, и она более соответствует принципу селективных связей как между отдельными нейронами центральной нервной системы, так и между центром и рабочей периферией. Иначе говоря, наши данные заставляют думать, что подобный тип торможения является особенно вероятным при соотношении между нейронами в центральной нервной системе.

Такое различное распределение возбуждений, может являться одним из факторов, позволяющих устанавливать одновременный функциональный комплекс из различных периферических органов, имеющих близкую импульсовую характеристику. Этим самым могло бы достигаться координированное функционирование и разделение как во времени, так и в пространстве близких по характеристике возбуждений.

Дальнейшие исследования проводящих свойств синаптических аппаратов слюнных и желудочных желез должны показать, до какой степени справедливы эти предположения.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К. Проблема центра и периферии в современной физиологии нервной деятельности. Сб. „Проблема центра и периферии“, 1935.
 Анохин П. К. и А. Г. Иванов Экспериментальное изменение филогенетических связей в системе блуждающего нерва. Там же, 71, 1935.
 Анохин П. К. и В. М. Касьянов. Методика изучения специфичности эффективных импульсов. Там же, 421, 1935.
 Шумилина А. И. Физиологическая характеристика анастомоза оптического и цилиарных нервов с блуждающим. Там же, 130, 1935.
 Анохин П. К. Факторы интеграции в нервной системе. (В печати.)
 Лашков В. Ф. О трофическом действии языкоглоточного нерва. Дисс., 1940
 Boeke J. *Ergebn. d. Phys.*, 19, 1921.
 Olmsted a. Pinger. *Amer. J. of Physiol.*, 116, No. 1, 1936.

THE EFFECT OF CENTRAL FACTORS ON THE CHANGEABILITY OF PERIPHERAL EXCITATIONS

A. P. Anokhina

The Nervous System Physiology Department of the Academy of Medical Sciences of USSR.

Summary

The method used in the investigation was that of anastomosing heterogenous nerves with the view of testing different effector excitations on the same peripheral synapses.

The central segment of the vagus was sutured to the peripheral segment of the lingual nerve in such a way that after the regeneration was completed the vagus fibres formed synapses on the secretory elements of the submaxillary gland and restored the receptors of the corresponding half of the tongue mucosa. This regeneration was proved to have taken place by a microscopic test after Bielschowsky — Gross' method.

The dogs had chronic fistulae of the stomach, the submaxillary and the parotid glands, which made it possible to stimulate the work of the vagus nucleus (the stomach) and check the results of this stimulation by the secretory effect of the

parotid. In a number of cases the nature of the spontaneous impulsion of the vagus nucleus was controlled oscillographically by means of leading off the potentials from the entire length of the anastomosed nerves: from the vagus to the submaxillary gland (chorda tympani).

In the majority of cases the composition of saliva was studied with respect to its physical and non-organic components. The forms of stimulations used which ultimately produced excitation of the secretory neurons of the vagus nucleus normally conveying excitation to the glands of the gastric mucosa, were as follows:

1. Infusion into the stomach of various substances serving as chemical stimuli: beef-tea, sodium chlorate solution, acids etc.
2. Mechanic stimulation of the gastric mucosa with a goose feather.
3. Mechanic and chemical stimulation of the mucosa of the tongue within the zone of its innervation by the vagus.
4. Showing food, i. e. excitation of the complex integrative apparatus of the cortex and subcortex.

This latter stimulation also reaches the secretory neurons of the vagus nucleus, which is normally proved by the secretion of a „charging“ gastric juice.

The comparative analysis of the results obtained by using all the above mentioned stimulations leads to the conclusion that the method of anastomosing heterogenous nerve trunks is the only one to be used for comparing under natural conditions the qualities of different effectory excitations. Excitations of different degrees of the central integration can be conveyed to the same peripheral synapses.

The experimental data obtained have led the author to conclude that excitation of the final secretory neurons of the vagus nucleus depends in its characteristics on the stimulation which it has been produced by.

In cases of a mechanical or chemical stimulation of the gastric mucosa the excitation of the secretory neurons of the vagus is similar to the normal excitation of the salivation centre, for it easily reaches the chorda tympani, passes the secretory synapse of the submaxillary gland and causes the saliva secretion.

However, this similarity takes place only in the vagus nucleus stimulations after the segmentary type: only at the level of the medulla oblongata (stimulation of the stomach).

If the secretory elements of the vagus receive excitation which has been widely integrated at the higher levels of the central nervous system (the food emotion produced by the sight of tasty food), the excitation fails to incite the secretory elements of the submaxillary gland towards activity. At the moment when tasty food is being shown not only does it fail to produce secretion in the submaxillary gland but it even inhibits the secretion which started developing in response to the mechanical stimulation of the stomach.

We have come to the conclusion, that excitations reaching the final secretory neuron change their characteristic features depending on the complexity of integration at the given moment. It is unlikely that this changeability of effectory excitation should refer to a single cycle, it rather refers to the configuration and purity of these single cycles.

The paper advances and proves the idea that this modulation of excitations in the intracentral relations may serve as one of the factors of the selective connections between different centres in building up complex functional systems (integration).

О ВЗАИМООТНОШЕНИИ МЕЖДУ НАДПОЧЕЧНИКАМИ И СИМПАТИЧЕСКОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМОЙ

И. Н. Волкова и А. В. Кибяков

Кафедра нормальной физиологии Казанского медицинского института

Поступило 23 X 1945

Многочисленные исследования, начало которым положил Langley (1901), показали почти полную тождественность между действием адреналина и влиянием симпатической нервной системы. В связи с этим Elliott (1904) предположил, что симпатическая нервная система использует гормон адреналин при передаче своих импульсов иннервируемым тканям. Как известно, исследования Loewi (1921) доказали правильность предположения Elliott и привели к обнаружению симпатина — медиатора симпатической системы. Симпатин по своим биологическим качествам и химическим свойствам оказался настолько близким к адреналину, что большинство авторов считает симпатин левовращающим адреналином.

Elliott (1904, 1914) обратил внимание еще и на следующее взаимоотношение между симпатической нервной системой и адреналовой железой: удаление у животных обоих надпочечников постепенно приводит к выпадению функции тех органов, которые иннервируются симпатической нервной системой, а перед смертью такого животного исчезает и реакция органов на электрическое раздражение симпатических волокон. в то время как реакция скелетных мышц на раздражение соматических нервов полностью сохраняется.

Данные Elliott нашли подтверждение в ряде последующих работ: так, Gautrelet и Thomas (1909) сообщили, что у животных с декапсулированными надпочечниками отмечается понижение возбудимости вазомоторных симпатических волокон. В последующей работе (1909) эти авторы пришли к заключению, что в связи с нарушением функции вазомоторов у этих животных страдает и терморегуляция.

Затем Bign (1932) показал, что органы собаки при длительной перфузии их дефибрированной кровью, спустя некоторое время перестают отвечать на раздражения симпатических волокон. Если же прибавить к перфузируемому раствору адреналин, то в этих органах снова появляется сосудодвигательный эффект. Васq (1938) поставил аналогичные опыты с сердцем лягушки и обнаружил, что окисленный адреналин, уже физиологически неактивный, также восстанавливает на сердце симпатический эффект, утраченный при перфузии. Эти данные привели автора к предположению, что в животном организме материалом для построения симпатина служит окисленный адреналин.

Мы поставили себе задачу изучить, какие изменения в связи с экстирпацией надпочечников наступают в функции симпатической нервной системы и, в частности, в ее способности выделять в своих периферических аппаратах симпатин.

В настоящей работе приводятся результаты этих исследований.

МЕТОДИКА

Опыты проводились на лягушках (*Rana esculenta*), из которых притовлялся препарат Lawen. Через сосуды препарата пропускался раствор Рингера; оттекавшая из венозной канюли препарата жидкость собиралась двумя порциями: одна до раздражения, другая во время раздражения симпатических волокон.

Раздражение производилось индукционным током от катушки Ziemmermann; источником тока являлся аккумулятор 2.5V. Для обнаружения сосудодвигательного эффекта капли оттекающей от препарата жидкости регистрировались на кимографе через систему капсул Migeu. Исследования проводились на серии лягушек, у которых были экстирпированы надпочечники. Экстирпация надпочечников производилась выжиганием их электрическим термокаутером. Препараты Lawen притовлялись из лягушек, взятых в различные сроки после удаления надпочечников. На этих препаратах исследовались изменения, наступающие в сосудодвигательном эффекте в различные сроки после удаления надпочечников. Кроме того, собранная из вены препарата жидкость раздельно, порциями пропускалась через сосуды этого же или — чаще — нового препарата, приготовленного из неоперированной лягушки. Последняя процедура позволяла судить о содержании симпатина, появляющегося при раздражении симпатических волокон, опять-таки в различные сроки после удаления надпочечников. Для контроля производились аналогичные же опыты с раздражением вместо симпатических сосудоуживающих волокон сосудоуширяющих заднекорешковых волокон.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

1-я серия

В первой серии наших опытов мы исследовали изменения, наступающие в сосудодвигательном эффекте, вызванном раздражением симпатических волокон в разные сроки после удаления надпочечников. Кроме того, на этих же препаратах исследовалась и возможность гуморального переноса сосудодвигательного эффекта, т. е. содержание симпатина в перфузате.

В опытах, проведенных в период от ноября 1944 г. до марта 1945 г. на лягушках осеннего улова и зимовавших в лаборатории, мы получили следующие результаты.

