



ВСЕСОЮЗНОЕ ОБЩЕСТВО ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ И ФАРМАКОЛОГОВ

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР им. И. М. СЕЧЕНОВА**

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

Редакционная коллегия:

Д. А. Бирюков (главный редактор), Д. Г. Квасов (зам. главного редактора),  
И. И. Голодов и Т. М. Турпаев (секретари), С. Я. Арбузов,  
И. А. Булыгин, Г. Е. Владимиров, А. А. Волохов, В. Е. Делов,  
В. С. Русинов, А. В. Соловьев

---

Анб. 51.

## ИЗМЕНЕНИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ В УСЛОВИЯХ РАЗРЕЖЕННОГО ВОЗДУХА

*В. Н. Зворыкин*

Кафедра физиологии Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, Ленинград

Поступило 2 II 1953

Людям разных профессий приходится в ряде случаев жить и работать в условиях разреженной атмосферы и связанного с нею пониженного парциального давления кислорода.

Многочисленные наблюдения врачей и физиологов показывают резкие нарушения работоспособности человека и изменения деятельности внутренних органов в условиях разреженной атмосферы.

Для выяснения физиологических механизмов этих изменений и разработки профилактических мероприятий необходимо изучение состояния коры больших полушарий при действии на организм разреженного воздуха с обязательным применением объективных методик (Бресткин, 1949, 1952). Однако такие данные получены в очень немногих работах, отнюдь не исчерпывающих всю сложность этого вопроса. Так, Лифшиц (1949), исследуя условные рефлексы у собак при разрежении воздуха в барокамере, выявил, что небольшие понижения барометрического давления, соответствующие высотам от 1000 до 2000 м, вызывают повышение положительных условных рефлексов и ослабление дифференцировок. Средние степени снижения давления, соответствующие высотам от 3000 до 5000 м, в опытах Лифшица вызывали появление уравнительной и парадоксальной фаз, диссоциацию секреторного и двигательного компонентов пищевого условного рефлекса и ускорение угасания условных рефлексов при их неподкреплении. Наконец, при более значительном разрежении воздуха в камере, соответствующем высотам 6000 и 7000 м, по данным того же автора наблюдалось полное торможение условных рефлексов у подопытных собак.

Айрапетьянц и Газенко (1947) обнаружили снижение величины положительного условного рефлекса и удлинение его латентного периода у собаки при разрежении воздуха в барокамере соответственно высотам 5000—7000 м.

Мы поставили перед собой задачу, расширить эти наблюдения при разрежении воздуха, соответствующем высотам до 8000 м, выделить основные факторы разрежения воздуха, вызывающие изменения высшей нервной деятельности собак в этих условиях, проследить зависимость „высотных“ изменений деятельности мозговой коры от типа высшей нервной деятельности и изучить восстановление функции коры больших полушарий после действия на организм разреженного воздуха.

## МЕТОДИКА

Исследование проведено методом пищевых слюнных условных рефлексов на четырех собаках, у которых был образован стереотип условных рефлексов на звучание звонка (зв.), зажигание электрической лампочки мощностью 3 ватта (св.), стук метронома с частотой 120 ударов в 1 мин. ( $M_{120}$ ) и дифференцировка на стук метронома с частотой 60 ударов в 1 мин. ( $M_{60}$ ). Весь стереотип включал 7 раздражителей (зв., св.,  $M_{120}$ ,  $M_{60}$ , зв., св.,  $M_{120}$ ). Подопытные собаки принадлежали к различным типам высшей нервной деятельности, которые определялись по принятой в павловских лабораториях методике. Эксперименты проводились в специально сконструированной и построенной для описываемых исследований камере, в которой возможно изучение условных рефлексов у собак при любых степенях разрежения воздуха и при заполнении ее газовыми смесями. Понижение давления в камере соответствовало высотам от 1000 до 8000 м.

Разрежение воздуха до требуемой величины („подъем“) производилось специальными насосами в течении  $3\frac{1}{2}$ —4 мин. При требуемых условиях опыта разрежения („высоте“) собаки выдерживались около 40 мин., после чего в камеру постепенно, в течение 5—6 мин., выпускался воздух из комнаты, в результате чего давление в камере выравнивалось до атмосферного („спуск“). Все реакции собак на шум насосов, струи воздуха и на другие раздражители, связанные с разрежением воздуха, предварительно угашались. В некоторых сериях опытов камера при пониженном давлении заполнялась кислородом или при нормальном давлении — газовой смесью с пониженным содержанием кислорода. „Высотные“ опыты или эксперименты с применением газовых смесей проводились после восстановления высшей нервной деятельности собак от предшествующего воздействия при интервалах времени, исключающих возникновение адаптации. Величина условных рефлексов у собак при разрежении воздуха сравнивалась с их исходной величиной, имевшей место в предшествующие дни при нормальном барометрическом давлении.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Изменения деятельности коры больших полушарий подопытных собак, наблюдавшиеся на „высотах“, были весьма многообразны и зависели прежде всего от степени разрежения воздуха. Эти изменения были наименьшими на „высоте“ 1000 м и наибольшими при разрежении воздуха, соответствующем высоте 8000 м над уровнем моря.

На небольших „высотах“ (1000—3000 м), а также во время „подъема“ на большую „высоту“ в некоторых случаях наблюдалось повышение условных рефлексов, а также растормаживание дифференцировок и „недеятельной“ (тормозной) фазы запаздывания. Повышение интенсивности условных рефлексов и укорочение латентных периодов иногда имели место и при вдыхании собаками газовой смеси с незначительным снижением в ней содержания кислорода, но при нормальном атмосферном давлении. Изменение условных рефлексов в сторону повышения при разрежении воздуха в наших опытах наблюдалось значительно реже, чем это имело место в экспериментах Лифшица, и было скорее исключением, чем правилом. Кроме того оно обычно было очень кратковременным и касалось одного-двух рефлексов. Слюноотделение при еде в этих случаях незначительно увеличивалось, а двигательные реакции животных оказывались более выраженными, чем обычно.

В большей части опытов такого возбуждения у собак не наблюдалось. Наоборот, на „высотах“, начиная с 1000 м, а также на „высотах“ 2000 и 4000 м, имело место уменьшение некоторых условных рефлексов, особенно первого (на звонок), и удлинение их латентных периодов. Дифференцировка часто при этом растормаживалась. Двигательная активность собак и в этих опытах оказывалась отчетливой, безусловное слюноотделение несколько увеличивалось, а дыхание почти не изменялось. Изменения высшей нервной деятельности на малых высотах были более выражены у собаки с ослабленными нервными процессами в коре мозга; у животного с сильным, уравновешенным и подвижным типом нервной системы торможение в коре мозга было наименьшим.

На больших высотах (6000, 7000 и 8000 м) торможение условных рефлексов и безусловного слюноотделения было выражено сильнее, вплоть до отсутствия выделения слюны при действии условных раздражителей и даже в начале еды. Часто собаки на „высотах“ 7000 и 8000 м не ели сухарного порошка. Нередко наблюдалась диссоциация секреторного и двигательного компонентов условного рефлекса. В одних случаях это выражалось в том, что у собак выделялась слюна при действии условных раздражителей, но не наблюдалось двигательной пищевой реакции, и собаки не дотрагивались до сухарного порошка. В других случаях они тянулись к еде, облизывались и даже ели, но слюна не выделялась.

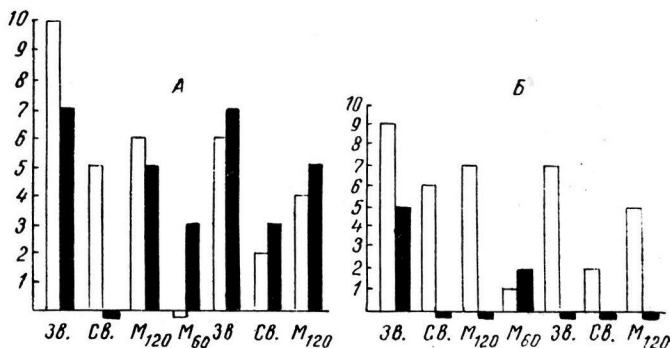


Рис. 1.

*А* — появление наркотической фазы и растормаживание дифференцировки у собаки Рыжий (оп. 23 XI 1949, „высота“ 2000 м); *Б* — появление ультрапарадоксальной фазы у собаки Белый (оп. 7 X 1949, „высота“ 7000 м). *Белые столбики* — данные контрольного опыта при нормальном атмосферном давлении; *черные столбики* — данные опыта при разрежении воздуха. *Зв.* — звонок; *Св.* — свет; *M<sub>120</sub>* — положительный условный раздражитель; *M<sub>60</sub>* — дифференцировка к нему. *Вертикальный ряд цифр* — условное слюноотделение в каплях за 20 сек.

Чрезвычайно характерным для действия всех степеней разрежения воздуха на высшую нервную деятельность собак было появление фазовых состояний (гипнотических фаз), проявляющихся в виде уравнительной, парадоксальной, наркотической, ультрапарадоксальной фаз и полного торможения условных рефлексов. Уравнительная и, особенно, парадоксальная фазы, описанные в этих условиях Лифшицем, в наших опытах наблюдались редко. В большем количестве случаев, даже на малых „высотах“ наблюдалась наркотическая фаза (рис. 1, *А*), не описанная в предшествующих работах. Для действия высоких степеней разрежения воздуха (6000, 7000 и 8000 м) оказались характерными не только полное торможение условных рефлексов, как это описывалось раньше, но и ультрапарадоксальная фаза (рис. 1, *Б*). Она наиболее часто наблюдалась у собаки безудержного типа („холерика“). При появлении фазовых состояний слюноотделение во время еды чаще оказывалось уменьшенным, двигательные реакции ослабевали, а дыхание на „высотах“ оставалось учащенным, но иногда поверхностным.

Отчетливо, особенно на больших „высотах“ и при появлении гипнотических фаз, ослаблялась подвижность нервных процессов, что выражалось, например, длительным последовательным торможением одного, а иногда двух и трех положительных условных рефлексов после применения дифференцировочного раздражителя (рис. 2). Эта инертность нервных процессов проявилась сильнее у собаки „флегматика“.

В этих условиях оказался измененным и динамический стереотип. Если при нормальном атмосферном давлении величина слюноотделения на один из раздражителей, применяемый повторно вместо стереотипа, соответствовала реакции на обычно стоявший на этом месте раздражитель, то на „высоте“ 4000 м динамический стереотип изменялся по типу уравнительной или парадоксальной фаз. В одном случае это выражалось в том, что условное слюноотделение на раздражитель, применяемый на месте звонка, света или  $M_{120}$ , было равным по величине. В другом случае оно было большим, когда раздражитель был применен на месте слабого раздражителя — света и меньшим при применении его на месте сильных раздражителей — звонка и  $M_{120}$  (рис. 3).

Условное (внутреннее) торможение при разреженном воздухе также нарушалось и довольно рано. Уже при небольших степенях понижения

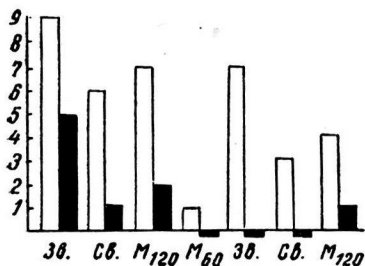


Рис. 2. Последовательное торможение условных рефлексов на звонок и свет после применения дифференцировочного раздражителя  $M_{60}$  у собаки Рыжий (оп. 1 XII 1949, „высота“ 6000 м). Обозначения те же, что и на рис. 1.

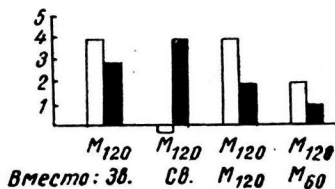


Рис. 3. Изменение динамического стереотипа в виде парадоксальной фазы у собаки Бемби (оп. 5 XI 1949, „высота“ 4000 м). Обозначения те же, что и на рис. 1.

давления в камере дифференцировки и „недеятельная“ фаза запаздывания растормаживались; на больших „высотах“ условное торможение чаще углублялось, за исключением тех случаев, когда имела место ультрапарадоксальная фаза. На „высотах“ до 5000 м угасание существенно не изменялось, а при разрежении воздуха, соответствующем высоте 5000 м, угасание условного рефлекса при неподкреплении условного раздражителя безусловным произошло вдвое скорее, чем в контрольном опыте (на 4-м неподкреплении вместо 9-го).

Несмотря на все многообразие этих изменений высшей нервной деятельности, удается выявить ряд характерных стадий, неодинаково выраженных при различных степенях разрежения воздуха.

Первой из этих стадий является кратковременная и непостоянная стадия возбуждения, характеризующаяся повышением величины условных рефлексов, растормаживанием тормозов и появлением уравнительной фазы на высоком уровне.

Вторая, более постоянная в наших опытах, начальная тормозная стадия характеризуется торможением некоторых положительных условных рефлексов наряду с растормаживанием отрицательных. В конце этой стадии нередко наблюдалась наркотическая фаза, иногда уравнительная и парадоксальная фазы. По изменениям условных рефлексов начало этой стадии напоминает внешнее торможение (отрицательную индукцию).

Третья стадия — тормозная — отличается прогрессирующим по экстенсивности и интенсивности тормозным процессом со снижением величины большинства или всех условных рефлексов, углублением дифференцировок, ускорением угасания условного слюноотделения при неподкреплении, ультрапарадоксальной и тормозной фазами и даже торможением

безусловных рефлексов. Все это говорит о широкой иррадиации тормозного процесса по коре мозга и подкорке в этой стадии действия разреженной атмосферы, характерной для высот более 6000 м.

Обе последние стадии иногда очень трудно разграничить, но все же они имеют существенные различия, заключающиеся прежде всего в неодинаковом влиянии их на условное (внутреннее) торможение, в характере фазовых состояний, в экстенсивности и интенсивности тормозного процесса, в различном уровне безусловных рефлексов. Больше того, даже фаза возбуждения иногда сочетается в одном и том же опыте с тормозными стадиями. Причиной этого является то, что действие разрежения воздуха есть динамический процесс, в котором одно состояние мозговой коры и подкорки быстро сменяет другое. Только павловский метод условных рефлексов позволяет уловить тонкие и быстро протекающие изменения в состоянии мозговой коры. Одно только наблюдение за поведением животных или человека, или использование менее точных физиологических методик не позволяет вскрыть ранних изменений в их динамике. Так, например, оживление некоторых вегетативных и двигательных реакций в начале действия разреженной атмосферы, расценивавшееся большинством авторов как следствие возбуждения в коре мозга, может на деле происходить в тормозных стадиях и зависеть от положительной индукции на подкорку с заторможенной коры. Ранние изменения в состоянии коры больших полушарий, появление фазовых состояний, нарушения условного торможения, столь четко выявляющиеся при исследовании положительных и тормозных рефлексов, обычно не обнаруживались другими методами.

Перед нами стояла задача выяснить, в какой мере описанные изменения высшей нервной деятельности собак зависят от снижения парциального давления кислорода в разреженном воздухе и в какой степени влияют другие факторы разреженной атмосферы (расширение газа в полых органах, выделение азота). Для решения этой задачи были проведены две серии опытов. Первая из них заключалась в том, что мы прослеживали характер высшей нервной деятельности собак на „высотах“ 6000, 7000 и 8000 м, но при заполнении камеры кислородом. При этом не могло быть снижения парциального давления кислорода в условиях разрежения воздуха, а следовательно не было и причины для кислородного голодания. Парциальное давление кислорода в воздухе камеры было не меньше атмосферного, т. е. 159 мм рт. ст. Следовательно, оставалось возможным действие других факторов, в первую очередь — растяжения стенок полых органов расширяющимся газом, так как выделение растворенного азота при данном режиме „подъема“ и данных „высотах“ встречается крайне редко и то только на высоте 8000 м.

Эти опыты показали, что заполнение камеры кислородом почти полностью предотвращает нарушения высшей нервной деятельности собак на „высотах“ 6000, 7000 и 8000 м. Однако все же и в этих условиях наблюдалось некоторое снижение величин условных рефлексов (рис. 4). Из данных этих опытов следует, что основным фактором, вызывающим изменения высшей нервной деятельности при разрежении воздуха в камере, является снижение парциального давления кислорода, что вполне совпадает с данными практики о благоприятном действии кислорода на высотах. Другие „высотные“ факторы оказывают меньшее влияние на высшую нервную деятельность, хотя и не являются индифферентными.

Подтверждением вывода о значении снижения парциального давления кислорода для возникновения нарушений высшей нервной деятельности явилась другая серия опытов, проведенных в ином направлении.

В этих экспериментах изучались условные рефлексы у собак при вдыхании ими газовых смесей с уменьшенным содержанием кислорода (от 19 до 10.4%), но при нормальном атмосферном давлении. При этом на животных действовал только один из „высотных“ факторов, а именно:

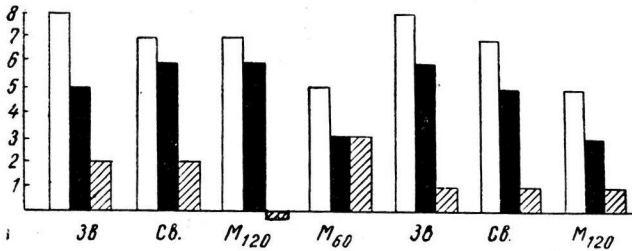


Рис. 4. Условные рефлексы у собаки Белый при нормальном атмосферном давлении и обычном составе воздуха в камере (белые столбики, оп. 10 IV 1950), на „высоте“ 8000 м при насыщении воздуха камеры кислородом до 72.6% (черные столбики, оп. 11 IV 1950) и на той же „высоте“ без добавления кислорода (заштрихованные столбики, оп. 13 IV 1950).

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

снижение парциального давления кислорода во вдыхаемом воздухе. В этих опытах наблюдалось значительное торможение условных рефлексов, причем тем большее, чем меньше было кислорода во вдыхаемой газовой смеси (рис. 5.), а также возникновение фазовых состояний.

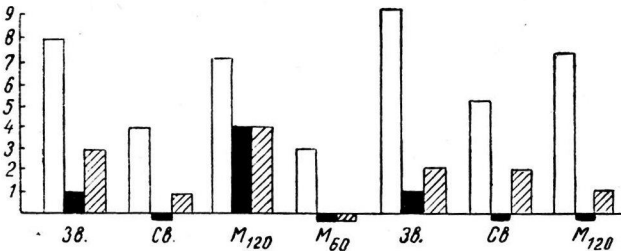


Рис. 5. Условные рефлексы у собаки Барс при нормальном атмосферном давлении и обычном составе воздуха (белые столбики, оп. 16 V 1951), при том же давлении и вдыхании газовой смеси с содержанием 14.6—11.6% кислорода (черные столбики, оп. 17 V 1950) и в обычных условиях (последнействие) (заштрихованные столбики, оп. 18 V 1950).

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Следовательно, снижение парциального давления кислорода во вдыхаемом воздухе является ведущей причиной изменений высшей нервной деятельности при разрежении воздуха.

Как же понять происхождение изменений высшей нервной деятельности при действии других „высотных“ факторов, когда при пониженном барометрическом давлении камера заполняется кислородом? Для получения ответа на этот вопрос были проведены исследования с помощью другой методики.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Опыты проводились совместно с А. А. Корешковым и П. А. Мальковым.



В этих опытах, в барокамере, на „высоту“ 6000, 7000 и 8000 м поднимались собаки, имевшие фистулы желудка и кишечника. Собаки вдыхали кислород из кислородного прибора. Фистульные отверстия были соединены с манометрами для измерения давления газа в желудочно-кишечном тракте. Одновременно регистрировались дыхание и артериальное давление (в острых и хронических опытах).

При этом оказалось, что „подъемы“ собак в барокамере при вдыхании ими кислорода вызывали изменения дыхания и кровяного давления, зависящие от степени наполнения газом желудка и кишечника. Эти изменения предотвращались максимальным удалением газа из кишечника собак, а также перерезкой блуждающих (под диафрагмой), чревных нервов и новокаиновой блокадой нервных сплетений брюшной полости. Наоборот, изменения дыхания и кровяного давления при „подъеме“ собак с кислородом нарастают, если в желудок и кишечник предварительно вводился даже небольшой дополнительный объем воздуха. Эти опыты показали влияние растяжения желудка и кишечника газом при разрежении воздуха в камере, а также выявили рефлекторный характер этих влияний. К подобным же выводам пришел Иванов (1944), проводивший опыты на собаках также в барокамере. Влияние раздувания желудка и кишечника на условные рефлексы при нормальном атмосферном давлении показано в работах Булыгина (1940), Гальперина и Прибытковой (1937), Курцина (1938) и Гончарова (1945).

Таким образом, раздувание желудочно-кишечного тракта при разрежении воздуха может также влиять на высшую нервную деятельность, и, очевидно, действием этого фактора объясняются изменения условных рефлексов у собак при разрежении воздуха, но в камере, заполненной кислородом. Это влияние имеет меньшее значение, чем снижение парциального давления кислорода, особенно на больших „высотах“. На малых и средних „высотах“, где снижение парциального давления кислорода в наружном воздухе мало, его значение, возможно, больше.

Исходя из литературных данных и результатов приведенных экспериментов, можно полагать, что влияние разрежения воздуха на высшую нервную деятельность зависит от раздражения хеморецепторов сосудов и тканей снижением парциального давления кислорода (Черниговский, 1943) и от раздражения механорецепторов желудочно-кишечного тракта (Курцин, 1952), среднего уха и придаточных полостей носа при расширении содержащегося в них газа. На больших „высотах“ к этому, очевидно, присоединяется кислородное голодание самих тканей, прежде всего нервной и, особенно, коры больших полушарий головного мозга. Возможно, что на малых „высотах“, при небольших степенях разрежения воздуха, именно поток центростремительных импульсов усиливает в коре мозга возбуждение, что мы и наблюдали иногда в наших опытах. Это возбуждение, очевидно, стимулирует компенсаторные реакции дыхания, кровообращения, обмена веществ, крови и т. д. При большем разрежении воздуха это усиление потока афферентных импульсов может, вызывая образование очагов сильного возбуждения в мозговой коре, тормозить условные рефлексы с других анализаторов по механизму внешнего торможения (отрицательной индукции). Это влияние средних степеней разрежения воздуха и характеризуется выявленными в наших опытах в начальной тормозной стадии снижением величины положительных условных рефлексов и растормаживанием тормозных. Наконец, нельзя исключить того соображения, что при более значительных степенях разрежения воздуха этот поток афферентных импульсов с хемии- и механорецепторов внутренних органов и кровеносных сосудов в кору мозга может превосходить предел работоспособности и без того уже ослабленной недостатком кислорода мозговой коры, и

тогда могут возникать условия для развития запредельного торможения, которое мы наблюдали в наших опытах в виде тормозной стадии. Торможение при этом широко иррадирует по коре мозга и переходит на подкорку. Нервные процессы становятся инертными, наблюдаются фазовые состояния, особенно ультрапарадоксальная и тормозная фазы. Торможение захватывает и двигательный анализатор. Можно полагать, исходя из значения запредельного торможения в коре головного мозга, что благодаря этому торможению предупреждается разрушение корковых клеток при разрежении воздуха.

Наши экспериментальные данные свидетельствуют о том, что в условиях разреженного воздуха изменяется сигнальная деятельность коры головного мозга. Очевидно, что это касается не только экстероцептивных, но и интероцептивных условных рефлексов, поскольку наши опыты, проведенные совместно с Айрапетьянцем (1952), показали, что при кислородном голодании резко изменяются даже более устойчивые безусловные интероцептивные рефлексы с желудка, кишечника, мочевого пузыря и кровеносных сосудов у наркотизированных кошек.

Следствием влияния больших степеней разрежения воздуха на кору головного мозга является нарушение ее работы, ослабление ее ведущей роли в функциональном объединении организма и в уравнивании его как целого с внешней средой. Это и позволяет понять физиологический механизм нарушения вегетативных функций, поведения и работоспособности человека (неадекватные поступки, персеверации, стереотипия и др.) в условиях разреженной атмосферы при восхождениях на высокие горы, при полетах без кислорода на самолетах и при кислородном голодании, возникающем в ряде заболеваний. Естественно, что у человека эти нарушения протекают еще более сложно, вследствие наличия у него второй сигнальной системы, взаимодействующей с первой сигнальной системой.

Однако, и это не менее важно, помимо нарушений ведущей роли мозговой коры, этого „верховного распорядителя и распределителя всех деятельностей организма“, факты говорят за ее огромную роль в борьбе организма с этими неблагоприятными условиями внешней среды, в защите его, в приспособлении его к этим условиям и в компенсации нарушений.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш. и О. Г. Газенко, цит. по: Бресткин М. П., 1952.  
 Айрапетьянц Э. Ш. и В. Н. Зворыкин, сб. „Вопросы физиологии интероцепции“, 1, 37, М.—Л., 1952.  
 Бресткин М. П., Тезисы докл. юбил. сессии, посвящ. 100-летию со дня рожд. И. П. Павлова, 1949; Тр. 15-го совещ. по пробл. высш. нервн. деятельн. М.—Л., 1952.  
 Булыгин И. А., Бюлл. exper. биол. и мед., 9, в. 2—3, 122, 1940.  
 Гальперин С. И. и Г. Н. Прибыткова, сб. „Опыт исследования нервно-гуморальных связей“, 3, М., 1937.  
 Гончаров П. П. О висцеральных рефлексах с кишечника. Л., 1945.  
 Курцин И. Т., Физиолог. журн. СССР, 25, 885, 1938.  
 Лифшиц А. В., Физиолог. журн. СССР, 35, 1, 1949.  
 Черниговский В. Н. Аfferентные системы внутренних органов. Киров, 1943.

## О ПЕРЕСТРОЙКЕ ИННЕРВАЦИОННЫХ ОТНОШЕНИЙ АНТАГОНИСТИЧЕСКИХ МЫШЦ (ЭЛЕКТРОМИОГРАФИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ)

*Л. В. Донская*

Кафедра нормальной физиологии Ленинградского санитарно-гигиенического  
медицинского института

Поступило 2 IV 1952

Данная работа имеет своей целью выяснить возможность коренной перестройки реципрокной иннервации антагонистических мышц при пересадке одной из них на место своего антагониста. При сухожильно-мышечных пересадках речь идет о приспособлении организма к новым условиям, связанным с нарушением координированного двигательного акта.

И. П. Павлов (1936) ясно показал, что у высших животных и человека кора больших полушарий головного мозга осуществляет связь между организмом и окружающей средой. Выработка новых координаций происходит на основе образования временных связей, на основе выработки новых условнорефлекторных связей.

Из работ Асратяна (1939 и 1947) и других исследователей известно, что собаки после ампутации конечностей или других нарушений движений приспосабливаются к окружающей обстановке и овладевают новым способом передвижения. На основании многочисленных экспериментов этот исследователь убедился в доминирующем влиянии коры головного мозга на приобретение новых координаций.

Ю. М. Уфляндом (1951) в последние годы было показано, как перестраивается реципрокная иннервация у больных детей после необходимой пересадки какой-либо мышцы на место парализованной.

Мы пытались проследить, как перестраиваются иннервационные процессы у животных при изменении функции данной мышцы на антагонистическую, что достигалось путем пересадки ее сухожилия на противоположную поверхность конечности. Очевидно, что нарушение функции мышцы приводит к нарушению реципрокной иннервации в центральной нервной системе. Восстановление же реципрокной иннервации позволяет животному вновь выполнять правильные координированные движения.

### ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Экспериментальная часть нашей работы проведена на 25 кроликах с различными вариациями оперативного вмешательства. Показателем функционального состояния мышц и их иннервационного аппарата, помимо характера передвижения животного, являлась картина биотоков, отводимых с определенных мышц. Потенциалы действия улавливались при помощи пары проволочных электродов, которые вшивались в мышцу и сохранялись в ней в течение всего периода обследований.

Регистрация потенциалов действия производилась посредством катодного осциллографа. Такие исследования многократно проводились до операции и затем после оперативного вмешательства в течение длительного срока.

Необходимо отметить, что антагонизм сгибателей и разгибателей голени кролика выявляется только при определенной позе животного. При наших исследованиях кролик привязывался к станку, спинкой кверху, причем все его конечности были вытянуты. Только при этой позе животного удавалось установить разницу в токах действия мышц-антагонистов. При вытягивании задней лапки кролика токи действия появлялись в сгибателях коленного сустава, тогда как разгибатели, расположенные на бедре, были заторможены. Это и стало исходным показателем наличия реципрокной иннервации мышц-антагонистов как до пересадки, так и после нее. Если при вытянутых конечностях животного, после пересадки сгибателя на место разгибателя, токи действия с пересаженной мышцы постепенно затухали, можно было считать, что последняя с ее иннервационным аппаратом в этих условиях начинает функционировать как разгибатель. Функциональные возможности пересаженной мышцы проверялись путем отведения биотоков при согнутой конечности животного, когда все мышцы напрягаются достаточно хорошо.

Изучение иннервационных взаимоотношений антагонистических мышц задних конечностей кролика путем изучения биотоков заставляет нас полностью склониться к понятию динамического антагонизма, выдвинутому Н. Е. Введенским и А. А. Ухтомским. Это подтверждается следующими фактами, встретившимися нам по ходу исследования:

1) четкую картину антагонизма при той позе животного, о которой говорилось выше, удавалось наблюдать только после того, как наступало угасание влияния внешней среды; при посторонних раздражителях, особенно при звуках, и сгибатели и разгибатели приходили в состояние возбуждения;

2) в молодом возрасте (до 1—1½ мес.) у крольчат центры сгибателей и разгибателей голени возбуждаются обычно одновременно; этот факт был подтвержден и хронасимметрическими исследованиями;

3) при развитии воспалительного процесса в области сгибателя разгибатель оказывался напряженным;

4) в течение недели после операции разгибатель и его иннервационный аппарат находились в состоянии возбуждения, несмотря на то, что вмешательство производилось только на сгибателе.

Результаты оперативного вмешательства показали следующее. Наиболее быстро и устойчиво перестройка иннервационных отношений происходила в том случае, когда сгибатель голени (полуперепончатая мышца) пересаживался на разгибательную поверхность, а разгибатель голени (четырёхглавая мышца) иссекался. Таким образом, пересаженная мышца оказывалась единственной, способной к выполнению разгибательной функции. В этих условиях перестройка наступала у всех животных, в среднем, через неделю, в отдельных случаях — через 3—4 дня.

Динамика перестройки иллюстрируется рис. 1.

На рис. 1 приведены осциллограммы потенциалов действия мышц кролика, у которого была произведена пересадка полуперепончатой мышцы на надколенник и иссечена четырёхглавая мышца.

Осциллограмма *A* представляет собою токи действия полуперепончатой мышцы до операции при вытянутом положении конечности, осциллограмма *B* — токи действия той же мышцы через 3 дня после операции, осциллограмма *B* — токи действия пересаженной мышцы через 7 дней после операции при вытянутой конечности и осциллограмма *Г* — токи действия той же мышцы в тот же срок, но при согнутой конечности.

Анализ электромиограмм этого рисунка показывает, что процесс перестройки совершается постепенно и что к 7-му дню пересаженная мышца вместе со своим иннервационным аппаратом приобретает антагонисти-

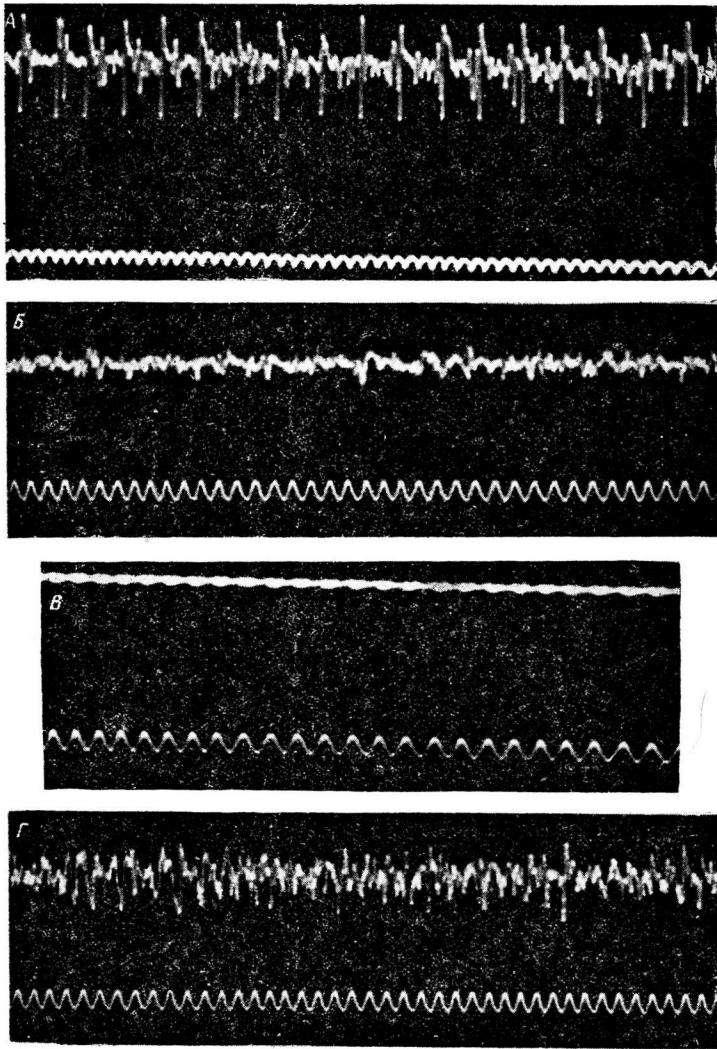


Рис. 1. Биовольтовая активность полуперепончатой мышцы до и после пересадки ее на разгибательную поверхность бедра. А — до операции при вытянутой конечности животного; Б — через 3 дня после операции при вытянутой конечности; В — через 7 дней после операции при вытянутой конечности; Г — через 7 дней после операции при согнутой конечности животного. Верхняя кривая — электромиограмма; нижняя — отметка времени (в 0.02 сек.).

ческую функцию. Это характеризуется тем, что при вытянутой конечности пересаженная мышца и ее центры находятся в заторможенном состоянии, что и было принято нами за показатель функциональной перестройки. Для проверки функционального состояния мышцы токи действия отводились при согнутой конечности животного. Как видно

из осциллограммы Г (рис. 1), мышца находится в хорошем функциональном состоянии.

Наличие перестройки подтверждается и хронасимметрическими данными, которые мы получали по ходу эксперимента. Дооперационные показатели свидетельствуют о том, что и хронаксия и реобаза у полуперепончатой мышцы всегда были меньше, чем у четырехглавой. После пересадки хронаксия полуперепончатой мышцы удлиняется, доходя до уровня показателей иссеченного антагониста (рис. 2).

Возможность функциональной перестройки центров антагонистических мышц в случае пересадки одной мышцы и иссечения ее антагониста

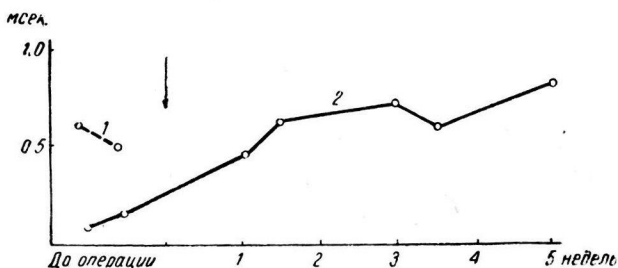


Рис. 2. Динамика хронаксии полуперепончатой мышцы после пересадки ее на разгибательную поверхность бедра. Стрелка — операция.

1 — хронаксия четырехглавой мышцы; 2 — хронаксия полуперепончатой мышцы.

объясняется формированием новых условнорефлекторных связей, которые способствуют развитию новых индукционных взаимоотношений в центрах указанных мышц. Фактором, благоприятствующим перестройке, является отсутствие антагониста пересаженной мышцы, т. е. мышцы, центры которой в порядке индукции могли бы нарушить смену возбуждательного и тормозного процесса в центрах пересаженной мышцы. При сохранении антагониста интактным или при одновременном удалении нескольких мышц на бедре перестройка антагонистических мышц затягивается на длительное время или даже совсем не осуществляется.

## ВЫВОДЫ

1. Редипрокная иннервация не есть строго фиксированное свойство центральной нервной системы. Она может замещаться новой, даже противоположной иннервацией под влиянием создания новых временных связей в корковом звене двигательного анализатора в связи с измененным характером проприоцептивной импульсации после пересадки сухожилия мышцы.

2. У кроликов наиболее благоприятными условиями для восстановления редипрокной иннервации, нарушенной путем изменения места прикрепления сгибателя голени, является отсутствие разгибателя голени. При этих условиях ограничивается развитие тормозного процесса в центрах пересаженной мышцы, который может быть вызван отрицательной индукцией со стороны центров удаленного антагониста.

## ЛИТЕРАТУРА

- Асратян Э. А., Тр. сессии инст. мозга им. В. М. Бехтерева, 11, 172, Л., 1939;  
Уч. зап. МГУ, в. 111, Психология, 2, 42, М., 1947.  
Павлов И. П. (1936), Полн. собр. трудов, 3, 553, 1949.  
Уфлянд Ю. М., Докл. на 14-м совещ. по пробл. высш. нервн. деятельн., Изд. АН СССР, 44, 1951.

## РЕФЛЕКТОРНОЕ ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ (СЛЕДОВОЕ ВОЗБУЖДЕНИЕ) НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ СПИННОГО МОЗГА

Д. П. Матюшкин

Кафедра нормальной физиологии I Ленинградского медицинского института им. И. П. Павлова

Поступило 10 VII 1952

Последствие является общим свойством рефлекторных актов. Оно обнаруживается как в простых спинальных рефлексах (Сеченов, 1863, 1891), так и в сложнейших корковых условных рефлексах (И. П. Павлов, 1926, 1928, 1949). Оно имеет место как в экстероцептивных, так и в проприоцептивных (Квасов, 1950), в интероцептивных рефлексах как в двигательных, так и в секреторных (Купалов, 1947) и в сосудистых (Рогов, 1951); при этом часто оно бывает весьма длительным (Сеченов, 1863; И. П. Павлов, 1926; Купалов и Пышина, 1951). Последствие связывает предыдущие рефлекторные акты с последующими, и это лежит в основе образования следового условного рефлекса и условного рефлекса на время (И. П. Павлов).

Из сказанного ясно, насколько важен для физиологии нервной деятельности, и в частности высшей нервной деятельности, вопрос об интимной природе рефлекторного последствия. Вместе с тем скольконбудь определенного решения этого вопроса в литературе не имеется.

Высказаны предположения о следовом возбуждении нервных клеток (Сеченов, 1863, 1891), „о вторичных рефлекторных раздражениях“ (Чирьев, 1879; Baglioni, 1900), о дисперсии импульсов во времени при прохождении через мозг, „о вращении импульсов по нервным кругам“, как об интимных механизмах последствия. Действительное значение и соотношение указанных факторов в рефлекторном последствии остаются неясными.

Настоящая работа (проведенная под руководством проф. Д. Г. Квасова) имеет своей целью вскрыть механизмы последствия двигательного спинномозгового рефлекса.

## МЕТОДИКА

Работа проводилась на спинномозговых лягушках и кроликах с перерезанным в поясничном отделе (между I и II позвонками) спинным мозгом.

Изучалось последствие рефлекторного ответа полусухожильной мышцы. Рефлекс вызывался коротким электрическим раздражением большеберцового нерва (сильным одиночным разрядом конденсатора, индукционным током секундной длительности с частотой 40—50 в 1 сек.) или щипком кожи лапки. Сокращения полусухожильной мышцы записывались на кимографе. С помощью осциллографа регистрировались колебания электрических потенциалов, возникающие в полусухожильной мышце, в иннервирующем ее нерве. Были использованы — катодно-осциллографическая установка типа ИЭМ-1 (Ушинская, Яковлев и Меницкий, 1950) и осциллографическая установка экспериментальных мастерских ГИДУВ'а.

Снятие разности потенциалов во всех случаях для мышцы было двухфазным, для нервов — однофазным. Всего поставлено около 100 опытов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

## Характеристика последствий рефлекса полусухожильной мышцы

У спинномозговой лягушки и кролика, оправившихся от шока (на 2-е сутки после операции), рефлекторный ответ полусухожильной мышцы на сильное одиночное или ритмическое односекундное раздражение большеберцового нерва характеризуется длительным следовым сокращением, достигающим иногда 30—40 сек. На 10-й секунде после раздражения высота миографической кривой составляет чаще всего примерно 40% высоты начального подъема (рис. 1). При учете электрофизиологических данных рефлекторный ответ полусухожильной мышцы лягушки и кролика (рис. 1, 1) представляется в виде значительных по частоте и амплитуде колебаний электрических потенциалов, возникающих на фоне слабой электрической активности, отражающей исходный тонус мышцы (табл. 1 и 2). Тотчас после раздражения колебания разности потенциалов достигают 1000 мкв и идут с частотой 100 в 1 сек. Затем их частота и амплитуда падают. Амплитуда уже в первые 2—3 сек. достигает исходной величины. Частота убывает менее резко: в первые 2—3 сек. — в 2—4 раза, а затем все медленнее и медленнее. Исходный уровень частоты достигается через 20—30 сек. после раздражения. Таким образом, длительное следовое сокращение полусухожильной мышцы не является контрактурой, а представляет собой результат ритмической деятельности мышечных волокон, отражающей длительное следовое возбуждение нервного центра.