1. На препаратах, приготовленных из лягушек, у которых за 1—2 суток перед этим были удалены надпочечники, не обнаруживалось каких-либо изменений в сосудодвигательном эффекте, вызванном раздражением симпатических волокон, по сравнению с опытами, проведенными на препаратах из неоперированных лягушек. Гуморальный перенос эффекта был ясно выражен (рис. 1).

2. У лягушек на 3-ьи сутки после экстирпации надпочечников также в большей части опытов не наблюдалось изменений в сосудодвигательном эффекте. Действие перфузата, собранного во время раздражения симпатической цепочки, оказалось лишь несколько менее выраженным, чем это имело место в опытах на неоперированных лягушках или на лягушках через 1—2 дня после операции.

3. На 4-ые сутки после операции, как правило, появлялись изменения в симпатическом сосудодвигательном эффекте (рис. 2). Эти изменения выразились в:

а) значительном понижении возбудимости симпатических волокон. В предыдущих наших опытах порог раздражения колебался от 150 до 180 мм расстояния катушек индуктория, в то время как в опытах на данных лягушках порог достигал 100—120 мм;

- б) резком укорочении латентного периода;
- в) значительном удлинении периода последствия;
- г) невозможности обнаружить симпатин в перфузате, несмотря на хорошо выраженный сосудосуживающий эффект на препарате — доноре (рис. 2).

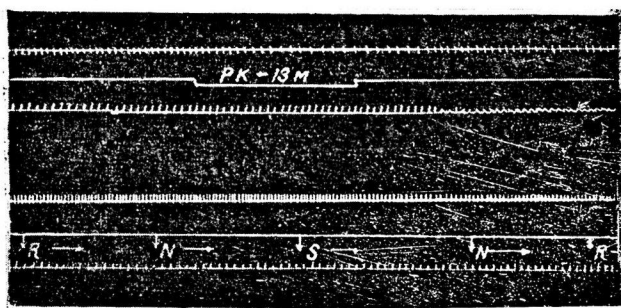


Рис. 1. Вверху: верхняя линия — сосудосуживающий эффект при раздражении симпатических волокон на 2-ые сутки после удаления надпочечников; средняя линия — отметка раздражения; нижняя линия — время по 10 сек. Внизу: гуморальный перенос этого эффекта. R — раствор Рингера; N — перфузат до раздражения, S — перфузат во время раздражения. Время 10 сек.

4. Аналогичные результаты мы получили и на лягушках на 5-ые и 6-ые сутки после экстирпации надпочечников

5. На 7-й и 8-й день после операции обычно полностью исчезал сосудодвигательный эффект на раздражение симпатических волокон, и на 8—9-й день лягушки погибали.

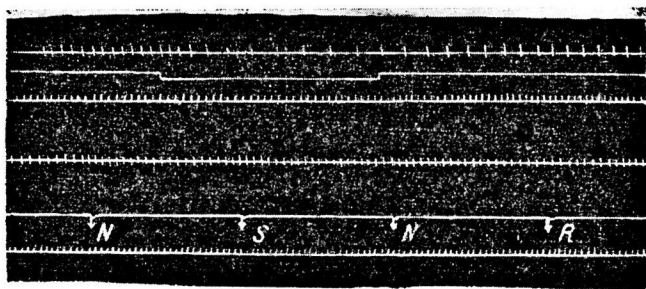


Рис. 2. Вверху: верхняя линия — сосудосуживающий эффект при раздражении волокон (р. к. — 10 см) на 4-ые сутки после удаления надпочечников; средняя линия — отметка раздражения; нижняя линия — время по 10 сек. Внизу: отсутствие гуморального переноса эффекта. Обозначения те же, что на рис. 1.

Опыты на весенне-летних лягушках дали те же результаты, что и на зимних лягушках, с той лишь разницей, что наступление смерти, а также соответственно и наступление изменений в сосудодвигательном эффекте возникало у первых несколько ранее. Обычно на 6—7-е сутки после выжигания надпочечников весенне-летние лягушки уже погибали.

В основном, два важных вывода вытекают из результатов данной серии опытов:

1. Начиная с 4—5-го дня после удаления надпочечников симпатическая нервная система лягушки продолжает вызывать сосудодвигательный эффект, но при этом не удается обнаружить в перфузате симпатина. Следовательно, передача импульсов иннервируемым тканям в симпатической нервной системе возможна и без участия симпатина. Не анализируя пока в этой статье тех изменений, которые имели место при этом в самом эффекте, мы напомним здесь работы Васц и Monnier (1936) и Васц (1936), которые были сообщены на XV Международном физиологическом конгрессе в Ленинграде. В этих работах авторы сообщили, что препарат 933F тормозит действие адреналина (resp. симпатина) на гладкую мышцу, не влияя, однако, на действие симпатической нервной системы. Следовательно, в этом случае нервно-мышечная передача осуществляется без участия симпатина. По докладам авторов на заседании конгресса в прениях выступили Cannon и Feldberg. Они указали, что отсутствие влияния 933F на передачу импульсов симпатической нервной системы объясняется не тем, что симпатическая система может передавать свои импульсы гладкой мышце без участия симпатина, а тем, что 933F при внутривенном введении не достигает синапсов, где разыгрывается передача импульсов, и, следовательно, не оказывает влияния на образование в этих синапсах симпатина. Наши опыты исключают возможность такого возражения.

2. Для образования в периферических аппаратах симпатической нервной системы симпатина необходима в организме деятельность надпочечников, вероятнее всего, секреция адреналина.

2-я серия

Для подкрепления только-что высказанного положения мы предприняли вторую серию опытов. Эта серия опытов проводилась также на лягушках, у которых были удалены надпочечники. Одной части этих лягушек взамен утерянного ими гормона вводился внутривенно адреналин. Введение адреналина производилось в *v. cutanea magna* ежедневно, начиная со второго дня после операции в количестве 0.2 см³ раствора 1:1000. Другая часть оперированных лягушек служила для контроля. На 4, 5, 6-ые сутки после операции из лягушек готовился препарат Lwep, причем, как из тех, которым вводился адреналин, так и из контрольных. Затем на этих препаратах исследовались сосудодвигательный эффект при раздражении симпатической цепочки и гуморальный перенос этого эффекта, т. е. проводились опыты, аналогичные опытам предыдущей серии. Эти опыты показали, что у лягушек, которым вводился адреналин, характер сосудодвигательного эффекта не изменялся в такой мере, в какой он изменялся у контрольных лягушек. Размеры латентного периода, периода последствия, величина порога раздражения симпатических волокон приближались к величинам, наблюдаемым у неоперированных лягушек в это время года. Параллельно с опытами на оперированных лягушках было проведено несколько опытов и на неоперированных лягушках с тем, чтобы выяснить, не наступают ли какие-либо изменения в изучаемом эффекте в связи с изменением времени года (рис. 3). Возможность гуморального переноса сосудодвигательного эффекта сохранялась у таких лягушек и на 5-й, 6-й, нередко и на 7-й день после операции, в то время как у контрольных лягушек, как правило, уже на 4-й день не удавалось обнаружить симпатина в перфузате. Следовательно, результаты этой серии опытов убеждают нас в том, что для образования симпатина в периферических аппаратах симпатической нервной системы необходима дея-

тельность надпочечников, следовательно, наличие в крови животного гормона адреналина. Вполне вероятно, что адреналин служит материалом для образования симпатина.

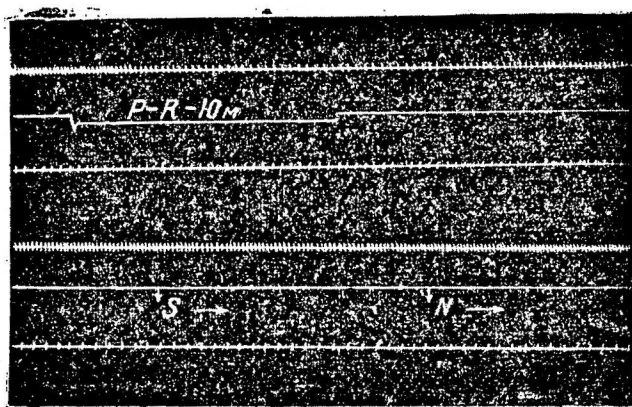


Рис. 3. Вверху: сосудосуживающий эффект при раздражении симпатических волокон на 6-ые сутки после удаления надпочечников с предварительным ежедневным введением адреналина. Внизу: гуморальный перенос сосудосуживающего эффекта. Обозначения те же, что и на рис. 1.

3-я серия

Третья серия опытов была проведена с целью выяснить, не объясняется ли нарушение в симпатической системе при выключении над-

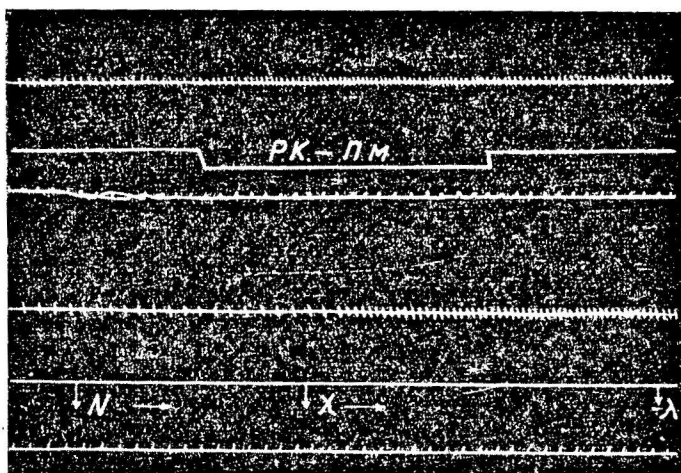


Рис. 4. Вверху: верхняя линия — сосудорасширяющий эффект при раздражении задних корешков на 6-ые сутки после удаления надпочечников; средняя линия — отметка раздражения; нижняя линия — время по 10 сек. Внизу: гуморальный перенос этого эффекта. N — перфузат до раздражения; X — перфузат во время раздражения.