Кривая остаточного сокращения мышцы и кривая падения частоты колебаний разности потенциалов мышцы в общем сходны, но первая более полого и дольше возвращается к исходному уровню, особенно у мышцы лягушки, что можно объяснить нарастанием „вязкости“ мышечного вещества в процессе сокращения (Жуков, 1949) (рис. 1).

Падение высоты сокращения и падение частоты колебаний разности потенциалов мышцы в последствии в общем подчиняются экспоненциальному закону (описанные кривые приближаются к экспоненциальным кривым). Таким образом, последствие является типичным затухающим процессом.

В деталях электрофизиологической картины рефлекторного ответа полусухожильной мышцы у кролика и у лягушки имеются существенные различия: в полусухожильной мышце кролика наблюдаются только двухфазные колебания разности электрических потенциалов, тогда как в мышце лягушки обнаруживаются еще и однофазные колебания. Однофазные колебания характерны для моментов исходного тонического возбуждения полусухожильной мышцы лягушки и для „пологой“ части последствия ее рефлекторного ответа. По форме и по периоду эти однофазные колебания тождественны описанным Жуковым и Верещагиным (1948) и отражают деятельность мышечных волокон, проводящих возбуждение с декрементом.

В электрофизиологической литературе такие длительные рефлекторные последствия до сих пор не описывались. Повидимому, это объясняется тем, что для исследователей, работавших с полусухожильной мышцей лягушки (Беритов, 1914, Bremer et Moldaver, 1934) были необычными форма и период однофазных колебаний, а также их малая амплитуда. Возможно, что эти авторы не обратили внимания на однофазные колебания, сочтя их артефактом и, таким образом, не увидели чрезвычайной длительности последствия. Электрофизиологических исследований рефлекторного последствия полусухожильной мышцы кролика, насколько нам известно, до сих пор не производилось.



Приводим электрограммы и соответствующие им кимограммы рефлекторных ответов полусухожильных мышц лягушки и кролика (рис. 1),

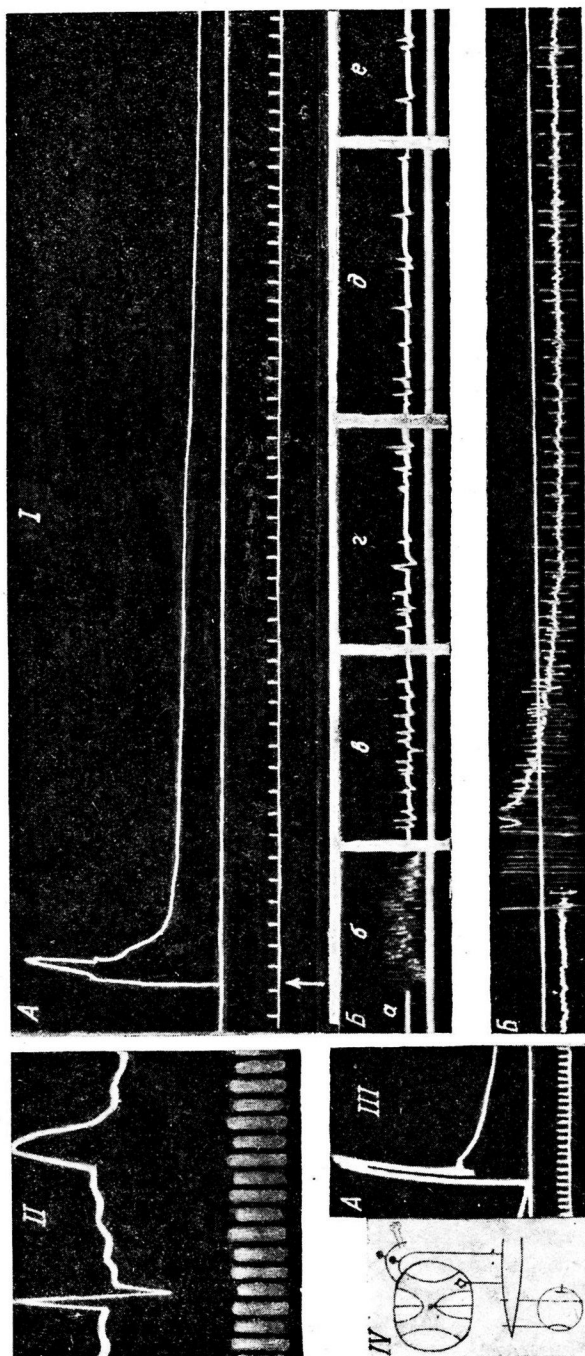


Рис. 1.

I — миограмма (A) и электрограмма (B) рефлекторного сокращения полусухожильной мышцы лягушки: а — до раздражения, б — в момент раздражения (отмечен стрелкой), в — на 10-й сек., г — на 20-й сек., д — на 30-й сек., е — на 40-й сек. после действия, внизу — отметка времени на миограмме — в сек.; II — двухфазное и однофазное колебания разности потенциалов в мышце лягушки, отметка времени — 0.01 сек.; III — миограмма (A) и электрограмма (B) рефлекторного ответа полусухожильной мышцы кролика (после частичной деафферентации), отметка времени — 0.1 сек.; IV — схема опыта.

а также таблицы, суммирующие результаты описанных выше опытов (табл. 1 и 2).

Итак, рефлекторные ответы полусухожильной мышцы лягушки и кролика характеризуются весьма длительным рефлекторным последствием.

Таблица 1  
Рефлекторное последствие у лягушек

Дата опыта и № препарата	Фон		Непосредственный ответ		Последствие				Длительность послед- действия (в 1 сек.)
	частота (в 1 сек.)	амплитуда (в мкв)	частота (в 1 сек.)	амплитуда (в мкв)	на 1—2-й секунде		на 5—10-й секунде		
					частота (в 1 сек.)	амплитуда (в мкв)	частота (в 1 сек.)	амплитуда (в мкв)	
30 II 1950, № 1	6	25	100	Более 1000	Около 100	1000—500	11—7	45	30
4 XII 1950, № 1	7	45—75	100	Более 1030	Около 100	900—450	14—10	95—45	30
4 XII 1950, № 2	6	30—75	100	Более 1000	Около 100	1100—300	10	90—45	20
29 XII 1950, № 2	1	20	100	Более 1200	Около 100	1000	19—8	75	30
6 IX 1950 . . . . .	—	—	100	Более 1000	Около 100	1000	12—4	60—24	30

Таблица 2  
Рефлекторное последствие у кроликов

Дата опыта и № препарата	Фон		Непосредственный ответ		Последствие			
	частота (в 1 сек.)	амплитуда (в мкв)	частота (в 1 сек.)	амплитуда (в мкв)	5-я секунда		10-я секунда	
					частота (в 1 сек.)	амплитуда (в мкв)	частота (в 1 сек.)	амплитуда (в мкв)
31 I 1951 { № 1 . . . . .	25	80—160	100	До 600	55	До 160	45	До 125
	1	До 160	80	До 600	40	До 160	30	До 160
6 VI 1951 { № 1 . . . . .	18	70—125	120	200	45	125	29	125
	23	70—125	160	200	49	125	45	125

### Анализ причин длительного рефлекторного последствия полусухожильной мышцы

Одной из важнейших причин последствия ряд авторов считает проприоцептивные импульсы, возникающие в мышце в связи с осуществлением рефлекторного ответа (Беритов, 1947; Крид и др., 1935).

Рассмотрим, как выглядит рефлекторный ответ нервной центра полусухожильной мышцы на электрограмме, записанной с ее „двигательного“ нерва, после удаления полусухожильной мышцы (т. е. устранения ее проприоцепции) (рис. 2, II). В этих условиях рефлекторный ответ на сильное одиночное или односекундное ритмическое раздражение большеберцового нерва проявляется в высоких (до 90 мкв) и частых (до 200 в 1 сек.) колебаниях разности потенциалов нервной веточки, возникающих на фоне исходной импульсации, отражающей тонус нервных центров. После прекращения раздражения эти колебания исчезают не сразу. Их частота и амплитуда падают сначала круто, а затем все медленнее и медленнее, достигая исходной величины лишь через 10—20 сек.

Таким образом и в этих условиях наблюдается длительное рефлекторное последствие нервного центра полусухожильной мышцы.

Кривая изменения частоты электрических потенциалов глубокой задней веточки седалищного нерва в последствии по форме соответствует кривой изменения частоты потенциалов последствия полусухожильной мышцы, полученной в предыдущем варианте опыта (рис. 3, II).

Приводим электрограммы рефлекторного возбуждения двигательного нерва полусухожильной мышцы, обусловленного коротким (1 сек.) раздражением большеберцового нерва (рис. 2).

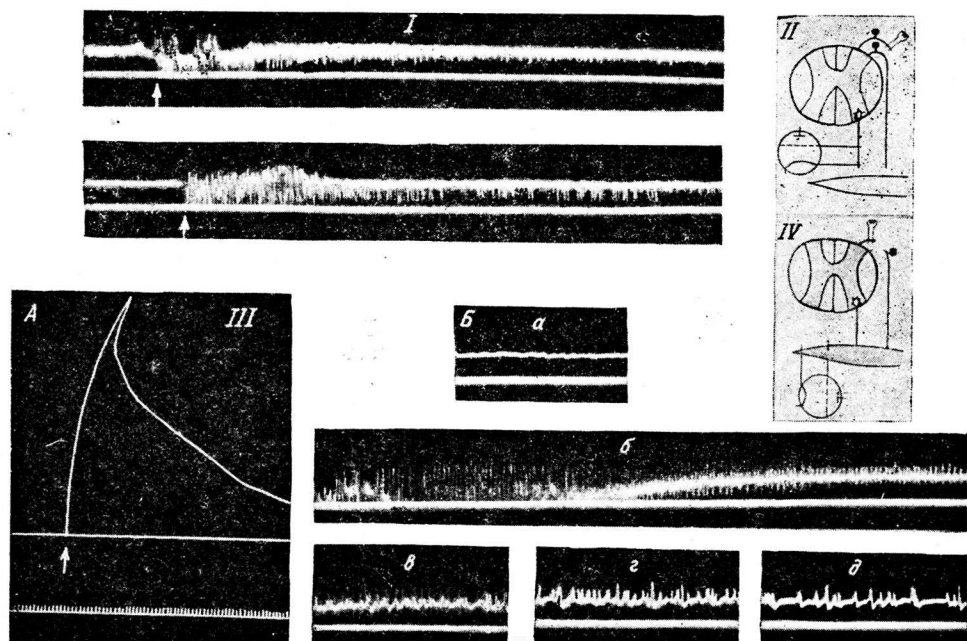


Рис. 2.

I — электрограммы рефлекторного возбуждения глубокой задней ветви седалищного нерва лягушки, моменты раздражения указаны стрелками, отметка времени  $\frac{1}{50}$  сек.; II — схема этого опыта; III — миограмма (A) и электрограмма (B) рефлекторного сокращения деафферентированной полусухожильной мышцы лягушки: а — до раздражения, б — в момент раздражения и тотчас после него, в — на 5-й сек., г — на 10-й сек., д — на 20-й сек. последствия, момент раздражения указан стрелкой, отметка времени в сек.; IV — схема этого опыта.

Рассмотрим, каково рефлекторное последствие нервного центра полусухожильной мышцы, деафферентированного путем перерезки соответствующих задних корешков (у лягушки VIII, IX и X корешков, у кролика шести задних корешков поясничного отдела).<sup>1</sup>

В этих условиях (рис. 2, IV) у лягушки и у кролика рефлекторный ответ полусухожильной мышцы на односекундное раздражение центральных отрезков соответствующих задних корешков или задней поверхности спинного мозга с помощью индукционного тока или серии конденсаторных разрядов характеризуется следовым сокращением, достигающим иногда 25—35 сек., т. е. почти столь же длительным, как и при сохранении афферентных связей центра. Судя по электрограмме, это следовое сокращение имеет ритмическую природу, т. е. отражает импульсацию нервного центра.

<sup>1</sup> У кроликов таким образом достигалась частичная деафферентация.

Таким образом нервные центры, обеспечивающие сокращение полусухожильной мышцы в защитном сгибательном рефлексе, и после деафферентации способны к весьма длительной последствию (на что уже имелись указания в литературе — Беритов, Бремер и Молдавер).

Приводим миограммы и электрограммы рефлекторных ответов деафферентированной полусухожильной мышцы лягушки (рис. 2, III) и кролика (рис. 1, III) и табл. 3, показывающую результаты нескольких таких опытов.

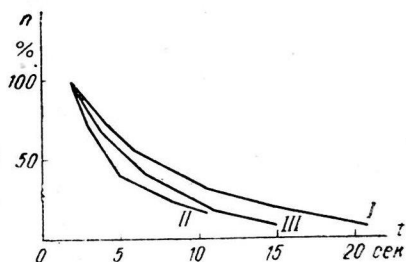


Рис. 3.

I — кривая убывания частоты колебаний разности потенциалов полусухожильной мышцы в последствии сгибательного рефлекса (амплитуда колебаний постоянна); II — то же задней ветви седлищного нерва в последствии сгибательного рефлекса (амплитуда постоянна); III — то же афферентированной полусухожильной мышцы в сгибательном рефлексе (амплитуда колебаний постоянна), опыты на лягушке; по вертикали — частота колебаний разности ( $n$ ) потенциалов (в %); по горизонтали — время (в сек.)

точных нейронов разной длины, обуславливающих дисперсию импульсов при прохождении через мозг (Крид и др., 1935; Гращенков, 1948), или же

Таблица 3

Рефлекторное последствие после деафферентации

Дата опыта	Фон		Непосредственный ответ на раздражение		Последствие		
	частота (в 1 сек.)	амплитуда (в мкв)	частота (в 1 сек.)	амплитуда (в мкв)	частота на 2—5-й секунде	амплитуда на 2—5-й секунде	продолжительность (в сек.)
Опыты на лягушках							
19 XII 1951 . . .	0	0	Около 100	Более 1000	14	60	35
21 XII 1951 . . .	0	0	Около 100	Более 1000	13	60	18
28 XII 1951 . . .	0	0	Около 100	Более 1000	5	50	16
Опыт на кролике							
29 III 1952 . . . .	0	0	—	—	До 50	До 100	14

наличием замкнутых цепочек промежуточных нейронов, обуславливающих длительную циркуляцию импульсов в мозгу (Lorente de No, 1939; Беритов, 1947; Купалов, 1947).

Описанные выше длительные следовые возбуждения центров не могут быть объяснены дисперсией импульсов в мозгу. Чтобы оценить значение фактора циркуляции импульсов, рассмотрим рефлекторный ответ нервного центра, не включающего промежуточных нейронов или включающего их в меньшем количестве, то есть центра рефлекса растяжения полусухожильной мышцы (миотатического рефлекса). Умеренное короткое растяжение полусухожильной мышцы спинальной лягушки или кролика, если мышца тонизирована, вызывает ее сокраще-

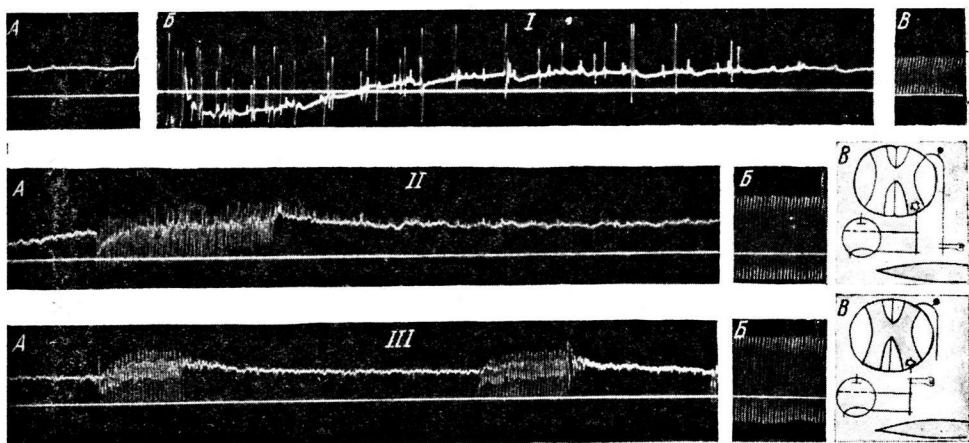


Рис. 4.

*I* — электрограмма последствия рефлекса растяжения полусухожильной мышцы лягушки: *A* — до растяжения, *B* — после прекращения растяжения, *B* — калибровка усиления — 50 мкв; *II*: *A* — электрограмма возбуждения глубокой задней ветви седалищного нерва лягушки в проприоцептивном рефлексе, *B* — калибровка усиления — 50 мкв, *B* — схема этого опыта; *III*: *A* — электрограмма возбуждения глубокой задней ветви седалищного нерва лягушки в ответ на раздражения передних корешков, отделенных от мозга; *B* — калибровка усиления — 50 мкв; *B* — схема этого опыта.

ние. Это сокращение исчезает не сразу, а постепенно, спустя некоторое время (до 8 сек.).

Электрофизиологический анализ этого следового сокращения показывает, что оно имеет в своей основе ритмическую деятельность мышечных волокон.

Приводим электрограмму рефлекса растяжения полусухожильной мышцы (рис. 4, *I*).

Электрограмма последствия рефлекса напоминает таковую защитного сгибательного рефлекса. Кривая падения частоты биотоков в последствии рефлекса растяжения соответствует описанной для защитного рефлекса (рис. 5, *I*). Таким образом и в рефлексе растяжения полусухожильной мышцы может иметь место длительное последствие.<sup>1</sup>

Рассмотрим рефлекторный ответ нервного центра миотатического рефлекса в условиях денервации сгибателей бедра (выключения их проприорецепторов).

При раздражении передней глубокой мышечной ветви седалищного нерва индукционным током в течение 0.5—1 сек. и отведения к осциллографу центрального конца задней глубокой мышечной ветви (рис. 4,

<sup>1</sup> Этот факт отмечался в литературе Квасовым (1951).

II, B) в последней обнаруживается вспышка слабых (до 50 мкв) частых колебаний (до 100 в 1 сек.) разности потенциалов, угасающая постепенно в течение нескольких секунд (2—3, иногда до 6 сек.).

Приводим соответствующую электрограмму (рис. 4, II).

Кривая падения частоты колебаний нервной веточки для этих условий подобна описанным выше (рис. 5, II). За то, что это следовое возбуждение нервных волокон имеет рефлекторную природу, говорит факт его исчезновения после перерезки седалищного нерва выше отхождения мышечных нервных веточек. Иногда при раздражении мышечных нервных веточек наблюдаются слабые рефлекторные движения сгибания пальцев и др., что отмечалось ранее Квасовым (1950). Но между этими движениями и следовой импульсацией закономерной связи нет. После слабых раздражений (р. к. 20—26 см. индукционной катушки без сердечника) следовая импульсация обнаруживается при отсутствии каких бы то ни было движений животного.

Итак, длительное последствие свойственно и центру рефлекса растяжения полусухожильной мышцы в условиях его разобщения с проприоцепторами сгибателей бедра. Этот факт противоречит представлению, утверждающему, что следовое возбуждение нервного центра целиком обусловлено дисперсией и остаточной циркуляцией импульсов в цепочках промежуточных нейронов мозга. Этот факт указывает на то, что в основе следового возбуждения нервного центра лежит длительное следовое возбуждение — следовая импульсация самих нервных клеток центральной нервной системы, что в свое время предполагал Сеченов (1891).

На то, что в основе последствия нервного центра лежит следовое возбуждение нервных клеток указывает и закономерно затухающий экспоненциальный характер последствия, присущий и нормальному, и деаферентированному центру.

О свойствах возбуждения центральных нейронов в известной мере можно судить на основании изучения свойств их отростков.

Рассмотрим реакцию периферических отрезков передних спинномозговых корешков лягушки в ответ на их раздражение индукционным током, как она выглядит через 20—30 мин. после отделения корешков от мозга.

При раздражении периферических отрезков VIII и IX передних корешков умеренным индукционным током (р. к. 20—26 см) с частотой 60 в 1 сек.<sup>1</sup> и отведении к осциллографу глубокой задней ветви седалищного нерва (рис. 4, III, B), в последней на фоне слабой ( $\approx 5$  мкв в 1 сек.) и редкой (8—10 мкв в 1 сек.) исходной импульсации возникают правильной формы более высокие ( $\approx 20$  мкв в 1 сек.) колебания, идущие с частотой раздражения. По прекращении раздражения эта импульсация тотчас исчезает, однако слабая (фоновая) импульсация оказывается учащенной (до 18—20 в 1 сек.) и усиленной. Падение частоты и амплитуды импульсов до исходной величины идет постепенно, в течение 1—1.5 сек.

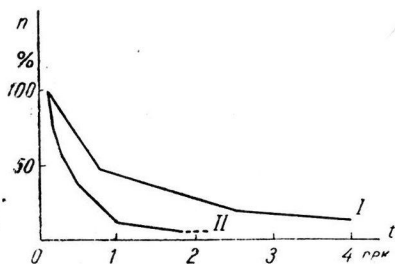


Рис. 5.

I — кривая убывания частоты колебаний разности потенциалов полусухожильной мышцы лягушки в рефлексе растяжения (амплитуда приблизительно постоянна); II — то же глубокой задней ветви седалищного нерва лягушки в проприоцептивном рефлексе (амплитуда незначительно падает). Обозначения те же, что и на рис. 3.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

<sup>1</sup> Катушка 6000 витков без сердечника, питающаяся от двухвольтового аккумулятора.

Таким образом в нервных волокнах возможна следовая импульсация.

Следовую импульсацию, наблюдающуюся в этих условиях, согласно данным литературы (Квасов, 1937, 1949, 1952) следует рассматривать как проявление инерции местного ответа на раздражение области поперечных разрезов корешков (парабиотического участка, обуславливающего „фоновую“ постоянную импульсацию).

Следовые импульсации в нервных волокнах многократно описаны в литературе (Введенский, 1901; Васильев, 1925; Квасов, 1949; П. О. Макаров, 1940; Латманова, 1952). Из литературы известно также, что к длительному следовому возбуждению (импульсации) способны вегетативные нервные ганглии (Приходькова и Шепелева, 1937; Bronk Detlew, 1939) и сетчатка глаза (Смирнов, 1953).

Все изложенные факты, вопреки утверждениям Шеррингтона, Лоренто де Но и других, определенно указывают на существование следовой импульсации нервных клеток. Признание длительной следовой импульсации нейронов центральной нервной системы заставляет предположить наличие длительного следового местного процесса в нейронах как ее причину.

Такое предположение находится в полном соответствии с фактами и идеями И. П. Павлова (1913) и Введенского (1906). Это предположение хорошо согласуется с известным фактом из электрофизиологии — наличием длительных следовых медленных потенциалов в спинном мозгу (Беритов, 1947),<sup>1</sup> возникающих как после афферентного, так и после антидромного раздражения (Gasser, 1939), т. е. при условии, когда реакции локализованы в телах мотонейронов.

Следует отметить, что кривые убывания медленных потенциалов мозга, представленные в работах Беритова и других, по форме соответствуют приведенным выше кривым падения частоты импульсов последствия. Это подчеркивает внутреннюю близость данных явлений.

Итак, одной из важнейших причин длительного рефлекторного последствия спинно-мозгового нервного центра следует считать длительный следовой местный процесс в спинномозговых нейронах, порождающий следовую импульсацию в их периферических отростках.

Возникновение весьма длительного местного процесса в ответ на очень короткое, подчас, раздражение в условиях рефлекторной реакции — закономерно, ибо афферентное раздражение, даже одиночное, в силу широкого ветвления путей всегда превращается в множественное, мощное раздражение нейронов.

Следовое местное возбуждение нейронов, следуя основным идеям Введенского и Ухтомского, нужно рассматривать как проявление способности нейронов к удержанию нового функционального состояния, возникшего в процессе их рефлекторного возбуждения. Можно думать, что это свойство нейронов, но только в значительно более развитом виде, лежит в основе сохранения временных рефлекторных связей в коре головного мозга высших животных и вообще в основе всяких пластических перестроек в нервной системе.

В естественных условиях следовое возбуждение нейронов не отделимо от других факторов последствия — дисперсии импульсов, взаимной стимуляции центральных нейронов, проприоцептивного подкрепления — и выступает совместно с этими факторами.

## ВЫВОДЫ

1. Нейронам центральной нервной системы свойственно длительное местное возбуждение.

<sup>1</sup> Также с данными Костюка (1952).

2. Невроны центральной нервной системы способны к следовой импульсации как проявлению длительного следового местного возбуждения.

3. Длительная следовая импульсация нервного центра создается не только отставанием импульсов на длинных рефлекторных путях и циркуляцией импульсов по кругам промежуточных нейронов, но в особенности длительным следовым возбуждением самих нейронов.

4. Последствие двигательного спинномозгового рефлекса обеспечивается прежде всего следовой импульсацией нервного центра и в меньшей степени вторичными раздражениями нервного центра из проприоцепторов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Беритов И. С., Изв. СПб. биолог. лаб., 12, в. 2—3, 29, 1912; Ztschr. f. Biol., 64, № 4—5, 161, 1914; Общая физиология мышечной и нервной систем. Изд. АН СССР, 1947.
- Васильев Л. Л., сб. „Новое о рефлексологии и физиологии нервной системы“, 43, Л., 1925.
- Введенский Н. Е. (1901, 1906), Собр. соч., изд. ЛГУ, 4<sub>1</sub>, 1935; 4<sub>2</sub>, 1938.
- Гращенко Н. И. Межнейронные аппараты связи — синапсы и их роль в физиологии и патологии. Изд. АН БССР, Минск, 1948.
- Жуков Е. К., Научн. бюлл. ЛГУ, № 24, 40, 1949.
- Жуков Е. К. и С. М. Верещагин, Бюлл. exper. биолог. и мед., 9, 27, 1948.
- Квасов Д. Г., Усп. совр. биолог., 7, в. 1, 67, 1937; Тр. физиолог. лабор. им. И. П. Павлова, 15, 34, 1949.
- Квасов Д. Г. при участии В. П. Яковлева, Вопр. exper. биолог. и мед., изд. АМН СССР, 7, 58, 1951.
- Костюк П. Г., ДАН СССР, 35, № 3, 669, 1952.
- Крид Р. Д., Денни-Броун, И. Икклс, Е. Лиделл и Ч. Шеррингтон. Рефлекторная деятельность спинного мозга. Биомедгиз, 1935.
- Купалов П. С., Физиолог. журн. СССР, 33, 694, 1947.
- Купалов П. С. и С. П. Пышина, Физиолог. журн. СССР, 37, 713, 1951.
- Латманнизова Л. В., Физиолог. журн. СССР, 38, 235, 1952.
- Макаров П. О., Труды Лен. общ. естествоисп., 68, в. 1, 85, 1940.
- Павлов И. П. (1913), Полн. собр. соч., М.—Л., 4, 1951; (1926, 1928, 1949), там же, 3, 4, 5, 1951.
- Приходькова Е. К. и В. А. Шепелева, VI Всесоюзн. съезд физиолог., биохим. и фармаколог., Тбилиси, 253, 1937.
- Рогов А. А. О сосудистых условных и безусловных рефлексах человека. Изд. АН СССР, 1951.
- Сеченов И. М. Рефлексы головного мозга. СПб., 1863; Физиология нервных центров. СПб., 1891.
- Смирнов Г. Д., Докл. на XIX международин. физиолог. конгрессе. Изд. АН СССР, М., 1953.
- (Чирьев С. И.) Tschirjew S. I., Arch. f. anat. und physiol. (Physiol. Abtlg.), Helt 1 и 2, 78, 1879.
- Baglioni S., Arch. f. Anat. u. Physiol., Suppl. Bd., 273, 1900.
- Bremer F. et I. Moldaver, C. R. Soc. Biol., 174, 929, 1933; 177, 21, 1934.
- Bronk Detlew W. J. Neurophysiol., 17, No. 5, 380, 1939.
- Gasser H. S., J. Neurophysiol., 2, 361, 1939.
- Lorente de No R., J. Neurophysiol., 2, 402, 1939.



## ПЕССИМУМ ЧАСТОТЫ И СИЛЫ РАЗДРАЖЕНИЯ СЕРДЦА

Г. Я. Прийма

Кафедра физиологии Сталинградского медицинского института

Поступило 6 II 1950

Учение о пессимуме и оптимуме частоты и силы раздражения созданное знаменитым русским физиологом Н. Е. Введенским в 80-х годах прошлого столетия, продолжает привлекать внимание многочисленных исследователей.

Взаимосвязь между возбуждением и торможением особенно полно была вскрыта Н. Е. Введенским в учении о парабозе. По этому поводу он писал (1901): „... возбуждение и торможение сталкиваются бок о бок друг с другом и даже взаимно переходят друг в друга“.

А. А. Ухтомский, развивая учение Н. Е. Введенского о парабозе, показал, что торможение тонических реакций развивается при редких ритмах и слабой силе раздражения, а тетаническое торможение — при относительно частых ритмах и значительно большей силе, т. е. существует район торможения тонуса (первый пессимум) и район торможения тетануса (второй пессимум).

В настоящее время имеется много работ по изучению пессимального торможения на нервно-мышечном препарате. Вопрос о пессимальном торможении в мышце сердца мало освещен в современной литературе, а важность решения его очевидна.

Трутовский (1897) на изолированно работающих сердцах различных животных и человека наблюдал депрессионный рубеж, т. е. остановку работающего сердца при раздражении его электрическим током различной частоты; при этом ритмы, вызывавшие остановку для различных сердец, варьировали от 96 до 720 ударов в 1 сек. Основной вывод, сделанный Трутовским, состоит в том, что депрессионный рубеж — величина изменяющаяся; уровень этого рубежа частоты раздражений прямо пропорционален силе тока и обратно пропорционален утомлению сердца. Автор также утверждает, что нервные элементы сердца не имеют никакого значения для данного явления, так как атропинизированные сердца дают то же состояние, что и нормальные.

Данилевский (1907) наблюдал убывающие тетанусы при изменении частоты и силы раздражения на фоне нормальных сокращений изолированного сердца теплокровного животного. Данилевский также указывал, что сила раздражения имеет первенствующее значение для получения убывающих тетанусов, причем ослабленное сердце (гиподинамическое) быстрее впадает в тормозное состояние.

Большой материал о пессимальном состоянии в сердечной мышце лягушки приведен в работе Шерешевского и Шошиной (1939). Эти авторы изучали пессимальное состояние на интактном сердце, остановленном синусо-предсердной лигатурой, и сердце, остановленном раздражением блуждающего нерва. Ритмы, вызывающие пессимум, оказались также довольно большими: для свежих препаратов — 100 в 1 сек., для утомленных и ослабленных — 50 в 1 сек. (при р. к. 7—8 см).

Из разобранных работ по изучению пессимального состояния сердца видно следующее: а) пессимальное состояние может быть получено как на сердце холоднокровного, так и на сердце теплокровного животного,

интактном и изолированном, ритмически сокращающемся и остановленном лигатурой или раздражением блуждающего нерва; б) сердце, ослабленное и утомленное, быстрее впадает в состояние пессимума, чем сердце, только что взятое для опыта; в) ритмы раздражения, вызывающие пессимальное состояние, находятся в пределах десятков и сотен в 1 сек.

Наши опыты, проведенные по изучению пессимального состояния в сердце лягушки, показали, что для сердечной мышцы следует различать два пессимальных состояния: во-первых, „тонический“ пессимум частоты, который развивается при пороговой силе тока и ритмах раздражения, немного превышающих нормальный ритм сердечных сокращений, и, во-вторых, „тетанический“ пессимум, который развивается при частых ритмах (15—100 и больше в 1 сек.) и при значительно большей силе тока. Из приведенных выше работ по изучению пессимального состояния сердца видно, что в этих исследованиях изучался тетанический пессимум.

В настоящем исследовании представлен экспериментальный материал, позволяющий судить об условиях, при которых развивается „тонический“ пессимум раздражения сердечной мышцы.

### МЕТОДИКА

Опыты ставились на интактном сердце *Rana ridibunda* в различные времена года. Лягушки обезживались разрушением центральной нервной системы. Пессимальное состояние изучалось на нормально работающем сердце и сердце, остановленном синусо-предсердной лигатурой. Регистрация сокращений производилась обычным рычажком на кимографе. Раздражения наносились непосредственно на желудочек сердца серебряными электродами с кольцом (кольцо для предотвращения ветвления тока). Источником тока служил аккумулятор емкостью 2,5 вольта. Количество витков вторичной обмотки индукционного аппарата — 5000. Ритмы от 0,5 до 20 в 1 сек. получались путем включения в первичную цепь ртутных прерывателей, а частые ритмы (45—80) — при включении в первичную цепь обычного электромагнитного вибратора. Для раздражения применялись частоты: а) не превышавшие нормального ритма сердечных сокращений до остановки сердца лигатурой, б) от 1 до 4 в 1 сек., т. е. ритмы, характеризующие лабильность сердечной мышцы лягушки, в) частые ритмы — 15, 45, 80 в 1 сек. После наложения лигатуры определялся порог раздражения. В опытах по изучению частоты раздражения сила тока увеличивалась на 0,5 см, максимально на 1 см р. к. выше пороговой величины.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Опыты показали, что редкие ритмы раздражения, не превышающие по частоте нормальный ритм сокращения, всегда вызывают нарастающий эффект. Амплитуда отдельных сокращений увеличивается до определенного предела и, как правило, превышает исходную амплитуду сокращений для этого сердца в норме. Ритмы выше ритма сокращения нормально работающего сердца (от 1 до 4 в 1 сек.) дают пессимальный эффект (рис. 1). На сердце зимних лягушек, когда лабильность препарата понижена, одно раздражение с частотой ритма 1 в 2 сек., вызывает оптимум, а ритмы, равные 1—2 раздражениям в 1 сек., — пессимум.

В процессе опытов мы наблюдали одну, довольно существенную особенность описываемого пессимума частоты раздражения сердца, отличающую его от тетанического пессимума. Эта особенность заключается в том, что при миографической записи тетанического пессимума регистрируется только общий ход реакции на раздражение и отсутствует графическая характеристика отдельных сокращений, которая очень важна для анализа пессимального состояния. В случае же механо-регистрации тонического пессимума сердечной мышцы, кроме общего хода реакции, регистрируются и компоненты, ее составляющие.

Возникает вопрос: можно ли считать явлением пессимума уменьшение амплитуды сокращения, которое наступает с учащением ритма сердечных сокращений? На этот вопрос нужно ответить утвердительно, так как специально проведенные опыты по определению возбудимости

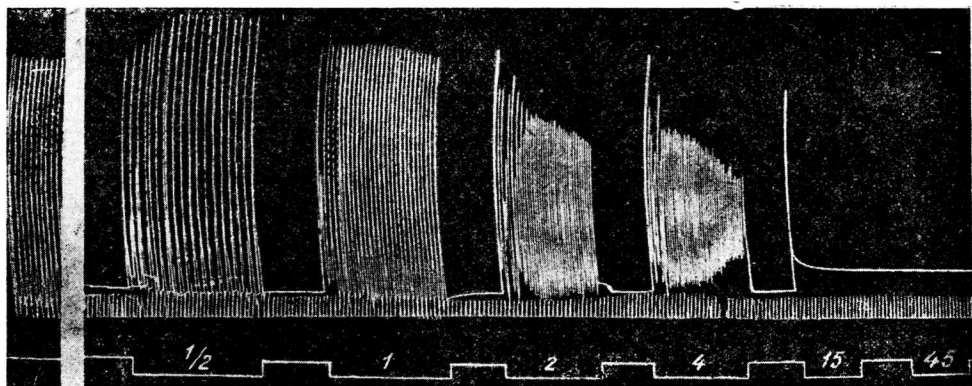


Рис. 1. Сокращения сердечной мышцы лягушки в зависимости от частоты раздражения при р. к. 20 см.

Верхняя кривая — сокращения сердца, остановленного синусо-предсердной лигатурой; средняя — отметка времени в сек.; нижняя — отметка раздражения. Цифры — количество одиночных ударов в 1 сек.

сердца в период сниженной амплитуды сокращения, развивающейся в результате учащения ритма, показали, что сердечная мышца в это время находится в угнетенном состоянии (рис. 2). На рис. 2 показано, что относительно частые ритмы раздражения при пороговых силах как

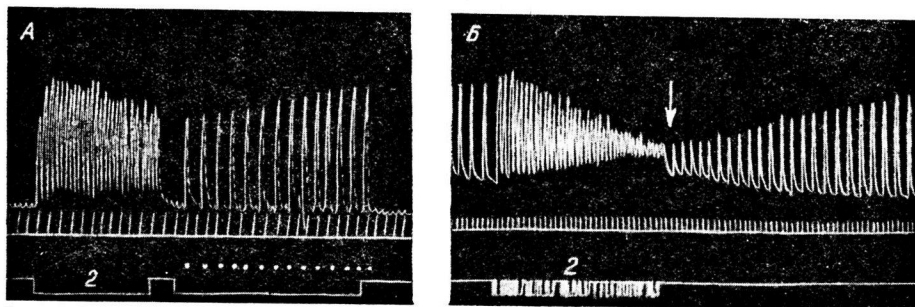


Рис. 2. Торможение, развившееся в сердечной мышце при раздражении ее индукционными ударами пороговой силы с ритмом 2 в 1 сек.

А — сердце лягушки, остановленное синусо-предсердной лигатурой; Б — нормально работающее сердце. Точки — одиночные пороговые раздражения; стрелкой обозначен момент начавшегося автоматического сокращения сердца после прекращения раздражения. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

на сердце, нормально работающем, так и на сердце, остановленном синусо-предсердной лигатурой, вызывают тормозное состояние, из которого сердечная мышца выходит, если частый ритм раздражения сменяется редким ритмом.

Из этих опытов следует, что пессимум частоты раздражения для сердечной мышцы лягушки лежит в пределах ритмов от 1 до 4 в 1 сек. Этот факт согласуется с положением Н. Е. Введенского, устанавливающим, что пессимум развивается тогда, когда ритм раздражения пре-

вышает лабильность препарата. Известно, что лабильность сердца лягушки определяется ритмами в пределах 0.5—2.5 в 1 сек. Интересно отметить, что пессимум частоты раздражения можно получить в сердечной мышце и при частых ритмах раздражения — 15—80 и более ударов

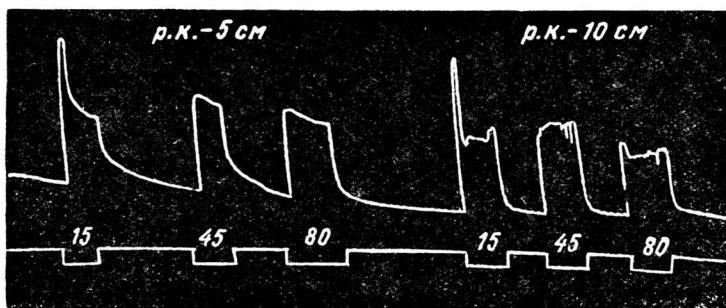


Рис. 3. Тетаническое сокращение сердца лягушки и явление пессима при частых ритмах раздражения и относительно большей силе тока.

Вверху — кривая сокращений сердца; внизу — отметка раздражения. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

в 1 сек., но только при условии, если сила тока будет увеличена на 8—12 см р. к., выше пороговой. Такой тип пессима существенно отличается от описанного выше, так как он протекает по типу тетанического пессима, характерного для скелетной мышцы. На рис. 3

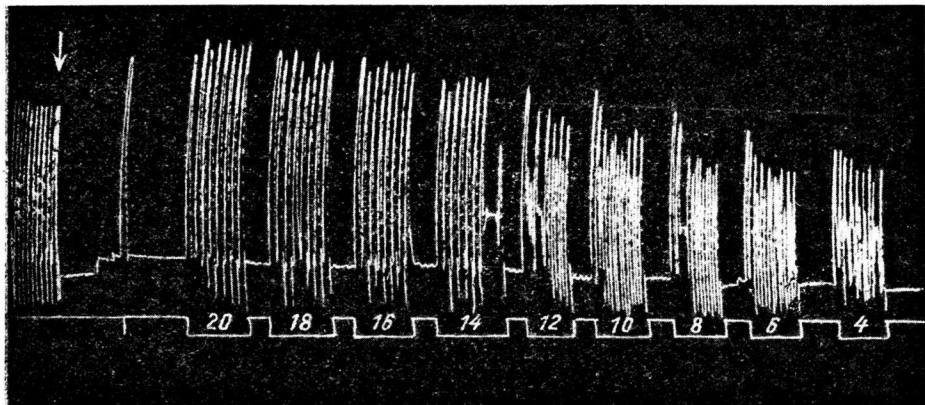


Рис. 4. Пессимум [силы раздражения сердечной мышцы лягушки при ритме раздражения 1 в 1 сек.

Цифры — р. к. в см; стрелкой обозначен момент наложения лигатуры. Порог равен 21 см р. к. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

показаны изменения сокращений сердечной мышцы лягушки, остановленной синусо-предсердной лигатурой, в зависимости от частоты и силы раздражения. При р. к. 10 см и ритмах 15, 45, 80 в 1 сек. имеет место тетаническое сокращение по типу оптимума, а при р. к. 5 см наступает типичный тетанический пессимум. Такой тип пессима и наблюдали в своих работах предыдущие исследователи (Жуков и Гуркин, Данилевский, Шерешевский и Шошина, и др.).