почечников общей гиподинамией тканей в организме, наступившей после экстирпации этих желез; иначе говоря, насколько специфична реакция

симпатической системы по сравнению с другими отделами нервной системы. Опыты этой серии проводились также на лягушках, у которых были экстирпированы надпочечники. В различные сроки после операции из этих лягушек приготавлился препарат Lawen, через сосуды которого пропусклся раствор Рингера. Предметом изучения, однако, в этих опытах был не симпатический сосудосуживающий эффект, как в предыдущих опытах, а сосудорасширяющий эффект, вызванный раздражением задних корешков.

Опыты этой серии показали, что никаких заметных изменений в сосудорасширяющем эффекте не наступает в связи с выключением надпочечников. Мы не обнаружили изменений в исследуемом эффекте ни на 4-й, ни на 5-й, ни на 6, 7, 8-й день после операции. Гуморальный перенос сосудорасширяющего эффекта также всегда был возможным, когда этот эффект был достаточно выражен на препарате — доноре (рис. 4).

Следовательно, опыты этой серии показывают, что удаление надпочечников не отражается в какой-либо мере на заднекорешковом сосудорасширяющем аппарате, как это имеет место в симпатической нервной системе.

ВЫВОДЫ

1. Экстирпация у животных надпочечников влечет за собой нарушение функции симпатической нервной системы.

2. У лягушек в связи с выключением надпочечников удавалось проследить две фазы последовательного нарушения функции симпатической нервной системы.

а) Первая фаза наступала на 4-ые сутки после удаления надпочечников и выражалась в том, что в симпатической системе передача импульсов иннервируемым тканям не сопровождалась образованием симпатина. При этом имело место изменение характера сосудосуживающего эффекта, который был предметом нашего наблюдения. Это изменение выражалось: в понижении возбудимости, укорочении латентного периода и удлинении периода последействия.

Первая фаза, в которой передача импульсов осуществлялась без участия медиатора, продолжалась до 7—8-го дня после операции и сменялась второй фазой.

б) Вторая фаза возникала в последние сутки (7—8) перед смертью животного и выражалась в полной утрате возбудимости симпатической нервной системы.

3. Ежедневное внутривенное введение адреналина оперированным лягушкам исключало возникновение первой фазы. В этом случае нарушение функции симпатической нервной системы у лягушек с удаленными надпочечниками выражалось в полной потере возбудимости, наступающей незадолго до смерти животного.

4. Выключение надпочечников вызывало нарушение функции только симпатической нервной системы и не распространялось на другие отделы нервной системы, например, в нашем случае, на заднекорешковый сосудорасширяющий аппарат.

ЛИТЕРАТУРА

- Basq Z. M. Физиол. журн. СССР, 27, 692, 1936; Arch. Intern. Physiol., 156, 125, 417, 1938.
 Basq Z. M. et A. M. Monnier. Физиол. журн. СССР, 27, 693, 1936.
 Burn. J. Physiol., 75, 144, 1932.
 Elliott M. D. J. Physiol., 31, 20, 1904; 49, 38, 1914.

- Gautrelet et Thomas. C. R. Soc. Biol., 2 (67), 231, 378, 386, 1909
Langley. J. Physiol., 27, 224, 1901.
Loewi O. Pflüg. Arch., 189, 239, 1921; 193, 201, 1921.

ON THE INTERRELATIONS BETWEEN THE SUPRARENAL GLANDS AND THE SYMPATHETIC NERVOUS SYSTEM

I. N. Volkova and A. V. Kibiakov

The Chair of Normal Physiology of the Kazan Medical Institute

Summary

1. Extirpation of the suprarenal glands in animals brings forth disturbances in the functions of the sympathetic nervous system.

2. It has proved possible to trace two phases of successive disturbances in the function of the sympathetic nervous system in frogs following the extirpation of the suprarenal glands:

a) the first phase set in during the 4th day following the extirpation of the suprarenal glands and was characterized by the fact that the transfer of impulses over the sympathetic system to the innervated tissues was not accompanied by the formation of sympathin. Together with this, there was a change in the nature of the effect of vascular contraction, which was the object of our study. It was characterized by decreased excitability, a shortening of the latent period and a prolongation of the after-effect period.

The first phase in which the transfer of impulses was effected without the help of the mediator lasted till the 7—8th day after the operation and was succeeded by the second phase.

b) The second phase set in during the last day (the 7th or the 8th) preceding the animal's death and was characterized by a complete loss of excitability on the part of the sympathetic nervous system.

3. The daily intravenous administration of adrenalin to operated frogs excluded the onset of the first phase. In this case the disturbance in the function of the sympathetic nervous system of frogs with removed suprarenal glands was characterized by a complete loss of excitability which set in shortly before the animal's death.

4. Extirpation of the suprarenal glands caused the disturbance in the function of the sympathetic system alone and did not involve any other parts or the nervous system, for instance, in our case the posterior root apparatus of vascular dilatation.

О СТИМУЛИРУЮЩЕМ ВЛИЯНИИ ЛИБИХОВСКОГО МЯСНОГО ЭКСТРАКТА НА ГЛИКОГЕНОЛИТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ПРИ ГИПОГЛИКЕМИИ

С. М. Дионесов

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

Поступило 10 XI 1945

Изучая влияние инсулина на секреторную деятельность желудочных желез у собак и пользуясь для возбуждения секреции либиховским экстрактом, мы обнаружили, что последний в условиях гипогликемии вызывает быстрое и отчетливое повышение содержания сахара в крови. Полагая, что обнаруженное явление имеет не только практическое, но и теоретическое значение, мы предприняли специальное исследование для анализа отмеченного феномена.

Исследование было проведено на 7 собаках («Маленький», «Лис», «Долгоносик», «Бобик», «Мустик», «Найдена» и «Ночка»). У двух собак («Маленький» и «Ночка») была произведена двусторонняя субдиафрагмальная ваготомия, у остальных собак иннервация желудка не нарушалась. У «Маленького» (вес 20,5—22,0 кг) был предварительно сделан изолированный Гейденгайновский желудочек, у «Долгоносика» (вес 17,0—18,5 кг) — фистула нижнего отдела тонкого кишечника (над баугинневой заслонкой), у «Лиса» (вес 20,0 кг) — фистулы фундальной части желудка и двенадцатиперстной кишки, у «Ночки» (вес 18,5—21,5 кг — гейденгайновский изолированный желудочек и фистула желудка; «Бобик» (вес 25—27 кг), «Найдена» (вес 17 кг), и «Мустик» (24—26 кг) операциям не подвергались.

Всего на этих собаках было поставлено 136 опытов.

Опыты проводились обычно в первую половину дня. Спустя некоторое время, после того как собаки ставились в станок,¹ у них острыми прямыми («глазными») ножницами слегка надрезалась краевая вена уха и в часовое стеклышко собиралось 8—10 капель крови (первая капля отбрасывалась) для определения содержания сахара (точнее, редуцирующих веществ) по методу Hagedorn—Jensen. После одного-двух взятий крови животному вводился под кожу инсулин в различных дозах. Мы применяли всегда один и тот же аморфный («сухой») препарат инсулина Московской фабрики эндокринных препаратов (11,2 Е в 1 мг) и ex tempore приготавливали раствор для инъекции. Через несколько часов после инъекции инсулина собакам вводился в пищеварительный канал 5%-й водный «раствор» либиховского экстракта в количестве 50—150 мл. До и после вливания либиховского экстракта у собак из уха повторно бралась кровь и определялось содержание в ней сахара. Определение сахара производилось в двух параллельных пробах (расхождение не превышало 4 мг-%) и высчитывалось среднее.

Введение животному инсулина в наших опытах всегда сопровождалось значительным уменьшением содержания сахара в крови. На табл. I приведены отдельные, иллюстрирующие это, опыты. Уменьшение содержания сахара было особенно интенсивным в первые 2 часа после введения инсулина, далее, содержание сахара, незначительно снижаясь, достигало спустя 3—3,5 часа после инъекции минимума и оставалось на этом

¹ В нескольких опытах, когда инсулин вводился «Маленькому» ночью, собака оставалась в клетке до утра.

гипогликемическом уровне в течение 1.5—2 часов, после чего начинало понемногу увеличиваться.

Внешнее гипогликемическое состояние у собак выражалось в резкой слабости (животное повисало в лямках, ноги его подгибались), сонливости и совершенной безучастности (животное никак не реагировало на приближение экспериментатора — «хозяина»). В некоторых опытах наблюдалось появление у собак легких судорог.

Вливая собакам, находившимся в таком состоянии, в желудок либиховский экстракт (зондом или через фистульную трубку), уже через несколько минут можно было отметить резкое изменение их состояния: животные крепко становились на ноги, виляли хвостом, реагировали на присутствие «хозяина». Содержание сахара в крови, взятой спустя 4—14 минут после вливания либиховского экстракта, отчетливо увеличилось; в некоторых опытах это увеличение достигало 20 и более мг-%. Иллюстрируем сказанное отдельными типичными опытами (табл. 2).