Пессимум, описываемый здесь, наступает при редких ритмах раздражения и при пороговой силе; он существенным образом отличается от тетанического пессимума. Пессимум частоты при редких ритмах раздражения нужно считать более естественным для сердца, чем тетанический пессимум.

Опыты, проведенные нами по изучению пессимума силы при редких раздражениях сердечной мышцы, показали, что для него также характерно прогрессивное уменьшение амплитуды сокращений (рис. 4).

Таким образом, в сердечной мышце лягушки можно наблюдать пессимум частоты и пессимум силы раздражения при редких ритмах, которые характеризуются прогрессивно снижающейся амплитудой сокращения.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Приведенные выше экспериментальные данные по изучению пессимума и оптимума частоты раздражения в сердечной мышце стоят в связи с учением Ухтомского (1934) о тоническом и тетаническом оптимуме и пессимуме в скелетных мышцах. Но если в скелетных мышцах первый оптимум и пессимум, наступающие при относительно редких ритмах и слабой силе раздражения, характеризуют тоническую регуляцию, то в нашем случае оптимум и пессимум, развивающиеся при редких ритмах и слабой силе раздражения, характеризуют автоматическую, ритмическую деятельность сердца.

Поскольку автоматические, ритмические сокращения сердца следует рассматривать как периодическое возрастание тонуса сердечной мышцы, то становится ясным, что принципиальной разницы между оптимумом и пессимумом, развивающимися при редких ритмах и слабой силе раздражения в скелетной мышце и мышце сердца, нет.

Отличительной особенностью пессимума и оптимума, развивающихся в сердечной мышце при редких ритмах и слабой силе раздражения, является периодичность. Поэтому мы называем описанный нами пессимум не тоническим, а периодически-тоническим, так как в нашем случае имеет место не „сплавление“, т. е. слияние сокращений, а убывающая кривая, состоящая из отдельных сокращений.

Если А. А. Ухтомский на основании работ своей лаборатории и опытов Бриско (Briscoe, 1931) считает установленным факт наличия в скелетной мышце района торможения тонуса (первый пессимум) и района торможения тетануса (второй пессимум), то проведенные нами опыты показывают, что в мышце сердца существуют районы торможения периодически меняющегося тонуса (первый пессимум) и торможения тетануса (второй пессимум).

Наши опыты по изучению пессимального торможения, при различных состояниях сердечной мышцы, показали, что пессимум, развивающийся при редких ритмах и слабой силе раздражения, является более естественным, чем тетанический пессимум сердца, и может правильнее отображать тормозную реакцию в нормально работающем сердце, тогда как тетанический пессимум повидимому характеризует тормозные эффекты в сердечной мышце при патологических состояниях.

### ВЫВОДЫ

1. Редкий ритм, не превышающий нормального ритма сокращения, при относительно слабой силе раздражения вызывает на сердце, установленном синусо-предсердной лигатурой, явление нарастающей экзальтации. Ритм раздражения, равный нормальному, дает оптимальные

сокращения, а ритм, превышающий нормальный, вызывает пессимум частоты.

2. Пессимум частоты раздражения сердца лягушки для редких ритмов характеризуется прогрессивным снижением амплитуды сокращений и развивается уже при пороговой силе раздражения.

3. Пессимум частоты для частых ритмов раздражения, развивающийся только при относительно большой силе тока, характеризуется тетанической формой сокращения и во многом напоминает тетанический пессимум скелетных мышц.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Введенский Н. Е. (1911), Собр. соч., 41, 1938.  
Данилевский В. Я. Физиология человека. 1, 237, 1907.  
Жуков Е. К. и Д. С. Гуркин, Тезисы 3-го совещ. по физиолог. пробл., АН СССР, 1938.  
Трутовский В. Я. К учению о физиологическом действии частых электрических ударов на сердце, нервы и мускулы. Дисс., СПб., 1897.  
Ухтомский А. А. (1934), Физиолог. журн. СССР, 29, 238, 1940.  
Шерешевский Л. М. и Н. А. Шошина, Уч. зап. ЛГУ, сер. биолог., 41, в. 10, 45, 1939.  
Briscoe, J. *Physiol.*, 71, 292, 1931.

## СЕКРЕТОРНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЖЕЛЕЗ ЖЕЛУДКА СОБАКИ ПРИ ВЫКЛЮЧЕНИИ СОЛНЕЧНОГО СПЛЕТЕНИЯ

*Р. И. Сафаров*

Кафедра физиологии домашних животных Московской ветеринарной академии

Поступило 7 X 1952

И. П. Павловым было установлено, что блуждающий нерв является пусковым нервом желудочных желез, проводящим импульсы из центральной нервной системы. Вопрос же об участии симпатической нервной системы в регуляции деятельности желез желудка и по сей день остается невыясненным.

Впервые в 90-х годах прошлого столетия И. П. Павлов совместно с Шумовой-Симановской (1890) произвел у собаки двухстороннюю перерезку чревных нервов при сохранении вагусной иннервации, но количественных изменений в деятельности желудочных желез он при этом не обнаружил. Вместе с тем, И. П. Павлов указывал, что у эзофаготомированных собак после перерезки чревных нервов при мнимом кормлении понижается содержание плотных веществ в желудочном соке.

Работы по изучению влияния симпатического нерва на секреторную деятельность желудочных желез, начиная с 1925 г., свидетельствуют о разноречивых результатах опытов как с введением адреналина, так и при непосредственном воздействии на чревные нервы. Одна группа исследователей утверждает, что симпатические нервы влияют на желудочные железы, возбуждая секрецию (Фольборт и Кудрявцев, 1925; Ischido, 1922, и др.); другая — что симпатикус тормозит желудочное сокоотделение (Бабский, 1935; Тимофеев, Белова и Мучер, 1938); третья — что симпатикус играет только роль трофического нерва в деятельности желудочных желез (Разенков, 1948).

Некоторые авторы, отрицая роль симпатических нервов в желудочной секреции, утверждают, что эти нервы участвуют в выделении желудочной слизи (Baxter, 1932). Скулов (1938) приходит к заключению, что в составе чревных нервов содержатся спинальные парасимпатические волокна. Ильина (1946) показала, что симпатическая иннервация желудка осуществляется как со стороны чревных, так и со стороны блуждающих нервов. Автор указывает, что симпатические волокна присоединяются к блуждающему нерву в грудной и шейной его частях через анастомозы, имеющиеся между *truncus sympathicus* и блуждающим нервом.

Следует отметить, что большинство работ, посвященных изучению симпатической иннервации желудка, было проведено с помощью перерезки и раздражения чревных нервов. В то же время известно, что волокна чревных нервов и другие симпатические волокна направляются к желудку через солнечное сплетение. В связи с этим, при выявлении участия симпатических нервов в секреторной деятельности желез желудка, в качестве показателя необходимо выбрать не чревной нерв, а солнечное сплетение. При выключении солнечного сплетения прерываются все симпатические пути, идущие к желудку.

Исходя из вышеизложенного, мы поставили перед собой задачу изучить топографию солнечного сплетения у собак и разработать

методику выключения всех его узлов, прерывая таким образом полностью путь симпатических волокон к желудку. На собаках с десимпатизированным желудком мы предполагали выяснить участие симпатического нерва в секреторной деятельности желудка.

### Топография солнечного сплетения и методика его удаления

Немногочисленные данные литературы по топографической анатомии солнечного сплетения у собак не дают полной и ясной картины этого образования.

Свои исследования мы предварительно проводили на трупах методом препаровки. Для предотвращения высыхания нервных образований препаровка производилась в теплом (37—40°C) физиологическом растворе под увеличительным стеклом.

В результате оказалось, что солнечное сплетение у собак лежит в верхнем отделе брюшной полости. Верхней его границей служит горизонтальная плоскость, проходящая на несколько миллиметров впереди чревной артерии; нижней границей — плоскость, проходящая через почечные артерии. Все узлы солнечного сплетения (за исключением полулунных) расположены у места выхода из аорты чревной, передней брыжеечной и почечной артерий и имеют с ними очень тесную связь. Эти узлы, связываясь между собой при помощи многочисленных соединительных ветвей, образуют вокруг аорты, чревной и краниально-брыжеечной артерий густую плотную нервную „муфту“, от которой нервные волокна по кровеносным сосудам распространяются к стенке желудка.

Ввиду того, что в условиях наших опытов в области белой линии живота была расположена фистула изолированного желудка, операцию удаления узлов солнечного сплетения пришлось проводить забрюшинным способом. Собака фиксировалась на правом боку, разрез кожи (длиной 9—13 см) производился отступя 4—5 см от остистых отростков с таким расчетом, чтобы середина этого разреза соответствовала первому или второму поперечным отросткам поясничных позвонков. После резекции 12-го ребра и пересечения апоневрозов мышц живота тупым способом,

### Секреторная деятельность павловского желудочка у собаки

Пищевые раздражители	Дата	Исследование сока	За час до кормления		После			
					1 час		2 часа	
			до	после	до	после	до	после
Мясо (200 г)	24 I 1951	Количество сока (в мл) . . .	—	0.4	3.9	13.1	4.1	10.1
		Кислота { свободная . . . . . общая . . . . .	—	50	80	140	95	130
			—	70	112	160	114	150
		Переваривающая сила . . . . .	—	2.5	1.2	3.5	1.5	3.0
pH . . . . .	—	1.37	1.10	1.01	1.17	1.08		
Хлеб (200 г)	26 I 1951	Количество сока (в мл) . . .	—	2.7	2.8	9.7	0.8	4.3
		Кислота { свободная . . . . . общая . . . . .	—	40	72	120	80	110
			—	60	94	130	100	120
		Переваривающая сила . . . . .	—	2.5	1.5	4.0	1.25	4.5
pH . . . . .	—	1.17	1.36	1.11	1.56	1.16		
Молоко (500 мл)	22 I 1952	Количество сока (в мл) . . .	—	4.3	0.6	5.6	2.8	12.1
		Кислота { свободная . . . . . общая . . . . .	—	80	24	100	60	130
			—	90	40	120	82	140
		Переваривающая сила . . . . .	—	2.0	0.9	3.0	1.15	2.0
pH . . . . .	—	1.27	—	1.11	—	1.02		



без вскрытия брюшины обнажалась аорта в месте отхождения от последней чревной и брыжеечной артерий, где расположены основные узлы солнечного сплетения. После вскрытия места, где расположены узлы, производилось удаление последних. Операция заканчивалась послойным глухим зашиванием раны.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Данные о влиянии экстирпации солнечного сплетения на секреторную деятельность желудочных желез были получены нами на двух собаках с павловскими изолированными желудочками (собака Зита — самка, возраст полтора года, под опытом находилась 6 мес. 16 дней; собака Заря — самка, возраст полтора года, под опытом находилась 1 мес. и 5 дней).

После установления нормального фона секреторной деятельности желез желудка мы у каждой собаки удаляли узлы солнечного сплетения.

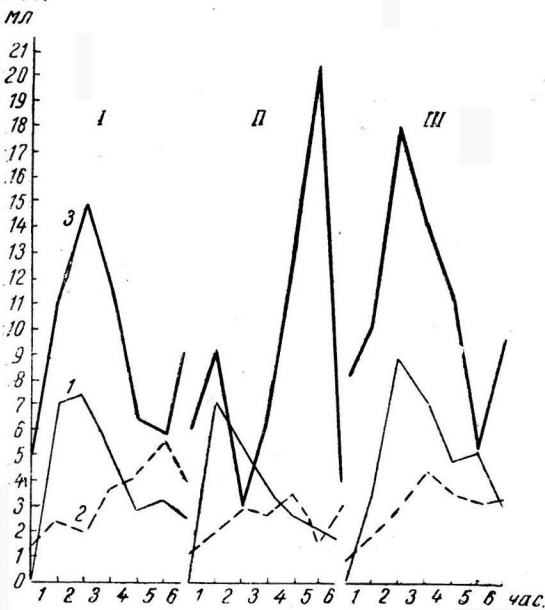
В результате наших исследований выяснилось, что после удаления солнечного сплетения появляется „спонтанное“ отделение желудочного сока при сильном увеличении его валового количества (в 4—7 раз по сравнению с дооперационным периодом), а также удлинение пищеварительного периода с повышением кислотности и переваривающей силы сока.

В таблице нами приводятся данные, показывающие секреторную деятельность желудочных желез до и после удаления солнечного сплетения, у собаки Заря. Если до операции у этой собаки на 200 г мяса выделилось в среднем 13.2 мл желудочного сока, на 200 г хлеба —

Заря до и после удаления узлов солнечного сплетения

кормления через								Всего		Латентный период		Вес собаки	
3 часа		4 часа		5 часов		6 часов							
до	после	до	после	до	после	до	после	до	после	до	после	до	после
1.6	9.0	2.0	6.2	1.7	8.1	1.4	5.2	13.2	52.1	—	—	13.6	13.0
91	120	80	110	68	110	60	100	—	—	—	—	—	—
114	130	102	130	92	120	82	110	—	—	—	—	—	—
0.9	2.5	0.5	2.0	1.0	2.5	0.7	2.0	—	—	—	—	—	—
1.32	1.11	1.33	1.16	1.38	1.11	1.40	1.08	—	—	—	—	—	—
1.1	2.3	0.8	7.1	0.7	17.1	0.5	4.7	6.7	43.9	1.4	—	13.6	13.4
62	90	66	100	50	150	40	100	—	—	—	—	—	—
82	100	83	120	72	160	53	110	—	—	—	—	—	—
1.1	2.5	0.85	2.0	1.0	2.0	0.7	2.7	—	—	—	—	—	—
1.47	1.27	1.48	1.11	1.48	1.01	—	1.11	—	—	—	—	—	—
2.4	5.6	0.6	8.1	0.5	1.5	0.2	6.9	7.1	44.1	1.6	—	13.3	13.0
70	100	40	110	30	90	—	90	—	—	—	—	—	—
86	110	67	120	—	100	—	100	—	—	—	—	—	—
1.7	2.0	0.5	2.5	0.4	2.0	0.26	2.0	—	—	—	—	—	—
1.41	1.11	1.37	1.16	—	1.16	—	1.18	—	—	—	—	—	—

6.7 мл, а на 500 мл молока—7.1 мл сока, то после удаления узлов солнечного сплетения на то же количество перечисленных раздражителей выделилось: на мясо 52.1 мл (в 4 раза больше, чем в норме), на хлеб—43.9 мл (в 8 раз больше), на молоко—44.1 мл желудочного сока (в 7 раз больше). Что же касается качественного состава сока, то после удаления солнечного сплетения мы наблюдали увеличение количества свободной и общей кислоты, повышалась также и переваривающая сила. В концентрации свободных водородных ионов особых изменений не отмечалось. У второй собаки после удаления узлов солнечного сплетения в основном наблюдались те же изменения. Секреторная деятельность желудочных желез у собаки Зиты до и после удаления узлов солнечного сплетения изображена на приводимом здесь рисунке.



Динамика секреции желез желудка у собаки Зиты на различные раздражители. I — мясо; II — хлеб; III — молоко; 1 — до операции, 2 — после двухсторонней перерезки блуждающих нервов; 3 — после удаления узлов солнечного сплетения. По вертикали — количество сока (в мл); по горизонтали — время (в час).

Результаты наших исследований показали, что для полной десимпатизации желудка выключение чревных нервов недостаточно. Необходимо удаление солнечного сплетения, посылающего к желудку симпатические волокна помимо чревных нервов. Таким образом, наши данные о тормозящей функции симпатической нервной системы в регуляции деятельности желудочных желез еще раз подтверждают учение И. П. Павлова о двойной иннервации органов и тканей и в частности желез желудка. Они свидетельствуют также о том, что вторая фаза желудочной секреции, как и первая, регулируется нервной системой.

#### ВЫВОДЫ

1. Выключение солнечного сплетения оперативным путем является важным фактором для выяснения роли симпатической иннервации в регуляции секреторной деятельности желудочных желез.

2. После удаления узлов солнечного сплетения наблюдается резкое повышение секреторной деятельности желудочных желез, что свидетельствует о явно противоположном эффекте по сравнению с тем, который получается при выключении блуждающих нервов: если блуждающие нервы повышают секрецию желез желудка, то симпатические ее понижают.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бабский Е. Б., Сов. невропатолог., психиатр. и психогиг., 4, 2, 1935, стр. 144.  
Ильина В. И., сб. „Морфология автономной нервной системы“, под ред. Б. И. Лаврентьева, 194, 1946.  
Павлов И. П. (1890), Полн. собр. соч., 2, 175, 1951.  
Разенков И. П. Новые данные по физиологии и патологии пищеварения. (Лекции). М., 144, 1948.  
Скулов Д., Физиолог. журн. СССР, 25, 83, 1938.  
Тимофеев Н. при участии С. Беловой и Р. Мучер, Физиолог. журн. СССР, 24, 1114, 1938.  
Фольборт Г. В. и Н. Н. Кудрявцев, Врач. дело, № 19—20, 1493, 1925.  
Вахтер S., Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med., 29, 104, 1932.  
Ischido B., Bioch. Ztschr., 3, 103, 1922.

## ВЛИЯНИЕ ВЫКЛЮЧЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ КОМПОНЕНТОВ ИННЕРВАЦИИ СКЕЛЕТНОЙ МЫШЦЫ НА ЕЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА

Н. А. Галицкая

Лаборатория нервной трофики Института физиологии им. И. П. Павлова  
Академии Наук СССР, Ленинград

Поступило 15 VII 1952

Нервная система, как известно, определяет трофику тканей, поэтому выключение нормальной иннервации должно повести, наряду с функциональными нарушениями, и к нарушениям трофическим, выражением чего может явиться изменение обмена веществ, функций и структуры ткани.

Мы поставили перед собой задачу исследовать роль различных отделов нервной системы в развитии мышечных атрофий, начав наши исследования с выяснения роли отдельных компонентов периферического отдела иннервирующего аппарата: переднекорешковой, заднекорешковой и симпатической иннервации.

Для того, чтобы судить о степени атрофических изменений в мышцах, мы производили измерение гальванической и фарадической возбудимости, хронаксии, мышечного напряжения и сократительной способности мышц.

Как известно, развитие атрофии характеризуется изменением обменных процессов и структуры ткани, поэтому наши исследования проводились совместно с биохимической лабораторией Института физиологии, руководимой проф. Г. Е. Владимировым.

### МЕТОДИКА

Опыты ставились на кошках и собаках, после следующих операций: 1) односторонней деафферентации мышц задней конечности путем перерезки задних корешков в пояснично-крестцовой области проксимально от спинномозговых узлов  $L_5 - S_2$  или  $L_4 - S_2$ , или же путем удаления последних; 2) удаления левой брюшной симпатической цепочки от диафрагмы до крестцовой области; 3) перерезки передних корешков  $L_5 - S_2$  или  $L_4 - S_2$ , и 4) перерезки левого седалищного нерва в верхней трети бедра.

По истечении определенного срока после операции под морфинно-эфирным наркозом у животных обнажались сгибатели голени с обеих сторон (*m. gastrocnemius* и *m. plantaris*) и исследовались функциональные свойства мышц обеих задних конечностей. Фарадическая возбудимость измерялась при помощи индукционной катушки с напряжением в первичной цепи 4 вольта. Мышечное напряжение измерялось посредством изометрического рычажка и выражалось в граммах. Записывалась кривая одиночного сокращения мышцы в ответ на прямое раздражение ее одиночными ударами от индукционной катушки с напряжением в первичной цепи 4 вольта. Условия записи были всегда одинаковыми. Через 30 мин. после опыта мышцы брались на биохимическое исследование. После вскрытия животного мышцы и спинной мозг подвергались гистологическому исследованию.

### Влияние перерезки передних корешков и смешанного седалищного нерва на функциональные свойства поперечнополосатых мышц задней конечности

Мы начали исследования со сравнительной оценки результатов таких двух операций, как перерезка седалищного нерва и перерезка передних корешков.

Такие опыты поставлены на 8 животных (на 2 собаках и 6 кошках). Перерезка передних корешков производилась всегда на левой стороне в пояснично-крестцовой области от L<sub>4</sub> до S<sub>2</sub> или от L<sub>5</sub> до S<sub>2</sub>. Седалищный нерв перерезался в верхней трети бедра. В результате этих операций наступал паралич одноименной задней конечности. Через различные сроки (от 1 мес. до 1 года) животные подвергались исследованию в условиях острого опыта. Так, у кошки № 6 произведена перерезка передних корешков (L<sub>5</sub>—S<sub>2</sub>) 16 IV 1951. После операции парализована лапа. Через 3 недели на коже стопы образовалась язва, которая с течением времени самопроизвольно зажила. Через 1 мес. 22 дня (8 VI 1951) под наркозом были отпрепарированы обе икроножные мышцы и произведено исследование их функциональных свойств.