Иногда это увеличение было стойким, и содержание сахара в крови более не снижалось, иногда же через некоторое время (минут через 30—45) можно было снова отметить уменьшение содержания сахара в крови и некоторое ухудшение общего состояния животного.

Чтобы проверить, не оказывают ли подобного влияния и другие жидкости, введенные собакам, находившимся в состоянии гипогликемии, т. е. выяснить, насколько специфичным является действие либиховского экстракта, мы поставили несколько опытов с вливанием в желудок собакам физиологического раствора NaCl и 5%-го раствора 95° этилового спирта. Мы убедились, что ни тот, ни другой раствор не вызывают повышения содержания сахара в крови у собак, которым перед тем были введены гипогликемизирующие дозы инсулина (табл. 3 и 4) и, следовательно, есть основание считать действие либиховского экстракта на содержание сахара в крови специфичным.

В связи с этим неизбежно должен был встать вопрос, не содержит ли сам либиховский экстракт редуцирующих веществ, которые, всасываясь из желудочно-кишечного канала, повышают содержание последних в крови. Мы убедились специальными опытами, что Либиховский экстракт, введенный в желудок собакам, не подвергшимся действию инсулина, не вызывает повышения содержания сахара в крови (табл. 5), что свидетельствует об отсутствии в либиховском экстракте достаточного количества редуцирующих веществ и заставляет допустить, что повышение содержания сахара в крови обусловливается стимулирующим (невывященной пока природы) влиянием либиховского экстракта на гликогенолитические процессы в организме и что действие это, не обнаруживаясь при нормогликемии, отчетливо выступает при гипогликемии.

Повышение содержания сахара в крови у собак, находящихся в состоянии гипогликемии, наблюдается не только при введении либиховского экстракта в желудок, но, как показали наши опыты на «Лисе», и при введении экстракта через фистулу в двенадцатиперстную кишку (табл. 6). Вливание экстракта в двенадцатиперстную кишку производилось при открытой желудочной фистуле; нам не удалось обнаружить затекания влитой жидкости из кишки в желудок.

При введении в двенадцатиперстную кишку при тех же условиях опыта физиологического раствора NaCl содержание сахара в крови практически почти не менялось (табл. 7), т. е. наблюдалось то же, что и при вливании этого раствора в желудок.

Пытаясь далее выяснить, влияет ли либиховский экстракт на содержание сахара в крови и при введении в другие отделы желудочно-кишечного тракта, мы поставили опыты с вливанием экстракта собакам

Таблица 1

Изменение содержания сахара в крови у собак под влиянием инсулина

„Маленький“				„Долгоносик“				„Лис“				„Мустик“			
Время		Сахар, в мг-%	Приме- чание	Время		Сахар, в мг-%	Приме- чание	Время		Сахар, в мг-%	Приме- чание	Время		Сахар, в мг-%	Приме- чание
час.	мин.			час.	мин.			час.	мин.			час.	мин.		
25 III 1939				10 XII 1939				29 XII 1940				6 X 1940			
9	27	97	Введен инсулин 4 Е	8	30	—	Введен инсулин 6 Е	8	50	85	Введен инсулин 7 Е	8	42	73	Введен инсулин 6 Е
9	38	98						8	55	—		8	48	—	
9	44	—		10	00	79									
				10	59	65		9	45	55		11	49	41	
11	56	56		11	35	64		10	15	47		12	12	49	
12	31	50		12	37	62		11	10	35		12	40	47	
12	43	46		12	51	63		12	00	39		13	00	45	
12	59	47		13	00	58		12	40	38		13	20	49	
13	13	41	13	18	59	13	10	37	13	40	50				
13	34	48	13	31	58	14	05	37	14	00	54				
13	49	51							14	19	56				

„Найдена“				„Ночка“				„Бобик“			
Время		Сахар, в мг-%	Приме- чание	Время		Сахар, в мг-%	Примечание	Время		Сахар, в мг-%	Примечание
час.	мин.			час.	мин.			час.	мин.		
22 X 1941				14 VIII 1941				2 VI 1941			
8	11	78	Введен инсулин 4 Е	8	20	84	Введен инсулин 8 Е	8	40	91	Введен инсулин 11 Е
8	15	—		8	22	—		8	45	—	
9	13	55		9	30	55		11	58	70	
10	00	54		10	35	53		12	10	68	
10	45	51		11	10	48		12	21	64	
11	40	51		11	54	48		12	35	65	
13	00	52		12	54	52		12	47	64	
13	37	51		13	55	54		13	01	64	
14	15	48		15	07	65		13	15	66	
								13	46	72	

Таблица 2

Изменение содержания сахара в крови у собак под влиянием инсулина и вливания в желудок либиховского экстракта

„Маленький“

Время			Примечание	Время			Примечание	Время			Примечание	Время			Примечание
час.	мин.	Сахар, в мг-%		час.	мин.	Сахар, в мг-%		час.	мин.	Сахар, в мг-%		час.	мин.	Сахар, в мг-%	
21 III 1939				1 II 1940				5 X 1938				29 VIII 1939			
9	38	93	Введен инсулин 3.8 Е	9	25	88	Введен инсулин 5 Е	5	08	—	Введен инсулин 5 Е	8	37	93	Введен инсулин 7 Е
9	48	94		9	36	92		7	57	34		8	53	93	
9	57	—		9	42	—		8	18	32		8	58	—	
10	07	93	Влит либиховский экстракт 5% 100 мл	12	07	43	Влит либиховский экстракт 5% 100 мл	8	21	—	Влит либиховский экстракт 5% 100 мл	11	14	55	Влит либиховский экстракт 5% 100 мл
10	27	55		12	19	46		8	21	—		11	26	55	
11	17	46		12	32	43		8	21	—		11	33	—	
12	07	48		12	40	—		8	21	—		11	33	—	
12	37	54						8	33	66					
12	49	54						8	58	65					
12	54	—						9	27	79		11	46	68	
				12	46	67		9	56	77		12	03	43	
				12	52	68		10	19	77		12	25	—	
				13	00	57									
13	06	82		13	20	57									Влит либиховский экстракт 5% 100 мл
13	20	82		13	40	52									
13	39	88													
13	54	88													

„Долгоносик“

Время			Примечание	Время			Примечание	Время			Примечание	Время			Примечание
час.	мин.	Сахар, в мг-%		час.	мин.	Сахар, в мг-%		час.	мин.	Сахар, в мг-%		час.	мин.	Сахар, в мг-%	
1 X 1939				7 VI 1939				7 IX 1939				23 IX 1939			
8	59	90	Введен инсулин 6 Е	9	29	95	Введен инсулин 7 Е	8	53	105	Введен инсулин 6 Е	9	10	89	Введен инсулин 5.6 Е
9	13	93		9	43	92		9	08	106		9	23	86	
9	20	—		9	50	—		9	13	—		9	38	—	
11	59	70	Влит либиховский экстракт 5% 100 мл	11	52	44	Влит либиховский экстракт 5% 100 мл	12	32	64	Влит либиховский экстракт 5% 100 мл	11	08	63	Влит либиховский экстракт 5% 100 мл
12	12	61		12	30	54		12	43	53		13	23	48	
12	20	—		12	52	55		12	48	—		13	38	43	
				12	57	56						13	42	—	
				13	05	—									
12	32	80						13	00	69					Влит либиховский экстракт 5% 100 мл
12	47	70						13	18	76					
13	06	67		13	14	71		13	42	61		13	56	71	
13	21	59		13	31	71		13	51	58		14	15	64	
				13	52	66						14	32	62	
				14	05	70						14	42	61	

(Продолжение табл. 2)

„Лис“						„Мустик“								
Время			Примечание	Время			Примечание	Время			Примечание			
час.	мин.	Сахар, в мг-%		час.	мин.	Сахар, в мг-%		час.	мин.	Сахар, в мг-%				
8 XII 1939						26 XII 1939								
8	35	—	Введен инсулин 5.5 Е	9	02	—	Введен инсулин 5.5 Е	8	27	86	Введен инсулин 10.5 Е			
10	38	56		10	38	56		8	30	—				
11	37	56		11	37	56		10	53	64				
12	18	56		12	18	56		11	35	63				
12	28	57		12	28	57		12	18	56				
12	38	—	Влит либиховский экстракт 50% 100 мл	12	38	—	Влит либиховский экстракт 50% 100 мл	12	26	52	Влит либиховский экстракт 50% 100 мл			
12	50	67		12	50	67		12	30	—				
13	07	81		13	07	81		12	36	72				
13	21	79		13	21	79		12	43	64				
13	39	79		13	39	79		12	52	54				
						15 VI 1940								
						10 VI 1941								
13	00	52		13	00	52		13	00	52				
13	17	51		13	17	51		13	09	48				
13	32	49		13	32	49		13	24	48				
						10 VI 1941								

„Найдена“				„Ночка“							
Время		Сахар, в мг-%	Примечание	Время		Сахар, в мг-%	Примечание	Время		Сахар, в мг-%	Примечание
час.	мин.			час.	мин.			час.	мин.		
8 XI 1941				11 IX 1941				29 IX 1941			
6	32	—	Введен инсулин 7 Е	8	25	81	Введен инсулин 10 Е	7	30	—	Введен инсулин 10 Е
8	36	61		8	27	—		7	43	74	
9	38	39		10	58	59		10	03	52	
9	50	34		11	11	59		10	16	46	
10	00	3	Влит ли- биховский экстракт 50% 100 мл	11	23	60	Влит ли- биховский экстракт 50% 100 мл	10	23	43	Влит ли- биховский экстракт 50% 100 мл
10	03	—		11	26	—		10	29	—	
10	08	46		11	31	7		0	34	58	
10	16	42		11	38	72		10	41	59	
10	28	43		11	51	75		10	54	47	
10	48	46		12	11	74		11	14	42	
10	02	46		12	26	75		11	29	45	

„Бобик“

Время		Сахар, в мг-%	Примечание	Время		Сахар, в мг-%	Примечание	
час.	мин.			час.	мин.			
29 X 1940				7 II 1941				
8	55	91	Введен инсулин 8 Е	8	48	89	Введен инсулин 15 Е	
9	00	—		8	50	—		
11	03	50		11	58	51		
11	38	44		12	08	51		
11	52	45		12	18	50		
11	58	—	Влит либихов- ский экстракт 5% 150 мл	1	20	—	Влит либихов- ский экстракт 5% 150 мл	
12	03	55		12	25	56		
12	12	52		12	32	67		
12	22	50		12	45	68		
12	42	49		13	05	55		
12	57	48		13	23	54		

Таблица 3

Изменения содержания сахара в крови у собак под влиянием инсулина и вливания в желудок физиологического раствора NaCl

„Долгоносик“				„Ночка“			
Время		Сахар, в мг-%	Примечание	Время		Сахар, в мг-%	Примечание
час.	мин.			час.	мин.		
25 XI 1939				7 X 1941			
8	55	84	Введен инсулин 6 Е	7	42	—	Введен инсулин 10 Е
9	02	—		8	00	77	
12	50	60		10	17	49	
13	00	62	Влит NaCl 0.9% 100 мл	10	27	51	Влит NaCl 0.9% 100 мл
13	04	—		10	38	53	
13	17	59		10	43	—	
13	30	56		10	48	47	
13	47	54		10	55	45	
14	05	52		11	07	48	
				11	27	46	
				11	43	44	

в тощую и прямую кишку. Вливание в тощую кишку мы производили у «Долгоносика» через фистульную трубку, вставленную в jejunum выше баугиниевой заслонки; вливание в прямую кишку производилось у той же собаки общепринятым способом *per anum*.

В том и другом случае содержание сахара в крови практически не менялось (табл. 8 и 9). Так как во избежание обратного выбрасывания введенного раствора из прямой кишки мы вводили в последнюю половинное количество либиховского экстракта, был поставлен, контроля ради, опыт с введением того же количества экстракта (2.5: 50) в желудок того же животного (табл. 9). Оказалось, что при введении этого количества жидкости в желудок отмеченный выше феномен полностью осуществлялся, в то время как при введении в *gestum* — отсутствовал.

Приведенные опыты свидетельствуют, таким образом, что либиховский экстракт оказывает стимулирующее влияние на гликогенолитические процессы в организме не из всех отделов желудочно-кишечного тракта; в частности, он не вызывает повышения содержания сахара в крови при введении в тот участок кишечного канала, где условия для всасывания должны быть оптимальными (*jejunum*).

Таблица 4

Изменения содержания сахара в крови у собак под влиянием инсулина и вливания в желудок 5%-го раствора 95° этилового спирта

„Маленький“

Время		Сахар, в мг-%	Примечание	Время		Сахар, в мг-%	Примечание
час.	мин.			час.	мин.		
28 III 1939				9 X 1839			
8	42	107	Введен инсулин 4 Е	8	51	81	Введен инсулин 5.5 Е
8	54	107		8	56	—	
9	06	—		12	35	39	
9	18	106		12	53	35	Влит этиловый спирт 5% 100 мл
9	38	106		12	57	—	
10	25	54	13	00	38		
11	15	54	13	05	37		
11	45	47	13	12	39		
11	55	45	13	19	36		
12	01	—	Влит этиловый спирт 5% 100 мл	13	27	36	
12	12	49		13	41	35	
12	27	45		13	57	37	
12	45	43					
13	01	51					

Таблица 5

Влияние либиховского экстракта, введенного в желудок, на содержание сахара в крови у собак

„Маленький“						„Долгоносик“											
Время			Примечание	Время			Примечание	Время			Примечание						
час.	мин.	Сахар, в мг-%		час.	мин.	Сахар, в мг-%		час.	мин.	Сахар, в мг-%							
7 VIII 1938						15 IX 1939						5 IV 1939					
8	45	80	Влит либи-ховский экстракт 5% 100 мл	8	34	68	Влит либи-ховский экстракт 5% 100 мл	14	35	81	Влит либи-ховский экстракт 5% 100 мл						
8	52	—		8	50	71		14	47	83							
				8	54	—		14	52	—							
9	14	79															
9	25	81		9	15	73		15	03	86							
9	57	78		9	48	73		15	19	85							
10	24	76		10	13	73		15	52	86							
10	42	76		10	37	69		10	23	83							
				10	56	74	16	53	82								

„Лис“				„Мустик“							
Время			Примечание	Время			Примечание	Время			Примечание
час.	мин.	Сахар, в мг-%		час.	мин.	Сахар, в мг-%		час.	мин.	Сахар, в мг-%	
3 XI 1939				5 X 1940				6 III 1941			
9	53	73	Влит либи-ховский экстракт 5% 100 мл	10	55	88	Влит либи-ховский экстракт 5% 100 мл	8	44	144	Влит либи-ховский экстракт 5% 100 мл
10	12	73		11	06	83		9	36	109	
10	37	74		11	11	—		10	06	106	
10	44	—						10	36	110	
				11	16	83		10	46	105	
				1	23	83		10	49	—	
11	00	75		11	36	87					
11	20	74		12	12	88		10	56	105	
11	40	73						11	06	106	
						11	20	101			
						11	34	106			
						11	53	106			

(Продолжение табл. 5)

„Бобик“

Время		Сахар, в мг-%	Примечание	Время		Сахар, в мг-%	Примечание
час.	мин.			час.	мин.		
8 X 1940				14 X 1940			
9	40	80	Влит либиховский экстракт 5% 100 мл	10	46	73	Влит либиховский экстракт 5% 100 мл
10	25	78		11	15	70	
10	37	78		11	25	73	
10	41	—		11	28	—	
10	47	77		11	34	67	
10	54	76		11	42	70	
11	07	77		11	54	68	
11	16	72		12	4	66	
11	42	71		12	27	67	

Таблица 6

Изменение содержания сахара в крови у собак под влиянием инсулина и вливания в duodenum либиховского экстракта

„Лас“

Время			Сахар, в мг-%	Примечание	Время			Сахар, в мг-%	Примечание	Время			Сахар, в мг-%	Примечание
час.	мин.	час.			мин.	час.	мин.							
31 XII 1939														
9	00	—	Введен инсулин 6.1 Е	9	32	93	Введен инсулин 6.2 Е	9	58	88	Введен инсулин 6.8 Е			
				9	38	—		10	05	—				
11	25	49		11	38	45		12	25	35				
12	48	46		13	22	57		12	32	36				
12	55	46	Влит либи- ховский экстракт 5% 100 мл	13	40	58	Влит либи- ховский экстракт 5% 100 мл	12	44	—	Влит либи- ховский экстракт 5% 100 мл			
13	05	—		13	45	—		12	49	62				
								12	56	55				
13	11	79		13	50	77		13	09	46				
13	19	77		13	56	81								
13	32	70		14	07	83								
13	46	72		14	15	77								
14	05	70		14	30	89								
				14	45	87								

Таблица 7

Влияние физиологического раствора NaCl, введенного в duodenum, на содержание сахара в крови

„Лис“			
Время		Сахар. в мг-%	Примечание
час.	мин.		
29 I 1940			
9	30	90	Введен инсулин 6.5 Е
9	38	—	
11	04	47	
13	24	54	
13	34	52	
13	40	—	Влит NaCl 0.9% 100 мл
13	46	51	
13	51	54	
14	05	57	
14	17	57	

Таблица 8

Изменения содержания сахара в крови у собак под влиянием инсулина и вливания в jejunum либиховского экстракта

„Долгоносик“

Время		Сахар, в мг-%	Примечание	Время		Сахар, в мг-%	Примечание
час.	мин.			час.	мин.		
1 X 1939				8 X 1939			
9	40	89	Введен инсулин 5.5 Е	9	30	87	Введен инсулин 5.2 Е
9	54	96		9	43	87	
10	02	—		9	46	—	
11	32	70		11	14	74	
13	17	70		13	25	54	
13	47	67	Влит либиховский экстракт 5% 100 мл	13	38	52	Влит либиховский экстракт 5% 100 мл
13	57	69		13	51	—	
14	19	—		13	54	49	
14	33	59		13	59	52	
14	43	60		14	04	54	
14	49	63		14	09	50	
15	06	65		14	16	46	
15	19	64		14	29	48	
				14	39	53	
				14	52	56	

Таблица 9

Изменения содержания сахара в крови у собак под влиянием инсулина и вливания в прямую кишку (левая половина таблицы) и желудок (правая половина таблицы) либиховского экстракта

„Долгоносик“

Время		Сахар, в мг-%	Примечание	Время		Сахар, в мг-%	Примечание
час.	мин.			час.	мин.		
16 IV 1939							
9	49	108	Введен инсулин 5.5 Е	9	20	109	Введен инсулин 5.5 Е.
9	56	—		9	25	—	
10	07	110		9	36	99	
10	28	104		9	52	88	
11	16	85		10	42	61	
12	06	67		11	35	57	
12	36	54	Влит либиховский экстракт 5% 50 мл	12	09	51	Влит либиховский экстракт 5% 50 мл
12	49	52		12	17	47	
12	58	—		12	23	—	
13	10	53		12	35	61	
13	26	52		12	50	61	
13	46	49		13	09	59	
13	59	49		13	23	61	
14	25	52		13	56	60	

Мы видим, следовательно, что либиховский экстракт повышает содержание сахара в крови у животного, находящегося в состоянии гипогликемии, только в том случае, если он воздействует на слизистую оболочку желудка или двенадцатиперстной кишки.