Исследования показали, что за этот срок произошли резкие изменения функционального состояния и обменных процессов в мышце оперированной стороны. В табл. 1 представлены данные исследований функционального состояния икроножных мышц обеих лап животного для

Таблица 1

Вид животного и срок после операции	Реобазы (в вольтах)		Хронаксия (в мсек.)		Фарадическая возбудимость (р. к. в см)		Мышечное напряжение (в г)		Уменьшение мышечного напряжения (в %)	Вес мышцы (в г)		Атрофия (потеря веса в %)
	норма	после операции	норма	после операции	норма	после операции	норма	после операции		норма	после операции	
<b>Перерезка передних корешков с одной стороны</b>												
Кошка № 6, —												
1 мес. 24 дн.	8	20	0.164	2.284	43	24	280	160	43	5520	2500	54
Собака № 5, —												
8 мес. 3 дн.	14	45	0.264	4.884	40	18	370	140	62	24500	9500	61
Кошка № 17, —												
1 мес. 6 дн.	15	22	0.204	2.221	24	13	340	190	44	14900	8250	44
Собака № 4, —												
1 г. 4 дн.	15	28	0.324	1.164	39	33	340	280	18	37100	29005	21

### Перерезка седалищного нерва с одной стороны

Кошка № 26, —												
1 мес. 22 дн.	12	32	0.284	6.816	24	11	300	80	74	15900	4250	75
Кошка № 18, —												
22 дн.	10	18	0.324	4.012	29	15	210	90	57	16300	7130	56
Кролик — 6 мес.												
11 дн.	10	27	0.164	7.284	27	10	210	30	85	8750	2500	72
Кошка № 10, —												
5 мес.	12	55	0.204	12360	28	Отсутствует	240	Отсутствует	—	11140	1700	85

Примечание. Изменение функциональных свойств мышцы на стороне операции у собаки № 4 незначительны, повидимому, вследствие регенерации переднекорешковых нервных волокон.

всех опытов с перерезкой седалищного нерва и перерезкой передних корешков. Так, например, у кошки №6 гальваническая и фарадическая возбудимость мышц на стороне операции оказались значительно ниже, хронаксия длинее (2.284 мсек.), мышечное напряжение меньше на 46<sup>0</sup>/<sub>0</sub>,

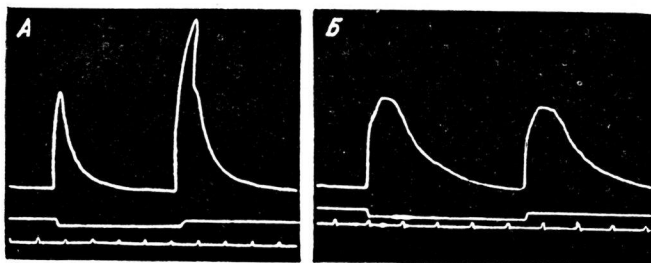


Рис. 1. Запись одиночного сокращения икроножной мышцы. А — в норме; Б — после удаления двигательных корешков у кошки № 6. *Сверху вниз*: миограмма, отметка раздражения — замыкание и размыкание, отметка времени через  $\frac{1}{5}$  сек.; р. к. для нормальной мышцы — 13 см (порог 19 см), р. к. для денервированной — 5 см (порог 11 см); груз у обеих 750 г.

вес мышцы ниже на 54<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, чем на интактной стороне. Изменились сократительные свойства мышцы — при раздражении имело место медленное тоническое сокращение (рис. 1).

У кошки № 26 произведена перерезка левого седалищного нерва 16 II 1952. Через 1 мес. 22 дня (8 IV 1952) отпрепарованы икроножные мышцы и произведено исследование их функциональных свойств.

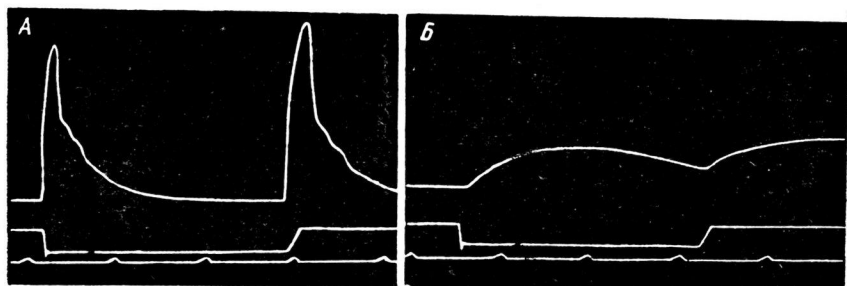


Рис. 2. Запись одиночного сокращения икроножной мышцы. А — в норме; Б — после перерезки седалищного нерва с левой стороны у кошки № 26. Р. к. для нормальной мышцы — 12 см (порог 18 см), груз 750 г; р. к. для денервированной — 0 (порог 8 см), груз 500 г.

Гальваническая и фарадическая возбудимость мышц, так же как и у предыдущей кошки, оказались ниже, чем на нормальной стороне, хронаксия длиннее (6.816 мсек.), мышечное напряжение и вес мышцы ниже на 75<sup>0</sup>/<sub>0</sub> (табл. 1). Запись кривой одиночного сокращения (рис. 2) свидетельствует о том, что тоничность мышцы резко возросла — сокращения вялые, растянутые, что вполне соответствует такой хронаксии.

Через более длительные сроки после операции разница между влияниями перерезки седалищного нерва и перерезки передних корешков еще более отчетлива. Так, у собаки № 5 через 8 мес. 3 дня после операции изменения функционального состояния мышц меньше, чем

у кошки № 10, у которой произведена перерезка седалищного нерва 5 мес. тому назад. Через 8 мес. физиологические свойства моторно-денервированной мышцы хотя и резко изменены, но все же вполне определены, в то время как при полной денервации через 5 мес. не удается определить фарадическую возбудимость и мышечное напряжение, и записать кривую сокращения (табл. 1).

На основании этих опытов мы пришли к заключению, что сохранение заднекорешковой и симпатической иннервации при отсутствии переднекорешковой замедляет развитие в этих мышцах атрофии. Биохимические изменения выражены также в меньшей степени, чем при полной денервации (Куценко и Нечаева, 1953).

### Влияние выключения заднекорешковой иннервации и удаления спинномозговых узлов на функциональные свойства скелетной мышцы

В литературе имеется мало данных о роли заднекорешковой иннервации в развитии мышечных атрофий.

Кен-Кюре (Ken-Kuré, 1928) показал, что после удаления спинномозговых узлов наблюдаются трофические расстройства поперечнополосатой мускулатуры типа прогрессивной мышечной дистрофии, а Кроль (1938) отмечал, что при прогрессивной мышечной дистрофии обнаруживаются перерождения в задних столбах спинного мозга; однако ряд иностранных авторов отрицает это.

Зайкина (1949) обнаружила, что после удаления спинномозговых узлов у животных наблюдается изменение функционального состояния мышц, которое выражается в повышении чувствительности их к ацетилхолину и калю, в появлении тономоторного феномена и потере способности мышцы к усвоению частого ритма, а также в незначительной потере веса (за 2 мес.  $16\frac{0}{10}$ ). Автор наблюдала изменения только в ранние послеоперационные сроки (50—55 дней). Верболович и Александрович (1948) обнаружили одинаковое уменьшение миоглобина в мышцах при перерезке как задних, так и передних корешков.

Наши наблюдения проведены на 10 животных (4 собаки и 6 кошек), у которых были перерезаны задние корешки проксимально от спинномозговых узлов  $L_4-S_2$  (или  $L_5-S_2$ ). После операции через различные сроки (от 1 мес. до 1 г. 45 дн.) животные подвергались исследованию в условиях острого опыта. Послеоперационные нарушения двигательной функции у животных протекали довольно однотипно. В первые дни после перерезки задних корешков (в течение 7—10 дн.) оперированная конечность была неподвижна. Затем стали появляться движения конечности в ответ на раздражения отдельных участков тела, а приблизительно через месяц они происходили одновременно с дыхательными движениями, как это наблюдали Кунстман и Орбели (1924). Двигательные расстройства конечности постепенно компенсировались, оставалась лишь незначительная дискоординация. Под наркозом отпрепаровывались сгибатели голени (*m. gastrocnemius* и *m. plantaris*) и производилось исследование функциональных свойств икроножной мышцы.

Приводим данные некоторых опытов. У собаки № 3 были перерезаны задние корешки на левой стороне. В течение 10 мес. после операции дистрофических изменений на коже не наблюдалось. По истечении 10 мес. послеоперационного периода на собаке был поставлен острый опыт. Данные исследования функционального состояния деафферентированных икроножных мышц обеих лап представлены в табл. 2. По функциональному состоянию мышцы оперированной стороны у этой собаки мало отличались от мышц нормальной стороны: незначительно снизились гальваническая и фарадическая возбудимость мышц, несколько удлинилась хронаксия, уменьшилось мышечное напряжение на  $7\%$  и вес мышцы на  $11\%$ . Кривая записи одиночного сокращения свидетельствует о некотором увеличении тонических свойств этих мышц (рис. 3).

Таблица 2

Вид животного и срок после операции	Реоба- за (в воль- тах)		Хрона- ксия (в мсек.)		Фарадиче- ская возбу- димость (р. к. в см)		Мышечное напряжение (в г)		Уменьшение мышечного напряжения (в %)	Вес мышцы (в г) <sup>1</sup>		Атрофия (потеря веса в %)
	норма	после опе- рации	норма	после опе- рации	норма	после опе- рации	норма	после опе- рации		норма	после опе- рации	
<b>Перерезка задних корешков проксимально от узла</b>												
Собака № 2,— 1 г. 43 дн. . . . .	15	18	0.324	0.344	39	33	380	340	10	12700	11300	11
Собака № 3,— 10 мес. . . . .	14	16	0.244	0.274	41	38	420	390	7	36300	32300	11
<b>Удаление спинномозговых узлов</b>												
Собака Рыжик,— 3 мес. 5 дн. . . . .	10	12	0.204	0.284	23	19.5	350	300	14	9600	8300	14
Собака Жучок,— 4 мес. 2 дн. . . . .	12	18	0.424	0.484	27	23	420	370	12	17400	14050	19
Кошка № 2,— 3 мес. 25 дн. . . . .	12	16	0.264	0.284	36	33	380	310	18	5200	4800	8
Кошка № 1,— 3 мес. 22 дн. . . . .	10	16	0.164	0.184	28	27	235	200	15	11100	9200	17
Кошка № 21,— 3 мес. 2 дн. . . . .	7	10	0.364	0.384	40	38	230	210	8	4300	3900	9
Кошка № 29,— 2 мес. 21 день . . . . .	15	18	0.264	0.284	31.5	29.5	260	250	4	4350	3600	17
Кошка № 35,— 13 дн. . . . .	11	14	0.122	0.184	30	26	250	230	8	4100	3650	10
Кошка № 40,— 1 мес. . . . .	17	25	0.164	0.204	30	20	260	210	19	3100	2700	12

В связи с указаниями ряда авторов на то, что спинномозговые узлы обладают трофической функцией для мышц, мы решили выяснить, как отразится на функции мышцы удаление спинномозговых узлов.

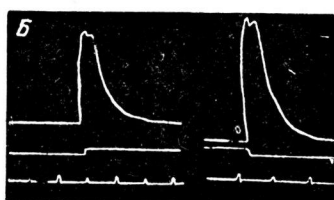
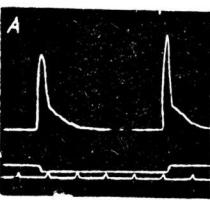


Рис. 3. Запись одиночного сокращения икроножной мышцы.

А — в норме; Б — после удаления задних корешков  $L_5-S_2$  с левой стороны у собаки № 3. Р. к. для нормальной мышцы — 15 см (порог 20 см); Р. к. для денервированной — 12 см (порог 16 см); груз у обеих 1 кг.

У 2 собак и 6 кошек были удалены спинномозговые узлы в области  $L_5-S_2$  (или  $L_4-S_2$ ). Послеоперационные двигательные расстройства у этих животных были такими же, как и у животных с перерезанными задними корешками. Компенсация двигательных расстройств наступала в те же сроки. Часто наблюдались дистрофические расстройства на коже в виде язв.

Приводим данные опыта на собаке Рыжик, у которой удалены спинномозговые узлы  $L_5-S_2$  через отверстия, сделанные между остистыми отростками позвонков,

<sup>1</sup> В таблице дается вес *m. gastrocnemius* или *m. plantaris*.



что предохраняло спинной мозг от травм, возможных при вскрытии всего спинномозгового канала. Операцию собака перенесла хорошо. Спустя 3 недели, на коже ноги появилось облысение, а затем большая язва, которая не заживала до конца жизни собаки (3 мес. 5 дн.). Кости этой конечности были деформированы, нога не сгибалась в коленном суставе. Мягкие ткани конечности сильно отекали. Через 3 мес. 5 дн. после операции мы поставили на собаке острый опыт: под наркозом отпрепарировали икроножные мышцы обеих лап; мышцы на нормальной стороне отпрепарировались легко, мышцы же оперированной стороны были покрыты разросшейся соединительной тканью с густой сетью сосудов, что затрудняло препаровку, которая часто сопровождалась кровотечением. Изменения функциональных свойств икроножной мышцы собаки Рыжик были такие же, как и у всех других животных, подвергнутых этой операции. По сравнению с нормальной стороной несколько

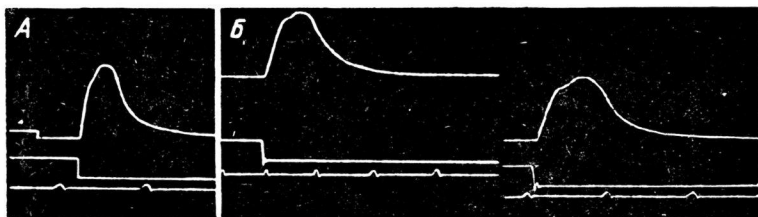


Рис. 4. Запись одиночного сокращения икроножной мышцы. А—в норме; Б—после удаления спинномозговых узлов  $L_5-S_2$  у собаки Рыжика. Р. к. для нормальной мышцы—14 см (порог 19 см); р. к. для денервированной—12 см (порог 15 см); груз у обеих 1 кг.

снизилась гальваническая и фарадическая возбудимость, удлинилась хронаксия, снизились мышечное напряжение и вес на 14%, а также изменились сократительные свойства мышцы (рис. 4). У этой собаки раздражение и в норме вызывало тоническую реакцию мышцы, но на оперированной стороне тоничность была выражена в большей степени.

Аналогичные данные получены нами на всех 8 животных, перенесших такую же операцию. На основании всех 10 опытов, данные которых представлены в табл. 2, мы пришли к выводу, что выключение заднекорешковой иннервации вызывает некоторые изменения физиологических свойств мышцы: несколько понижается гальваническая и фарадическая возбудимость, незначительно удлиняется хронаксия, понижается мышечное напряжение и несколько уменьшается вес. С увеличением срока жизни животного после операции эти изменения не нарастают, а даже убывают. Заикина также отмечала, что изменения ею были обнаружены только в течение 55 дней после операции. Повидимому, в данном случае имеет место явление компенсации, подобное тем, которые наблюдал Асратян, деафферентируя мышцы конечности. Следствием такой деафферентации явилось расстройство двигательной функции, которое затем компенсировалось. Очевидно, наряду с компенсацией двигательных расстройств происходит и компенсация функциональных свойств мышц. После перерезки задних корешков проксимальное узла мы не наблюдали дистрофических расстройств на коже. После удаления спинномозговых узлов у части животных появились язвы, которые не заживали в течение всего послеоперационного периода (до года). Наблюдались, но пока не обследованы, изменения в костях в виде деформации суставов и утолщений костей деафферентированной лапы. Обнаружены также

изменения в кишечнике: на слизистой всего тонкого и толстого кишечника образовались бляшки величиной с горошину. Кусочки кишки отданы на гистологическое исследование. Куценко и Нечаева (1953) в этой серии опытов обнаружили также незначительные биохимические сдвиги.

Влияние исключения симпатической иннервации на функциональные свойства поперечнополосатой мышцы

И. П. Павлов, оценивая механизм действия усиливающего нерва сердца, являющегося симпатическим, считал его трофическим нервом, регулирующим интимные процессы питания сердечной мышцы.

Позднее Орбели (1938) доказал наличие такой иннервации для скелетных мышц. Многочисленными исследованиями установлено, что раздражение симпатических волокон изменяет функциональное состояние мышцы. Меняется возбудимость, проводимость и обмен веществ (Гинецинский, 1923; Степанов, 1923; Крестовников, 1927; Борсук, Вержбинская, Крепс, Стрельцов и Н. Михельсон, 1934, 1948). Показано, что раздражение симпатических нервов изменяет функциональное состояние скелетной мышцы, в то же время исключение этих нервов не сказывается на ее функциональных свойствах (Гершуни, Худорожева, 1930) и обменных процессах (Веселкина, 1938), а также не вызывает морфологических изменений в мышцах (Tower, 1939). Фельдман (1935) наблюдал после десимпатизации мускулатуры матки интенсивную инфильтрацию мышечных клеток жиром, наряду с этим мышцы атрофировались и в них обильно разрасталась соединительная ткань.

Мы поставили опыты на 2 собаках и 1 кошке, у которых с одной стороны была удалена вся брюшная симпатическая цепочка и тем самым десимпатизировались мышцы задней конечности на этой стороне. Спустя 1 мес. собаки начали заметно прибавлять в весе. Так продолжалось и в дальнейшем. Такого ожирения мы не наблюдали ни у одного

Таблица 3

Вид животного и срок после операции	Реобаза (в вольтах)		Хронация (в мсек)		Фарадическая возбудимость (р. к. в см)		Мышечное напряжение (в г)		Уменьшение мышечного напряжения (в %)	Вес мышцы (в г)		Атрофия (потеря в весе в %)
	норма	после операции	норма	после операции	норма	после операции	норма	после операции		норма	после операции	
Собака № 1, — 1 г. . . . .	9	14	0.284	0.384	36	33	420	320	20	75520	75300	H=O
Собака № 6, — 1 г. 3 мес. . . .	10	18	0.284	0.369	39	31.5	220	185	16	19500	19200	H=O
Кошка № 22, — 2 мес. 22 дн. . .	15	20	0.204	0.364	32	28	380	340	10	4150	4150	H=O

Удаление брюшной симпатической цепочки с одной стороны

Собака № 1, — 1 г. . . . .	9	14	0.284	0.384	36	33	420	320	20	75520	75300	H=O
Собака № 6, — 1 г. 3 мес. . . .	10	18	0.284	0.369	39	31.5	220	185	16	19500	19200	H=O
Кошка № 22, — 2 мес. 22 дн. . .	15	20	0.204	0.364	32	28	380	340	10	4150	4150	H=O

из оперированных по другому поводу животных, находившихся в тех же условиях содержания. Поэтому невольно возникает вопрос: не связано ли это ожирение с десимпатизацией? На коже не наблюдалось никаких изменений. Двигательная функция была нормальной. У всех

животных было исследовано функциональное состояние мышц как оперированной, так и нормальной стороны.

Приводим данные опыта на собаке № 6, у которой была удалена вся брюшная симпатическая цепочка от диафрагмы до крестцовой области. Операцию собака перенесла хорошо. Через 1 г. 3 мес. под наркозом у нее были отпрепарированы мышцы обеих лап и произведено исследование их функциональных свойств. Функциональные свойства мышц оперированной стороны несколько отличались от свойств мышц нормальной стороны (табл. 3).

Кривая сокращения десимпатизированной мышцы несколько ниже, чем у нормальной. Это соответствует пониженной возбудимости и меньшему мышечному напряжению (табл. 3).

На основании этих опытов мы приходим к заключению, что выключение симпатической иннервации не остается безразличным для мышцы, на что указывают несколько пониженная возбудимость, удлиненная хронаксия и пониженное мышечное напряжение (рис. 5). Эти изменения наблюдались как через 3 мес. (кошка № 22), так и через 1 г. 3 мес. после операции (собака № 6). На вскрытии у этих животных обнаружилось колоссальное количество жира, как в подкожной клетчатке, так и на внутренних органах. Наряду с этим на слизистой оболочке всего кишечника обнаружены резко пигментированные бляшки, величиной с горошину.

Исходя из этого, мы считаем, что в поддержании нормальных условий функционирования мышц принимают участие все нервы, идущие к мышце, но не в одинаковой степени. Главную роль необходимо признать за двигательной переднерешковой иннервацией, что согласуется с данными многих исследований.