Описанный нами феномен следует, повидимому, рассматривать как явление стимулирования гликогенолитических процессов в организме.

Мы склонны допустить, что в нашем случае мы имеем дело с каким-то адренергическим фактором в слизистой оболочке желудка, обнаруживаемым при наличии гипогликемического состояния животного и воздействии на слизистую оболочку внешнего фактора в виде либиховского экстракта.

Правильно ли наше предположение, должны показать дальнейшие исследования.

ON THE STIMULATING EFFECT OF THE LIEBIG EXTRACT ON THE GLYCOGENOLYTIC PROCESSES IN HYPOGLYCEMIA

S. M. Dionessov

The Pavlov Institute of Evolutional Physiology and Pathology of the Higher Nervous Activity of the Academy of Medical Sciences of the USSR

Summary

The author studied the effect of Liebig meat extract (*Extractum carnis Liebig*) on the sugar content of blood in 7 dogs.

The Liebig extract was introduced into the stomach, the duodenum, the jejunum and the rectum. The administration of the extract (5 g per 100 ml of water) to animals having a normal content of sugar in their blood caused no change in the sugar content of blood. On the other hand the administration of the extract to animals in a state of hypoglycemia (owing to subcutaneous injections of insulin) caused a rapid and manifest rise in the sugar content of blood (sometimes by 20 mg—% and more) in cases when the extract was administered into the stomach or the duodenum; however administration of the extract into the jejunum or the rectum failed to produce any effect on the sugar content. The administration of other liquids (normal saline solution, alcohol) into the stomach of dogs under conditions of hypoglycemia did not change the sugar content of blood. The author considers that the rise in the sugar content of blood which he has observed following the administration of the Liebig extract into the stomach or the duodenum is an evidence of the stimulation of the glycogenolytic processes in the animal organism and believes that in this case we have to deal with some so far undiscovered adrenergic factor in the mucosa of the stomach or the duodenum which is only revealed in hypoglycemia and when the animal is subjected to the effect of an external stimulus in the form of the Liebig extract.

ФИЗИОЛОГИЯ И ПСИХОЛОГИЯ В НАУЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ И. М. СЕЧЕНОВА¹

С. Л. Рубинштейн

Сектор психологии Института философии Академии Наук СССР

Поступило 7 VIII 1945

Некоторые современные исследователи (Skinner, 1931, и др.) склонны утверждать, что Descartes не оказал прямого влияния на разработку учения о рефлексе, что подлинно единая историческая линия, кульминационную точку которой образует учение И. П. Павлова, идет от начавшихся в XVII же столетии физиологических исследований, посвященных мышечному сокращению (Swammerdam, Glisson, Giorgio, Baglioni и др.). Как бы то ни было, остается фактом то, что все же у Descartes — в его трактате о человеке — впервые появляется схема, рефлекса. Недаром И. П. Павлов (1938) сам указывал на Descartes как на родоначальника этого понятия и даже прямо называл понятие рефлекса «декартовским понятием».

И. М. Сеченов в «Рефлексах головного мозга» делает это декартовское понятие рефлекса центральным понятием всей своей концепции, охватывающей не только физиологию, но и психологию; вводя понятие рефлекса головного мозга, он открывает для него новую важнейшую сферу приложения. При этом, однако, своеобразный исторический парадокс заключается в том, что это понятие рефлекса, извлеченное из картезианского научного арсенала, Сеченов в своих психологических работах использует для того, чтобы преодолеть самые основы картезианского философского мирозерцания или, точнее, идеалистической составной части его.

В своей замечательной работе «Кому и как разрабатывать психологию», являющейся прямым продолжением «Рефлексов головного мозга», Сеченов, связанный с передовой общественной мыслью и русской материалистической философией, обрушивает свои удары против всей традиционной идеалистической психологии. Сеченов усматривает основной грех психологов-идеалистов в том, что они были, как он выражается, «обособителями психического». Они норовили «оторвать сознательный элемент от своего начала, внешнего импульса, и конца поступка, вырвать из целого середину, обособить ее и противопоставить остальному как «психическое» «материальному» (1943, стр. 21). Основная ошибка психологов-идеалистов заключается, по Сеченову, в том, что они выключают психику из связи реальной материальной действительности и превращают ее в некую обособленную сферу, внешне взаи-

¹ Речь на конференции, посвященной развитию рефлекторной концепции (1945).

модействующую с материей, вместо того, чтобы трактовать ее, как «психический элемент» единого процесса, начинающегося с воздействия действительности на человека и кончающегося поступком. Именно такой процесс Сеченов имеет в виду, когда он подводит психические процессы под понятие рефлексов головного мозга. Раскрытие физиологических механизмов этого процесса составляло цель его физиологических исследований.

При этом представление о роли среднего «психического элемента» у Сеченова вполне определенное. Так, уже в элементарном двигательном акте ощущение, чувствование регулирует движение, является «регулятором» его. Как это видно уже по этой трактовке соотношения ощущения и движения, Сеченов отнюдь не элиминирует средний психический элемент и не сводит его к физиологическим элементам интегрального акта, в состав которого он вводит психическое, как элемент, а во-первых, вскрывает физиологические механизмы интегрального акта и его психического элемента — в этом цель физиологических исследований, и во-вторых, определяет генезис его и функцию психического элемента в регулировании и выполнении целостного акта, кончающегося движением, речью, поступком — в этом задача психологического исследования. Поэтому естественно, что в той картине психологии, которую Сеченов набрасывает, вслед за ощущением появляются представления, мысли, чувства и т. д. Сеченов при этом справедливо замечает, что у него и в традиционной идеалистической психологии «объекты изучения, несмотря на сходство рамок, все-таки другие» (1943, стр. 33). В традиционной идеалистической психологии психический элемент отрывается от начала интегрального процесса, начинающегося с воздействия действительности на человека, и его конца — движения, речи, поступка, от всего реального контекста, с которым связана возможность его научного изучения. Это дает такую «пеструю и запутанную картину, без начала и конца, которая во всяком случае, — замечает Сеченов, — заключает в себе крайне мало приглашающего начать исследование с нее». И к этому он иронически добавляет: «Тем не менее в Германии нашлись такие люди (Герbart и его последователи), которые приняли эту картину за исходный пункт исследования и взялись распутать ее» (1943, стр. 32). Хотя Сеченов упоминает здесь специально Herbart и его последователей, данная им характеристика относится ко всей традиционной идеалистической психологии, порожденной обособителями психического; в целом ограниченная сферой сознательного, которое обособляется от начала и конца реального акта, психология не может дать никакого научного объяснения ни его механизмов, ни его генезиса. В отличие от этого Сеченов трактует психическое как интегральную часть целостного психофизиологического акта, от начала и до конца включенного в контекст материальной действительности и реального воздействия окружающей действительности на человека и человека на нее.

Таким образом, открывается возможность для того, чтобы физиологическим анализом вскрыть механизмы акта, включающего психический элемент в генетическом исследовании, проследить его развитие и объективным психологическим анализом вскрыть объективную психологическую природу «психического элемента» при посредстве функции, которую он выполняет в этом целостном акте.

Трактовка психических процессов или «деятельностей» у Сеченова, как «рефлексов головного мозга», — если брать ее не формально словесно, а по внутреннему ее содержанию и смыслу, — означала, что психическое выводится из изолированности, на которую ее обрекают «обособители психического», и включается в реальный контекст, кото-

рый завершается поступками человека. Иными словами, в трактовке психологии у Сеченова мы находим прямую антиципацию одного из центральных положений современной советской психологии. Вместе с тем именно к этому подходу Сеченова к изучению психических процессов, противопоставляемому им позициям «обособителей психического», очевидно, относится то, что Ленин (1894) говорил о методах научного психолога, противопоставляемого им психологу-метафизику.

Обособление психического в идеалистической психологии, против которого восстал Сеченов, имеет давнюю историю. Свое наиболее законченное философское оформление оно получило ни у кого иного, как именно у Descartes. Если вы откроете трактат «О человеке», в котором Descartes впервые вводит схему рефлекса, то вы увидите, что первые же строки, с которых начинается трактат, гласят дословно: «Эти люди будут состоять, как мы, из души и тела. И мне надлежит сначала описать особо (*à part*) тело, а затем тоже особо (*à part*) душу и, наконец, показать, как эти две природы (*Natures*) надо сочетать и объединить, чтобы составить людей, подобных нам».