## ВЫВОДЫ

1. Перерезка седалищного нерва вызывает резкие изменения функциональных свойств денервированных мышц, резкое понижение гальванической и фарадической возбудимости, резкое удлинение хронаксии, большое понижение мышечного напряжения и веса мышцы. Также резко изменяются сократительные свойства мышцы: при раздражении наблюдается вялое тоническое сокращение.

2. Перерезка передних корешков также вызывает резкие изменения функциональных свойств мышцы, но меньшие, чем перерезка седалищного нерва.

3. Перерезка задних корешков и удаление спинномозговых узлов  $L_4-S_2$  вызывает небольшое понижение гальванической и фарадической возбудимости в мышцах деафферентированной конечности, незначительное удлинение хронаксии, понижение мышечного напряжения и веса мышцы и некоторое увеличение ее тоничности.

4. Удаление брюшной симпатической цепочки также вызывает небольшие изменения в функциональных свойствах десимпатизирован-

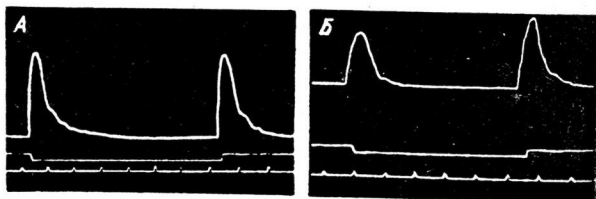


Рис. 5. Запись одиночного сокращения икроножной мышцы.

А — в норме; Б — после удаления брюшной симпатической цепочки с правой стороны у собаки № 6. Р. к. для нормальной мышцы — 15 см (порог 22 см); р. к. для денервированной — 13 см (порог 19 см); груз у обеих 1 кг.

ных мышц: незначительное уменьшение гальванической и фарадической возбудимости, удлинение хронаксии и уменьшение мышечного напряжения. Изменений сократительных свойств не обнаружено.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Асратян Э. А., Физиолог. журн. СССР, 34, 2, 1948.  
 Борсук Б. Н., Н. А. Вержбинская, Е. М. Крепс, В. В. Стрельцов, Н. И. Михельсон, Физиолог. журн. СССР, 17, 474, 1934; 34, 71, 1948.  
 Верболович П. А., В. В. Александрович, Бюлл. экспер. биолог. и мед., 25, в. 5, 349, 1948.  
 Веселкина В. М., Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 27, 44, 1938.  
 Гинецинский А. Г., Русск. физиолог. журн., 6, 107, 1923.  
 Гершуни Г. В. и А. Т. Худорожева, Русск. физиолог. журн., 13, 408, 1930.  
 Заикина М. Г., Физиолог. журн. СССР, 35, 384, 390, 1949.  
 Крестовников А. Н., Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 13, 155, 1927.  
 Кроль М. Б., Нервно-патологические синдромы. Харьков—Киев, 1938.  
 Кунстман К. И. и Л. А. Орбели, Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 9, в. 2, 187, 1924.  
 Крепс Е. М. и В. В. Стрельцов, Бюлл. экспер. биолог. и мед., 10, 559, 1928.  
 Куценко Н. и Г. Нечаева (см. этот номер „Физиологического журнала СССР“, стр. 719).  
 Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы. Медгиз, 1938.  
 Павлов И. П., Полн. собр. соч., 1, 577, 1951.  
 Степанов Г. И., Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 6, 198, 1923.  
 Фельдман Н., Арх. анатом., гистолог. и эмбриолог., 14, 4, 1935.  
 Kerp-Kur e, Ztschr. f. d. exper. Med., 60, 250, 1928.  
 Tower S., Phys. Reviews, 19, 1, 1939.

## ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ НАРУШЕНИЙ ИННЕРВАЦИИ МЫШЦЫ НА СОДЕРЖАНИЕ В НЕЙ АДЕНОЗИНТРИФОСФОРНОЙ КИСЛОТЫ, ФОСФОКРЕАТИНА, ГЛИКОГЕНА И МОЛОЧНОЙ КИСЛОТЫ

*Н. А. Куценко и Г. А. Нечаева*

Лаборатория биохимии нервной системы и лаборатория нервной трофики Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, Ленинград

Поступило 15 VII 1952

Биохимические изменения в тканях организма при нарушении их иннервации изучались главным образом на скелетной мускулатуре. Было доказано, что денервация мышц вызывает их атрофию, по мере развития которой изменяются функциональное состояние, морфологическая структура и биохимический состав денервированной мышечной ткани.

Работами Мандельбойм (1936), Файншмидт (1939), Фердмана и др. (1950) Зубенко и др. (1950) было показано, что особенно резкие изменения при этом происходят в углеводно-фосфорном обмене: уменьшается содержание гликогена, аденозинтрифосфорной кислоты и фосфокреатина. Изменения в обмене веществ изучались, главным образом, при перерезке смешанного седалищного нерва. В какой мере они обусловлены выключением входящих в его состав двигательных, чувствительных и симпатических волокон, пока не достаточно выяснено.

Трофические влияния высших отделов нервной системы изучались Поповым (1936) и Баяндуровым (1949). В их работах установлены общие сдвиги в обмене веществ после удаления переднего мозга.

И. П. Павловым установлена ведущая роль коры головного мозга в регулировании всех функций организма. Условнорефлекторные влияния на трофические процессы экспериментально установлены работами лаборатории К. М. Быкова. Целостность и единство трофической функции всей нервной системы обеспечиваются корой головного мозга. Поэтому необходимо изучение влияния на иннервируемую ткань как периферических, так и высших отделов нервной системы. Между тем исследований, в которых были бы сопоставлены результаты выключения периферической иннервации и участков центральной нервной системы, почти нет.

В настоящей работе сделана попытка проследить влияние выключения периферических нервов и участков коры головного мозга на некоторые биохимические показатели, имеющие непосредственное отношение к функциональному состоянию поперечно-полосатой мышцы. В качестве таких показателей мы выбрали гликоген, молочную кислоту и богатые энергией фосфорные соединения — аденозинтрифосфорную кислоту (АТФ) и фосфокреатин.

Чтобы выяснить, в какой степени биохимические изменения в атрофированной мышце обусловлены выключением ее иннервации, а не перерождением мышечной ткани, мы подвергли также исследованию тендотомированную мышцу.

## ПОСТАНОВКА ОПЫТОВ

У животных (собаки, кошки, кролики) исследовались икроножные мышцы после перерезки седалищного нерва, передних и задних корешков спинного мозга, ахиллова сухожилия, после удаления спинномозговых ганглиев, удаления участков коры головного мозга и, наконец, после удаления коры головного мозга с последующей перерезкой ахиллова сухожилия. Все эти операции производились Н. А. Галицкой. Одновременно с мышцей оперированной стороны для исследования бралась в качестве контроля одноименная мышца другой конечности.

Через различные сроки после операции мышцы обнажались под наркозом и затем производилось их физиологическое исследование (Галицкая, 1953). Через 30 мин. после этого исследования мышцы быстро вырезались, замораживались жидким кислородом и растирались. Из полученного порошка брались навески для определения изучаемых нами веществ.

Гликоген определялся методом Пфлюгера в модификации Генкина (1938). Молочная кислота определялась по методу Фридемана, Котонио и Шаффера. Неорганический фосфор определялся в трихлоруксусном фильтрате методом Фиске—Суббароу, аденозинтрифосфорная кислота—по легко гидролизуемому фосфору ртутного осадка АТФ. Для определения фосфокреатина был применен метод Алексеевой (1951).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

## Перерезка седалищного нерва

Перерезка седалищного нерва вызывает атрофию икроножных мышц. Через 18 дней после операции мышца теряет до 40% своего веса. Как видно из табл. 1, в атрофированной мышце за этот срок

Таблица 1

Влияние перерезки седалищного нерва на содержание фосфорных соединений гликогена и молочной кислоты в мышцах кроликов

№№ п.п.	Сроки после операции	Мышцы	Неорганический фосфор (в мг <sup>0</sup> /о)	Лабильный фосфор АТФ (в мг <sup>0</sup> /о)	Определено креатинина из фосфокреатина (в мг <sup>0</sup> /о)	Фосфор фосфокреатина (в мг <sup>0</sup> /о)	Молочная кислота (в мг <sup>0</sup> /о)	Гликоген (в %)
1	15 дн. { (крольчонок)	Нормальная . . .	60.5	40.0	—	55.5	80	0.45
		Денервированная	42.5	37.2	—	57.5	78	0.38
2	16 дн. {	Нормальная . . .	23.4	43.8	359	96.7*	48	0.32
		Денервированная	23.3	20.7	154	41.6*	36	0.18
3	18 дн. { (крольчонок)	Нормальная . . .	30.7	40.8	—	55.3	94	—
		Денервированная	67.1	35.8	—	30.0	75	—
4	18 дн. {	Нормальная . . .	17.6	42.0	382	103.0*	50	0.32
		Денервированная	18.3	24.3	164	44.3*	36	0.19
5	2 мес. {	Нормальная . . .	26.8	43.2	—	66.5	72	—
		Денервированная	45.1	15.1	—	39.0	82	—
6	2 мес. 15 дн. {	Нормальная . . .	27.2	46.0	—	53.0	40	0.63
		Денервированная	41.7	20.2	—	16.3	20	0.46
7	5 мес. 25 дн. {	Нормальная . . .	18.9	40.5	282	76.5*	76	0.38
		Денервированная	20.5	10.0	94	25.4*	43	0.068
8	4 мес. 5 дн. {	Нормальная . . .	26.8	41.5	301	81.3*	60	—
		Денервированная	28.1	15.2	106	29.2*	41	—
9	6 мес. 11 дн. {	Нормальная . . .	20.6	41.8	290	78.3*	58	0.35
		Денервированная	21.4	9.2	91	24.6*	38	0.035

\* Пересчитано из количества креатинина.

содержание фосфокреатина и АТФ уменьшается примерно на 50%. Содержание гликогена на 18-й день после денервации уменьшается приблизительно на 40%, изменения в содержании молочной кислоты незначительны. У взрослых кроликов эти изменения выражены в большей степени, чем у крольчат (табл. 1, оп. 1 и 3). В дальнейшем эти изменения прогрессируют, так что через 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub>, 5 и 6 мес. после операции содержание фосфокреатина, АТФ и молочной кислоты уменьшается до <sup>1</sup>/<sub>3</sub> тех величин, которые обнаруживаются в мышцах контрольной конечности.

Содержание гликогена к 6 мес. после денервации составляет приблизительно 10—20% от содержания его в нормальной мышце. Изменений в содержании неорганического фосфора не наблюдалось.

### Перерезка передних корешков спинного мозга

Выключение двигательной иннервации мышц достигалось путем перерезки передних корешков спинного мозга в поясничнокрестцовой области (от L<sub>4</sub> по S<sub>2</sub>).

При перерезке передних корешков у животных наблюдается ясная картина атрофии мышц оперированной стороны. Изменения в содержании изучаемых соединений в этом случае менее резки, чем при перерезке седалищного нерва (табл. 2). Очевидно, выключение всех компонентов смешанного нерва вызывает большие сдвиги в функциональном состоянии мышц, чем выключение только моторной иннервации.

Таблица 2

Влияние перерезки передних корешков спинного мозга на содержание фосфорных соединений, гликогена и молочной кислоты в мышцах кошек и собак

№№ п.п.	Животные	Сроки после операции	Мышцы	Неорганический фосфор (в мг%)		Определено креатинина из фосфоркреатина (в мг%)	Фосфокреатин (в мг%)	Молочная кислота (в мг%)	Гликоген (в %)
				Лабиальный фосфор АТФ (в мг%)	Лабиальный фосфор АТФ (в мг%)				
1	Кошка	23 дн.	Нормальная . . .	—	21.9	218	53.9*	14	0.35
			Денервированная	—	17.3	103	27.1*	10	0.30
2	"	1 мес.	Нормальная . . .	29.4	33.3	279	73.4*	—	—
			Денервированная	24.4	14.8	62.8	16.4*	—	—
3	"	1 мес. 24 дн.	Нормальная . . .	30.5	36.6	—	81.3	36	0.64
			Денервированная	32.3	20.0	—	50.0	28	0.24
4	Собака	8 мес. 3 дн.	Нормальная . . .	26.8	33.5	—	71.0	42	0.98
			Денервированная	26.9	21.3	—	40.0	45	0.68
5	"	1 год 14 дн.	Нормальная . . .	24.3	35.0	—	73.0	90	0.37
			Денервированная	26.1	20.2	—	39.0	60	0.17

\* Пересчитано из количества креатинина.

Перерезка задних корешков и удаление чувствительных ганглиев спинного мозга в пояснично-крестцовой области

При перерезке 5 задних корешков проксимально от чувствительных ганглиев в опытах на 3 собаках через 2—7—15 мес. после операции

заметных изменений в содержании изучаемых фосфорных фракций, гликогена и молочной кислоты нами не обнаружено.

У 8 кошек мышцы исследовались после удаления 5 спинномозговых узлов в пояснично-крестцовой области. Удаление спинномозговых узлов приводило в некоторых случаях к появлению дистрофических язв на коже задней конечности оперированной стороны. Мышца теряла до 16% своего веса, однако через 1—4 мес. после операции уровень гликогена, АТФ и молочной кислоты в мышцах этой конечности не менялся, а содержание фосфокреатина только в некоторых случаях незначительно уменьшалось.

Повидимому, нормальное содержание исследованных нами веществ в деафферентированных мышцах поддерживалось за счет импульсов, притекающих к ним из центральной нервной системы в ответ на раздражение рецепторов других участков тела.

При десимпатизации (удалении брюшной симпатической цепочки на одной стороне) в опытах на трех животных нами не было обнаружено изменений в содержании изучаемых веществ.

### Перерезка ахиллова сухожилия

Через месяц после перерезки сухожилия у кроликов мышца теряет до 50% своего веса. Через 4—5 мес. после операции ее вес составляет только 23% нормального веса. В мышце значительно разрастается соединительная ткань, что должно сказаться на ее химическом составе. Однако в наших опытах во время растирания мышцы соединительнотканые волокна тщательно удалялись. Как видно из табл. 3, тендотомированные мышцы по содержанию исследованных биохимических показателей не отличаются от нормальных мышц. Веселкин и Веселкина (1947) через 2 недели после перерезки сухожилия обнаружили некото-

Таблица 3

Влияние перерезки сухожилия на содержание гликогена, молочной кислоты и фосфорных соединений в мышцах кроликов

№№ п.п.	Срок после операции	Мышцы	Неорганический фосфор (в мг <sup>0</sup> / <sub>10</sub> )	Лабильный фосфор АТФ (в мг <sup>0</sup> / <sub>10</sub> )	Определено креатинина из фосфокреатина (в мг <sup>0</sup> / <sub>10</sub> )	Фосфор фосфокреатина (в мг <sup>0</sup> / <sub>10</sub> )	Молочная кислота (в мг <sup>0</sup> / <sub>10</sub> )	Гликоген (в %)
1	17 дн.	Нормальная . . . . .	26.1	36.7	304	82.1*	19	0.33
		Тендотомированная	22.4	33.4	296	80.0*	17	0.34
2	2 мес. 15 дн.	Нормальная . . . . .	39.3	31.0	—	39.0	115	0.66
		Тендотомированная	35.6	26.0	—	36.1	123	0.63
3	3 мес. 21 дн.	Нормальная . . . . .	61.1	24.7	—	35.8	107	0.50
		Тендотомированная	59.3	23.5	—	31.0	106	0.51
4	2 мес. 15 дн.	Нормальная . . . . .	26.8	43.2	—	66.5	36	0.45
		Тендотомированная	24.8	40.1	—	63.1	39	0.39
5	6 мес.	Нормальная . . . . .	27.8	40.1	278	75.1*	56	0.23
		Тендотомированная	25.1	37.2	266	70.0*	53	0.13
6	6 мес.	Нормальная . . . . .	29.3	39.5	282	76.5*	—	—
		Тендотомированная	25.4	36.2	270	72.9*	—	—

\* Пересчитано из количества креатинина.



рое снижение фосфорилирующей способности икроножных мышц, но в гораздо меньшей степени, чем после перерезки седалищного нерва. Количественного анализа изучаемых нами фосфорных фракций они не производили. Как указывает Галицкая (1953), тендотомированные мышцы по ряду физиологических показателей не отличаются существенно от нормальных мышц. За этот же период времени денервированная мышца изменяет свои функциональные свойства: падает фарадическая возбудимость, увеличивается хронаксия, изменяется характер кривой одиночного сокращения.

На основании этого можно сделать вывод, что атрофия денервированной мышцы и мышцы, сохранившей связь с нервной системой, протекает по-разному. Можно полагать, что основные этапы углеводного обмена в тендотомированной мышце не нарушены. Имеющаяся при этом нервная связь способствует поддержанию нормального содержания гликогена, АТФ и фосфокреатина.

Таблица 4

Влияние удаления лобно-теменной области коры головного мозга на содержание фосфорных соединений, гликогена и молочной кислоты в мышцах кроликов

№№ п.п.	Операция	Срок после операции	Мышца	Неорганический фосфор (в мг <sup>0</sup> /о)		Найдено креатина из фосфокреатина (в мг <sup>0</sup> /о)	Фосфор фосфокреатина (в мг <sup>0</sup> /о) <sup>1</sup>	Молочная кислота (в мг <sup>0</sup> /о)	Гликоген (в %)
				Левая	Правая				
1	Удалена кора лобно-теменной области на обеих сторонах	2 мес.	Левая	17.8	40.2	294	77.4	67	0.47
			Правая	18.2	41.5				
2	То же	2 мес. 11 дн.	Левая	—	—	—	—	17	0.08
			Правая	—	—				
3	Удалена кора в области 4-го и 6-го полей левой стороны	4 мес. 22 дн.	Левая	27.8	45.6	300	78.4	27	0.80
			Правая	28.7	44.7				
4	Удалены лобные доли с обеих сторон	4 мес. 27 дн.	Левая	28.1	36.0	314	82.6	24	0.39
			Правая	30.1	40.5				
5	Удалена кора с обеих сторон	6 мес. 22 дн.	Левая	17.8	40.2	294	77.4	51	0.52
			Правая	18.2	41.5				
6	Удалена кора лобной и частично теменной долей, а также часть полосатого тела с левой стороны	7 мес. 2 дн.	Левая	17.6	32.7	234	77.3	68	0.99
			Правая	15.7	35.0				
7	Удалена кора лобно-теменной области на обеих сторонах	7 мес. 10 дн.	Левая	17.8	39.8	257	67.9	44	1.45
			Правая	16.3	38.2				
8	Удалена кора 4-го, 6-го полей и теменной доли обоих полушарий	7 мес. 16 дн.	Левая	—	38.3	303	73.8	47	1.90
			Правая	—	38.4				

\* Во всех случаях пересчитано из количества креатинина.

При сопоставлении влияния, которое оказывает на мышцу перерезка смешанного нерва, с влиянием на нее деафференции, десимпатизации и перерезки двигательных корешков, можно сказать, что в развитии мышечной атрофии выключение двигательной иннервации является основным фактором.

### Удаление коры головного мозга

У кроликов и кошек удалялась лобно-теменная доля коры больших полушарий, в части опытов с одной стороны, в другой части опытов с двух сторон.

Табл

Влияние удаления различных частей коры головного мозга на содержание

№№ п.п.	Операция	Показания вскрытия	Срок после операции
1	Удалена кора левого полушария	—	2 мес. 3 дн. {
2	То же	Полностью удалены поля: 4, 1, 2, 5, 7, 18, 17, 50, 21. Частично удалены поля: 6, 8, 3, 20, 51, 22, 13, 52, 36	2 мес. 24 дн. {
3	Удалена кора правого полушария	Полностью удалены поля: 6, 4, 5, 3, 1, 2, 18, 57, 48, 43, 50, 52, 22, 21, 17, 13, 30, 31, 23. Частично: 8, 36, 14, 32	2 мес. 4 дн. {
4	Удалена кора левого полушария	Полностью удалены поля: 4, 5, 3, 1, 2, 18, 57, 48, 43, 52, 50, 22, 21, 14, 13, 20. Частично: 8, 36, 32, 17	3 мес.
5	Удалена кора правого полушария	Полностью удалены поля: 53, 4, 3, 2, 5, 1, 18, 50, 22, 7, 21, 17. Частично: 20, 36, 6, 8	26 дн.
6	Удалена кора левого полушария	Полностью удалены поля: 15, 4, 7, 2, 50. Частично: 3, 6, 17, 21, 20, 18	4 мес. 12 дн. {

\* Пересчитано из количества креатинина.

Как видно из табл. 4, у кроликов удаление лобно-теменной доли коры с одной стороны и удаление ее с двух сторон не сказалось на содержании изучаемых соединений в мышцах.

В опытах Галицкой на кошках удаление коры вызывало небольшие сдвиги в функциональном состоянии мышц, изменений же в содержании фосфорных фракций, гликогена и молочной кислоты в этих мышцах мы не обнаружили (табл. 5).