Душа и тело это разные «природы», которые, как субстанция мыслящая, но не протяженная и протяженная, но не мыслящая, обособляются и противопоставляются друг другу. Один из великих создателей современного естествознания Descartes — материалист в понимании природы — стремится распространить материалистические принципы и на научное объяснение поведения организмов; в этих целях он вводит понятие о рефлекторной дуге. Однако вместе с тем Descartes — дуалист и идеалист в понимании духовного — оформляет то интроспективное понятие сознания, которое в течение столетий довлело над всей идеалистической психологией, косвенно обусловило и враждебную ей концепцию «поведенческой» психологии и стало средоточием кризиса психологии в начале XX столетия. Понятие рефлекса, с одной стороны, и интроспективное понимание сознания, — с другой, трактовка тела, как машины (подобно описанным Descartes для пояснения его представлений о механизмах нервной деятельности статуям, которые французские инженеры его времени возводили на фонтанах французских королевских дворцов), и психики человека, как духа, обращенного на самого себя, в равной мере идут от Descartes. Внутри самой психологии картезианский дуализм привел к полному отделению психики, как-будто бы обособленного, замкнутого в себе внутреннего мира сознания и поведения, и выразился в противопоставлении идеалистического интроспекционизма и механического «поведенчества».

Основная задача советской психологии — позитивное преодоление, на основе материалистической диалектики, этого картезианского дуализма, идеалистической составной части картезианского наследия. И в этом основном, философском, методологическом решающем вопросе Сеченов не с Descartes, а с советской психологией. Грубо говоря, советская психология занимается разрешением основной задачи, поставленной перед нашей наукой Сеченовым в его борьбе против «обособителей психического».

К разрешению основной сеченовской задачи советская психология идет, разрешая одну за другой целый ряд специальных задач психологического исследования.

К числу важнейших из этих задач, над которыми работает сейчас советская психология, относятся: 1) построение генетического учения о психике и поведении (на необходимость которого очень определенно указывал Сеченов: «Научная психология по всему своему содержанию не может быть ни чем иным, как рядом учений о происхождении психических деятельности»); 2) разработка нового учения о психических

компонентах и психологическом строении поведения и тесно связанного с ним учения о сознании, преодолевающего его «обособление». К числу этих важнейших задач относится также 3) правильное решение вопроса о взаимоотношении психологии и физиологии и воплощение его в самом построении исследования. Для того чтобы не только декларировать, но и реализовать преодоление «обособления» в плане конкретного исследования, надо устранить разрыв между физиологией — прежде всего физиологией больших полушарий головного мозга — и психологией.

Сеченов был не только физиологом, но и психологом. Психология и физиология, представленные, таким образом, в одном лице, не могли не взаимодействовать в ходе его научной деятельности. Ход научной деятельности Сеченова ярко и убедительно свидетельствует о наличии не одно-, а двусторонней зависимости между психологией и физиологией. Можно с полной определенностью говорить не только о влиянии, оказанном физиологическими исследованиями Сеченова на его психологические воззрения, как это делают обычно, но и о влиянии психологических воззрений и занятий Сеченова психологией на его физиологические исследования; не только о том, что Сеченов-физиолог дал Сеченову-психологу, но также и о том, что Сеченов-физиолог получил от Сеченова-психолога. Проблема физиологии головного мозга и потом физиологии органов чувств, вообще проблемы нейрофизиологии, несомненно, потому заняли такое выдающееся, можно прямо сказать, центральное место в исследованиях Сеченова (и благодаря ему в работах русской физиологической школы вообще), что Сеченов шел к физиологии от психологии, которой он занимался еще в юности. В силу этих психологических его интересов и, несомненно, также того значения, которое психофизическая проблема приобрела для передовой философской и общественной мысли его времени, перед ним и встали с особой значимостью проблемы физиологии головного мозга и физиологии органов чувств.

О роли, которую занятия психологическими проблемами сыграли в его важнейших физиологических исследованиях и в создании «Рефлексов головного мозга», недвусмысленно свидетельствует сам Сеченов. В своих «Автобиографических записках», переходя к изложению своих парижских опытов в лаборатории Cl. Bernard, Сеченов замечает: «Описание их требует маленького предисловия», и непосредственно вслед за этим продолжает: «Вопрос о том, что воля способна не только вызывать, но и подавлять движения, был известен, вероятно, с тех пор, как люди стали замечать на себе самих и на своих ближних способность угнетать невольные порывы к движению (например кашлю или чиханию, движениям от зуда или боли и т. п.) и противостоять вообще искушениям на различные действия». Этими замечаниями о воле начинает Сеченов свое предисловие к истории открытия им тормозных центров головного мозга. И дальше он прямо пишет (имея в виду свои опыты в лаборатории Bernard, приведшие к открытию тормозных центров головного мозга): «В Париже я сидел за опытами, имеющими прямое отношение к актам сознания и воли». В связи с этим, по его собственному свидетельству, встал перед Сеченовым вопрос об угнетении движения и вопрос о его физиологических механизмах. Парижские опыты Сеченова, направленные на его разрешение и самое их построение были связаны с работой Weber (1845) о тормозящем действии блуждающего нерва на сердце. Сеченов отмечает, что в этой работе Weber устанавливает два факта: один — «ускорение сердцебиений вслед за перерезкой нерва и замедление их до полной диастолической остановки при раздражении внешнего отрезка перерезанного нерва, откуда заключает, что нормально из головного мозга должны идти непрерывно по нерву слабые возбуждения, умеряющие деятельность сердца». «Рядом с этим, — пишет

Сеченов, — он заметил, вскользь, что известное уже в то время усиление спинно-мозговых рефлексов, вслед за отделением спинного мозга от головного, происходит, вероятно, таким же путем, т. е., что нормально идут от головного мозга слабые тормозящие влияния на отражательную деятельность спинного».

В то время, как первый факт возбудил исключительный интерес, второй оставался незамеченным до 1861 г., когда Сеченов приступил к опытам проверки его предположения. Сеченов сам определенно связывает то, что он не прошел мимо вскользь сделанного Weber и никем из исследователей до Сеченова не замеченного указания, с тем обстоятельством, что он в молодости занимался психологией; в контексте проблемы воли, которую он понимает как способность сдерживать, тормозить свои действия, замечание Weber приобрело для него особую значимость. Переходя к истории возникновения «Рефлексов головного мозга», Сеченов пишет: «... Мысль о перенесении психических явлений, со стороны способа их совершения, на физиологическую почву должна была бродить у меня в голове уже во время первого пребывания за границей, тем более, что в студенчестве я занимался психологией. Нет сомнения, что эта мысль бродила в голове и во время пребывания моего в Париже, потому что я сидел за опытами, имеющими прямое отношение к актам сознания и воли».

Сеченов в значительной мере потому смог плодотворно подойти от физиологии к психологии, что задачи самых физиологических своих исследований он определял, исходя из психологии. «Мысль о перенесении психических явлений, со стороны способа их совершения, на физиологическую почву» реализовывалась Сеченовым на основе двусторонней зависимости: физиология, в частности физиология головного мозга, вскрывает механизмы психических явлений и, таким образом, анализирует и обосновывает их, но при этом сначала психология определяет задачи этого физиологического анализа.

Таково было фактически взаимоотношение между психологией и физиологией в истории научной деятельности Сеченова. Это можно доказать документально, об этом говорит анализ трудов Сеченова, об этом же свидетельствует и его автобиография. Таково же, — я склонен утверждать, — и истинное их отношение в системе научного знания.

Физиология вскрывает физиологическим анализом физиологические механизмы психических процессов, но при этом психология, изучая психические процессы, определяет задачи физиологического анализа в этой области. От физиологии узнает психология — каковы физиологические механизмы изучаемых ею процессов, но при этом от психологии узнает физиология, что, собственно, подлежит физиологическому анализу.

Отношение между психологией и физиологией, как это выявляется в ходе научной деятельности Сеченова, таким образом, совсем не таково, каким склонны его изображать некоторые люди, стремящиеся славным именем Сеченова прикрыть свой собственный вульгарный механизм. Отношение между физиологией и психологией, выявившееся в реальном ходе научной деятельности Сеченова, в том что он делал, а не только в том, что он говорил, — вполне соответствует действительному взаимоотношению наук в системе научного знания.

Как ни существенно установление такого именно соотношения между физиологией и психологией, проблема их взаимоотношений этим еще не полностью разрешена; она этим еще не исчерпана.

Если окинуть хотя бы беглым взором современную науку с тем, чтобы уяснить себе основные тенденции ее развития, то легко убедиться, что в ней особое развитие получают сейчас пограничные, промежуточные дисциплины. Повсюду — и это особенно характерная черта

современной стадии в развитии науки — возникают промежуточные образования, перекрывающие первоначальные резкие сечения, проведенные между различными областями научного знания. Именно в этих промежуточных, узловых в двояком смысле слова, областях, в которых завязываются связи первоначально расчлененных областей, идет сейчас особенно активная и плодотворная работа.

Такой пограничной, промежуточной областью, в которой они смыкаются и переходят друг в друга, для психологии и физиологии является психофизиология. Я склонен при этом трактовать это понятие психофизиологии расширительно и разуметь под ней не только психофизиологию органов чувств, для обозначения которой обычно употреблялся этот термин, но общее учение о психофизиологических функциях, не ограничивающееся чувствительностью, а охватывающее также функции мнемическую, тоническую. Под психофизической функцией я при этом разумею психофизическое, а не только физиологическое образование, поскольку оно определено закономерностями физиологического функционирования — в отличие от более сложных психических процессов, протекание которых, обусловленное этими психофизическими закономерностями, регулируется закономерностями отражаемого им предметно-смыслового содержания.

Разработка — совместно с физиологами — психофизиологии, как пограничной области, связывающей психологию с физиологией, вскрывающей связи между ними, переход от одной к другой, является, я считаю, одной из важнейших задач нашей современной психологии. Основы для разработки психофизиологии у нас в России бесспорно заложил И. М. Сеченов. Во многом опережая науку своего времени, он в ряде пунктов, например в трактовке галтики, предвосхитил те результаты, к которым приходит наука в наше время, а во многом, по моему глубокому убеждению, он опережает ее, и мысли, брошенные им, до сих пор еще недостаточно оцененные, лишь предстоит реализовать и разработать. К этим мыслям, в частности, я отношу прежде всего его учение о зрении, о связи зрительных ощущений и движений, о воспитывающем влиянии руки на глаз, о роли мышцы в познании пространства и природы. Связь ощущения и движения, которая для психофизиологии движения приобретает центральное значение в понятии афферентации, имеет не меньшее, хотя еще недостаточно понятое и оцененное, значение и для психофизиологии ощущения. В этой связи ощущения с движением, образующей начальное звено единства психики и деятельности, — основного положения современной советской психологии, — ключ для перестройки традиционного учения об ощущениях, не чуждого феноменалистических установок, сложившихся у его создателей не без влияния кантовских идей.

Для разработки психофизиологии, действительно способной сомкнуть физиологию и психологию, вскрыть связи и переходы, их объединяющие, нужно реализовать подлинно единое психофизиологическое исследование, которое не сводилось бы к простому суммированию обособленно взятых данных физиологии, с одной стороны, и психологии, с другой стороны. Это по существу та же самая проблема, которую так остро ставил И. П. Павлов, когда он говорил о необходимости «наложить» данные психологии на физиологические данные и видел в этом одну из самых сложных и важных задач науки. Речь для нас идет при этом, конечно, не о том, чтобы, наложив, механически свести психическое к физиологическому, а о том, чтобы надлежащим образом соотнести их внутри пусть многопланного, но все же единого контекста. Эта мысль у И. М. Сеченова уже несомненно наметилась.

В речи, посвященной Helmholtz (на IX съезде естествоиспытателей), Сеченов отмечает, что до Helmholtz «исследователю в пограничной области между телесным и духовным полагалось оставаться или физиологом или психологом, но никак не смешивать обе специальности». Сеченов усматривал новаторство и особую заслугу Helmholtz в том, что он не подчинился этому традиционному, метафизическому «или — или» и переносил, где это было нужно по существу дела, — как, например, в отношении пространственного видения, — решение вопроса, возникшего на почве физиологического опыта, в план психологический. В свою очередь Сеченов счел необходимым переносить решение вопросов, возникающих в психологическом плане, как-то, например, вопрос о волевой способности «противостоять... искушениям на различные действия» и — «подавлять движения», — в область физиологического анализа механизмов, которыми это торможение осуществляется.

Мы не будем вдаваться в рассмотрение того, с достаточным ли основанием Сеченов считал Helmholtz новатором в этом деле и не приписывал ли он, по свойственной ему скромности, последнему своих собственных мыслей и установок, но во всяком случае очень поучительно, что Сеченов считал правильным в ходе исследования «в пограничной области между телесным и духовным» — в зависимости от существа дела — переносить исследование как из психологического плана в физиологический, так и из физиологического в психологический (как это, согласно Сеченову, делал Helmholtz). Таким образом, перед умственным взором Сеченова, повидимому, уже вырисовывался общий замысел такого построения исследования, при котором в ходе единого исследования, при разрешении единой проблемы, исследование переносилось бы то по преимуществу в физиологический, то в психологический план, не обособляя при этом психологических и физиологических данных друг от друга и не вырывая их из единого контекста, в который они в действительности включены. Для преодоления «обособления» психического и осуществления принципа психофизического единства не на словах только, а на деле, необходимо построение такого именно исследования.

Мы считаем, что в настоящее время наметились конкретные пути для реализации этих установок в исследованиях современных советских психологов и физиологов, в частности посвященных психофизиологии движений, часть которых была проведена в дни Великой Отечественной войны в связи с изысканием наилучших методов восстановления двигательных функций раненой руки.

Подводя итоги, я склонен сказать: от «гениального взлета сеченовской мысли» (по выражению И. П. Павлова) идут две линии: одна — это тот славный путь, увенчанный уже общим признанием и величайшими достижениями, который ведет от первой сеченовской антиципации к чеканно отработанному И. П. Павловым учению об условно-рефлекторной деятельности коры больших полушарий; вторая — определяет путь, который в течение последних лет прокладывают советские психологи, разрешая сеченовскую задачу. Преодоление «обособления» психического — это по существу и есть основное дело, которое своими средствами и своими путями делает сейчас советская психология. Лишь когда обе эти линии сомкнутся, замысел И. М. Сеченова будет осуществлен полностью, в целом, а не только в одной, пусть и очень существенной, его части.

ЛИТЕРАТУРА

- Ленин В. И. Что такое „друзья народа“ и как они воюют против социал-демократов. Соч., 7, стр. 65, 1894.
- Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. М.—Л., 1938.
- Сеченов И. М. Автобиографические записки. М., 1907; Собр. соч., 2, М., 1908; Элементы мысли. М.—Л., 1943.
- Descartes. Oeuvres de Descartes, publiées par Ch. Adam et P. Tannery, 2, Paris, 1909.
- Skinner B. F. J. gener. Psychology, 5, № 4, 1931.
-

PHYSIOLOGY AND PSYCHOLOGY IN THE I. M. SECHENOV'S SCIENTIFIC ACTIVITIES

S. L. Rubinstein

The Psychology Section of the Philosophical Institute of the Academy of Sciences of the USSR

ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Следует читать
41	19 сверху	Шрпит	Шпирт
82	1 снизу	Brawn и Harvey	Brown и Harvey
118	11 снизу	til	tail

Физиологический журнал, № 1.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Л. А. Орбели. Физиология и психология	5
К. М. Быков. Новые пути в изучении деятельности внутренних органов	14
М. К. Петрова. Сонное наркотическое и сонное гипнотическое торможения и их терапевтическое значение у экспериментальных невротиков собак	28
Э. А. Асратян. К теории и практике охранительной и целебной роли торможения	34
Г. В. Гершуни. К вопросу о взаимоотношениях между ощущением и условным рефлексом	43
А. Н. Промптов. Об условнорефлекторных компонентах в инстинктивной деятельности птиц	49
Н. В. Бекаури, А. В. Тонких и И. Ф. Шенгер. Нейроэндокринные факторы в происхождении пневмоний. Сообщение III. О гуморальном факторе в развитии пневмонии при раздражении верхних шейных симпатических узлов	64
С. А. Харитонов. К физиологической характеристике волосковых рефлексов и волосяной чувствительности	67
А. Д. Адо, А. Г. Гинецинский и Н. М. Шамарина. Аллергическая реакция скелетной мышцы	76
А. А. Волохов и Е. П. Стакалич. Данные о рефлекторной деятельности животных в период эмбрионального развития	90
А. П. Анохина. Влияние центральных факторов на изменчивость периферических возбуждений	120
И. Н. Волкова и А. В. Кибяков. О взаимоотношении между надпочечниками и симпатической нервной системой	131
С. М. Дионесов. О стимулирующем влиянии либиховского мясного экстракта на гликогенолитические процессы при гипогликемии	137
С. Л. Рубинштейн. Физиология и психология в научной деятельности И. М. Сеченова	149

CONTENTS

L. A. Orbeli. Physiology and Psychology	5
C. M. Bykov. New Ways in Studying the Activity of the Viscera.	14
M. K. Petrova. Narcotic and Hypnotic Sleep Inhibition and their Therapeutic Value in Experimentally Neurotic Dogs.	28
E. A. Nasratian. On the Theory and Practice of the Protective and Therapeutic Role of Inhibition	34
G. V. Gersuni. On the Interrelations Existing between the Threshold of Sensation and the Threshold of Conditioned Reflex.	43
A. N. Promptov. On the Conditioned Reflex Components of the Instinctive Activity in Birds.	49
N. V. Bekauri, A. V. Tonkih and I. F. Shenger. Neuroendocrine Factors in the Origin of Pneumonia. III. On the Humoral Factor in the Development of Pneumonia, when Stimulating the Upper Cervical Sympathetic Ganglia	64
S. A. Kharitonov. On the Physiological Nature of Hair Reflexes and Hair Sensitivity	67
A. D. Ado, A. G. Ginezinsky, N. M. Shamarina. The Allergic Response of the Skeletal Muscle.	78
A. A. Volohov and E. P. Stakalich. Data on the Reflex Activity of Animals during their Embryonic Development.	90
A. P. Anokhina. The Effect of Central Factors on the Changeability of Peripheral Excitations.	120
I. N. Volkova and A. V. Kibiakov. On the Interrelations between the Suprarenal Glands and the Sympathetic Nervous System	131
S. M. Dionessov. On the Stimulating Effect of the Liebig Extract on the Glycogenolytic Processes in Hypoglycemia	137
S. L. Rubinstein. Physiology and Psychology in the I. M. Sechenov's Scientific Activities	149

Цена 12 руб.

561

Адрес редакции: Ленинград, В. О. Таможенный пер., 2

Издательство Академии Наук СССР

Редакция Физиологического журнала СССР

имени И. М. СЕЧЕНОВА