На основании полученных результатов можно полагать, что основные этапы углеводно-фосфорного обмена в покоящейся мышце после удаления лобно-теменной области коры существенно не нарушены. Повидимому, оставшиеся отделы коры и подкорка в значительной мере компенсируют отсутствие влияния удаленной области коры больших полушарий.

### Удаление коры головного мозга и перерезка сужожилия

В отличие от предыдущих опытов содержание гликогена, фосфо-креатина и АТФ в тендотомированной мышце у „бескорковых“ живот-

ных (табл. 6) уменьшалось в среднем на  $\frac{1}{3}$ . Содержание молочной кислоты уменьшалось в этой мышце примерно на 10%. Выше было показано, что перерезка сухожилия у нормальных животных не вызывает изменения содержания в мышце гликогена, АТФ и фосфокреатина. Поэтому изменения в содержании этих веществ в тендотомированной мышце после удаления различных областей коры можно отнести за счет отсутствия в этом случае влияния коры на эту мышцу. При этом изменения в биохимических показателях мышцы более выражены при удалении лобно-теменной области коры с двух сторон, чем с одной стороны, и у кошек проявляются в большей степени, чем у кроликов.

та 5

фосфорных соединений, гликогена и молочной кислоты в мышцах кошек

Мышца	Неорганический фосфор (в мг%)	Лабильный фосфор АТФ (в мг%)	Найдено креатина (в мг%)	Фосфор фосфокреатина (в мг%)	Молочная кислота (в мг%)	Гликоген (в %)
Левая . .	27.7	35	265	79.8*	25	0.54
Правая . .	30.9	36.5	280	73.7	37	0.62
Левая . .	25.7	34.7	250	65.8*	36	0.22
Правая . .	25.2	36.9	275	72.3*	44	0.30
Левая . .	33.3	36.6	257	66.6*	51	0.29
Правая . .	30.7	38.8	282	74.2	60	0.18
Левая . .	32.6	35.9	259	68.2*	12	0.21
Правая . .	31.6	35.7	283	74.4*	16	0.26
Левая . .	27.1	39.8	273	71.9*	23	0.80
Правая . .	27.2	36.2	265	71.9*	29	1.22

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Перерезка двигательных корешков спинного мозга, в отличие от выключения симпатического нерва и задних корешков, приводит к характерной картине атрофии мышцы и вызывает резкие сдвиги в содержании гликогена, молочной кислоты, АТФ и фосфокреатина.

Очевидно, что в развитии биохимических изменений, имеющих место при атрофии мышцы после перерезки седалищного нерва, решающую роль играет выключение двигательной иннервации. Возникающие при этом изменения вызваны отсутствием трофического влияния моторных нервов на мышцу, а не только отсутствием ее деятельности. Этот вывод подтверждается тем, что ряд биохимических показателей атрофирующейся тендотомированной мышцы, сохраняющей связь с нервной системой, не меняется. С другой стороны, после денервации, тренировкой мышцы с помощью раздражения ее электрическим током можно только задержать развитие изменений в содержании фосфорных фракций и гликогена денервированных мышц, но не приостановить их. В двух опытах было найдено, что содержание АТФ, фосфокреатина и гликогена в денервированных и подвергнутых тренировке мышцах

Т а б л и

Влияние удаления коры и перерезки сухожилия на содержание фосфорных

№№ п.п.	Операция	Показания вскрытия	Срок после удаления коры
1	Удалены лобно-теменные области коры обоих полушарий, перерезано сухожилие левой икроножной мышцы	Слева: удалена наружная сторона лобной доли и передние отделы стриарного тела. Справа: удалена кора медиального края; в передних отделах удалена часть подкорки	7 мес. 24 дн.
2	Удалена лобно-теменная область коры слева, перерезано сухожилие правой икроножной мышцы	С левой стороны полностью удалены верхние отделы лобно-теменной области коры; в передних отделах удалены части стриарного тела	1 год 18 дн.
3	То же	Удалена кора лобно-теменной области, передние отделы затылочной области. Базальная кора сохранена	3 мес. 6 дн.
4	Удалена лобно-теменная область коры справа, перерезано сухожилие левой икроножной мышцы	Удалена наружная поверхность лобно-теменной доли; в передних отделах удалено стриарное тело	7 мес. 12 дн.
5	Удалена кора лобно-теменной области слева, на этой же стороне перерезано сухожилие икроножной мышцы	Удалена кора лобно-теменной области до затылочной; базально-наружные отделы коры сохранены	9 мес. 12 дн.
6	Удалены лобно-теменные области обоих полушарий, перерезано сухожилие правой икроножной мышцы	Удалена кора лобно-теменной области вплоть до затылочной с обеих сторон; базально-наружные отделы коры сохранены	4 мес. 25 дн.
7	Удалена кора лобно-теменной области справа. Слева перерезано сухожилие икроножной мышцы (кошка)	Мозг не обследован	1 мес.

\* Пересчитано из количества креатинина.

было гораздо выше, чем в денервированных и нетренированных мышцах, но ниже чем в нормальных мышцах. Повидимому, передаваемое по моторным нервам влияние центральной нервной системы на мышцу поддерживает определенный уровень активности ферментативных систем мышечной ткани, что и обеспечивает нормальный ход углеводного обмена. Выключение симпатической или чувствительной иннервации, а также перерезка сухожилия мышцы при сохранении коры больших полушарий не приводят к изменениям в содержании изучаемых компонентов углеводного обмена. Это обуславливается, повидимому, компенсаторным влиянием коры головного мозга.

В наших опытах не было обнаружено непосредственного влияния удаления лобно-теменной области коры головного мозга на содержание фосфорных фракций и гликогена мышц. Однако наблюдаемые при удалении лобно-теменной области коры головного мозга расстройства моторики дают основания предполагать, что более углубленный анализ химизма мышц у таких животных может обнаружить это влияние.

ца 6

фракций гликогена и молочной кислоты в мышцах кроликов и кошки

Срок после перерезки сухожилия	Мышца	Неорганический фосфор (в мг <sup>0</sup> /о)	Лабильный фосфор АТФ (в мг <sup>0</sup> /о)	Найдено креатинина из фосфокреатина (в мг <sup>0</sup> /о)	Фосфор фосфокреатина (в мг <sup>0</sup> /о)	Молочная кислота (в мг <sup>0</sup> /о)	Гликоген (в %)
1 мес. 10 дн.	Левая . . .	19.8	28.4	237	61.3*	13	0.14
	Правая . . .	23.1	38.5	316	83.2	15	0.23
1 мес.	Левая . . .	20.7	44.5	319	83.9*	41	0.81
	Правая . . .	17.9	23.9	199	52.3	60	1.19
1 мес. 21 день	Левая . . .	19.9	44.2	347	91.3*	53	0.34
	Правая . . .	18.0	21.2	214	56.3	72	0.58
28 дн.	Левая . . .	12.6	43.7	240	65.9*	42	0.44
	Правая . . .	10.9	56.0	310	81.6	44	0.68
1 мес. 17 дн.	Левая . . .	16.1	42.4	325	85.8*	26	0.40
	Правая . . .	15.0	32.0	254	66.9	32	0.68
1 мес.	Левая . . .	22.3	44.5	271	71.3*	81	0.19
	Правая . . .	17.9	25.8	126	33.1	74	0.15
1 мес.	Левая . . .	30.3	28	95	25.0*	—	—
	Правая . . .	28.5	40.5	265	68.7	—	—

Трофическое влияние коры больших полушарий ясно обнаруживается на тендотомированной мышце. Выключение ядра и прилегающей к нему периферии коркового конца двигательного анализатора, повидимому, лишает мышцы возможности приспособления к изменившимся вследствие перерезки сухожилия условиям существования. В этих условиях отсутствие коркового контроля проявляется в нарушении углеводного обмена мышцы.

#### ВЫВОДЫ

1. При мышечной атрофии, вызванной перерезкой седалищного нерва, наблюдается уменьшение содержания в ней фосфокреатина, гликогена, АТФ и молочной кислоты. Решающую роль в возникновении этих изменений играет выключение двигательной иннервации.

2. При выключении симпатической и афферентной иннервации не обнаружено значительных сдвигов в содержании этих веществ.

3. При перерезке сухожилия, несмотря на значительную потерю веса, тендотомированная мышца по содержанию фосфорных соединений, гликогена и молочной кислоты не отличается от нормальной мышцы.

4. Удаление лобно-теменной области коры головного мозга не вызывает существенных изменений в содержании АТФ, фосфокреатина, гликогена и молочной кислоты в мышцах.

5. Одновременное удаление лобно-теменной области коры и перерезка сухожилия мышцы вызывают уменьшение содержания в ней указанных веществ.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева А. М., Биохимия, 16, 97, 1951.  
Баяндуров Б. И. Трофическая функция головного мозга. Медгиз, 1949.  
Веселкин Н. В. и В. М. Веселкина, Физиолог. журн. СССР, 33, 345, 1947.  
Галицкая Н. А. (см. этот номер „Физиологического журнала СССР“, стр. 710).  
Генкин А. М., Биохимия, 3, 47, 1938.  
Зубенко П. М., А. Д. Рева, Е. Г. Плахотишина, Биохимия, 15, 79, 1950.  
Зубенко П. М. и Е. Г. Плахотишина, Укр. биохим. журн., 22, в. 4, 531, 1950.  
Мандельбойм А. Б., Невропатолог., психиатр. и психогиг., 5, в. 7, 1166, 1936.  
Попов Н. А. О центральной нервной регуляции процессов питания в организме. М., 1936.  
Файншмидт О. И., Биохимия, 4, 411, 1939.  
Фердман Д. Л., А. Е. Местечкина, Н. В. Семенов, ДАН СССР, 75, в. 5, 757, 1950.

## МЕТОДИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

МЕТОДИКА ДВИГАТЕЛЬНЫХ ПИЩЕВЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ  
У МЕЛКИХ ЖИВОТНЫХ И ПТИЦ

В. В. Фанарджян и И. Г. Карманова

Отдел сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности  
Института экспериментальной медицины АМН СССР, Ленинград

Поступило 25 XII 1952

Вопрос о методиках для сравнительно-физиологического исследования высшей нервной деятельности животных остается до сих пор не решенным. Неудовлетворительность визуальных наблюдений побуждает к поискам методик, объективно регистрирующих рефлекторные реакции животных.

Рядом авторов были разработаны и применены помимо оборонительно-двигательных методик и двигательно-пищевые, основанные на различных принципах регистрации (Горшелева, 1936; Баяндуров, 1937; Федоров, 1951; Котляревский, 1951, и др.).

Представляется целесообразным проводить регистрацию как общедвигательной, так и двигательно-пищевой реакции с учетом направления движения животного. Используя эти два показателя реакции одновременно, сопоставляя динамику общедвигательной реакции, наблюдаемую в ходе образования временных связей, с динамикой условнорефлекторных ответов, мы можем более точно судить о тех или иных механизмах приспособления животных к воздействиям внешней среды.

Птица (в нашем случае голубь) помещается в специально смонтированную из легкого металла (алюминия) клетку, три стенки и потолок которой сделаны из проволочной сетки (рис. 1). Передняя стенка (1), сделанная из фанеры, одновременно является дверкой. Размеры клетки (45 × 35 × 35 см) дают возможность голубю свободно передвигаться в ней.

Клетка покоится на трех пружинах, двух боковых и одной передней (2), обеспечивающих колебания ее при малейших движениях голубя. Боковые пружины помещаются на специальных стеклянных подставках (3), что уменьшает трение при скольжении пружин, увеличивая их колебательные движения. Задне-верхний угол клетки при помощи нитки (4) соединяется с воздушным барабанчиком (5), который связан путем воздушной передачи с барабанчиком (6), снабженным писчиком. Под переднюю пружину помещается эластичная подставка (губка, 7), изменением высоты которой регулируется натяжение нитки.

Такое устройство дает возможность регистрировать относительное местоположение голубя в клетке: так, когда голубь из заднего отдела клетки направляется в передний, то на кимографе это изображается в виде спадающей вертикальной кривой.

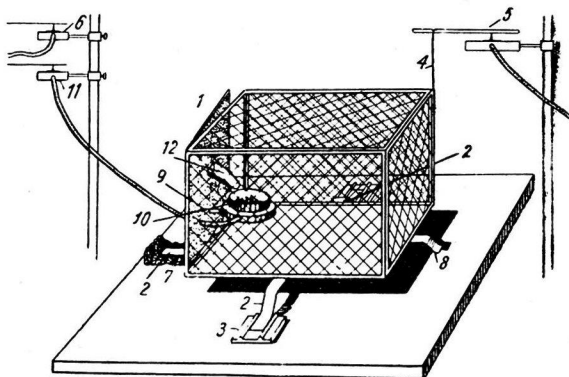


Рис. 1. Схема экспериментальной клетки для птицы.

Объяснение в тексте.

Задняя треть клетки снабжена выступом (8), препятствующим чрезмерному натяжению нитки. В переднюю стенку вмонтирована маревая капсула (9), к резине которой приклеивается чашечка-кормушка (10) с несколько меньшим диаметром.

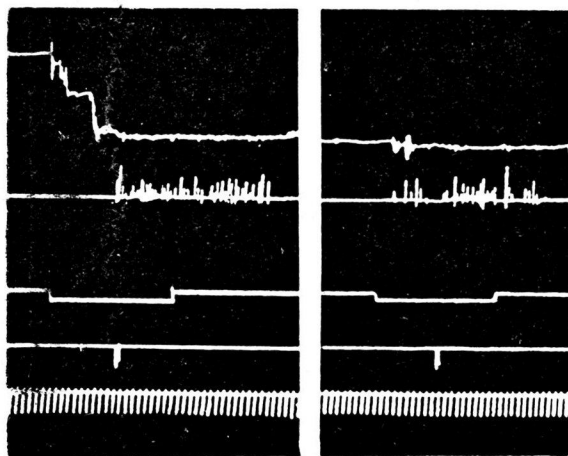


Рис. 2. Кимографическая регистрация опыта. *Сверху вниз*: общедвигательная реакция, клевание, действие условного раздражителя, подкрепление, отметка времени (в сек.).

углом, можно вести наблюдение за общим поведением птицы.

Описанный выше принцип изучения столь сложного анализатора, как двигательный, применяется нами также и для изучения аналитической и синтетической деятель-

Последнее обеспечивает регистрацию клевательных движений по их силе и во времени. От капсулы (9) колебания передаются на другую капсулу с песочником (11). Корм в кормушку поступает по желобку (12), проходящему сквозь переднюю стенку. Такое устройство не исключает возможности переделывать неподвижную кормушку в подвижную, вдвигающуюся в клетку с заранее насыпанным кормом.

Таким образом, наша методика позволяет точно регистрировать как общие (с учетом направления), так и клевательные движения голубя. Кроме этого на ленте кимографа отмечается включение условного и безусловного раздражителей, а также отметка времени (рис. 2).

В целях изоляции голубя от экспериментатора клетка экранируется высоким щитом с небольшим окошечком, через которое при помощи зеркала, помещенного над клеткой под

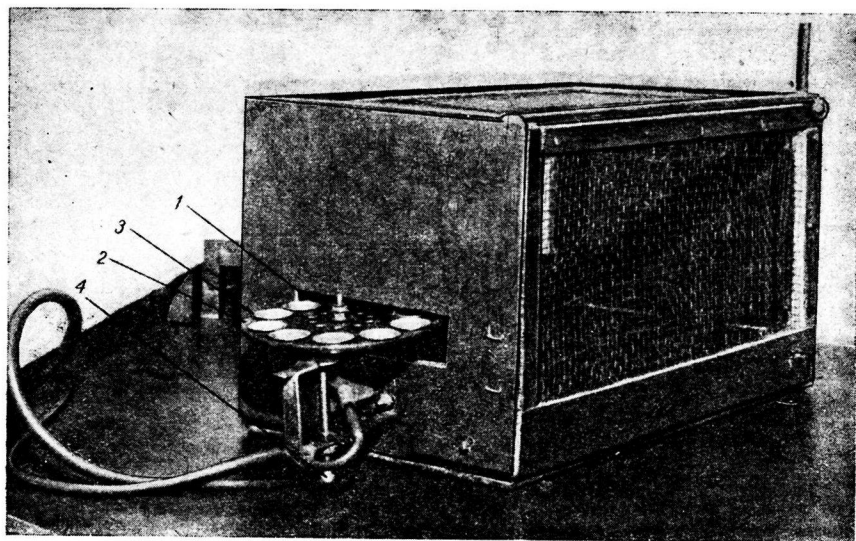


Рис. 3. Общий вид экспериментальной клетки для хорьков. *Объяснение в тексте.*

ности больших полушарий головного мозга других животных. Приведем описание опытов на одомашненных хорьках небольшого размера (24—30 см в длину).

В условиях экспериментальной обстановки эти животные очень подвижны. Двигательные реакции их разнообразны. Так, общедвигательная реакция у них быстро переходит в затаивание, а от затаивания вновь к общедвигательной реакции. Резкие



движения хорьков и кружение на месте не позволяют регистрировать дыхательные движения грудной клетки.

На время опыта хорек помещается в экспериментальную клетку, размерами  $40 \times 20 \times 20$  см с двойным дном. Перемещение животного вдоль клетки и локальные двигательные реакции лапок регистрируются при помощи резиновой подушки, находящейся под верхним дном переднего отдела камеры и соединенной со второй резиновой подушкой меньшего размера или мареевской капсулой (последняя снабжена песичком). Диаметр первой резиновой подушки 11,5 см, диаметр второй подушки 4 см.

В используемом нами способе записи на кимографе общедвигательных реакций хорьков сохранена регистрация направления движений животного, но в отличие от способа регистрации общедвигательной реакции у птиц, описанного выше, в нем устранен момент колебания клетки при движениях хорьков, что при большой подвижности последних являлось бы добавочным фактором, осложняющим условия опыта.

Корм (кусочки сырого мяса) животное получает из кормушки, подающейся в камеру пневматическим способом. Момент захвата пищи регистрируется на закопченной ленте кимографа. Также регистрируются дача условного и безусловного раздражителей и время. Животное отделено от экспериментатора ширмой, наблюдение за ним производится через отверстие в ширме.

Детальное устройство диска с кормушками и механизм подачи кормушек в камеру изображены на рис. 3 и 4.

Как видно из рис. 3, передняя стенка камеры имеет щель (1), высотой 3 см, в которой свободно вращается диск (2) с 10 кормушками (3). В экспериментальном ящике находится только одна кормушка, из которой животное и получает пищу.

Малейшее надавливание на кормушку в момент захвата пищи замыкает контакты электрической цепи электромагнитного отметчика (рис. 4, 1), регистрирующего двигательную пищевую реакцию. Винт (рис. 3, 4), регулируя расстояние между контактами, увеличивает либо уменьшает чувствительность диска. При этом подача кормушки и сотрясения клетки при обидных движениях животного не дают замыкания контактов.

На рис. 4 представлен механизм передвижения кормушек. На нижней стороне диска расположены небольшие упоры (2). При нажатии на грушу раздувается резиновая гофрированная подушка (3), и выступ (4) толкает упор, поворачивая диск справа налево, ровно на одну десятую оборота.

Хорьки с первого опыта берут пищу из кормушек. На условный раздражитель хорек либо ударяет лапой по кормушке, либо нажимает на кормушку мордочкой, что регистрируется на ленте кимографа.

Предложенный способ изучения двигательных пищевых условных рефлексов, в отличие от описанных Малиновским (1952) и др., не требует длительного и специального приучения животного к условиям опыта и дает возможность зарегистрировать 1) свободное движение животных; 2) ориентировочную реакцию на применяемые раздражители; 3) естественную двигательную пищевую реакцию.

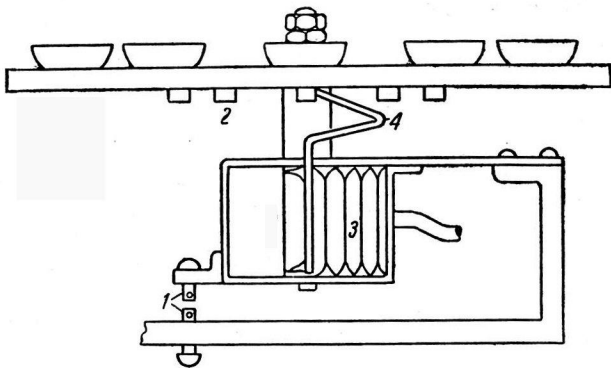


Рис. 4. Схема механизма передвижения диска в клетке для хорьков и схема регистрации условно-рефлекторной реакции (вид сбоку).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Баяндуров Б. И. Условные рефлексы у птиц. Томск, 1937.  
 Горшелева Л. С., Арх. биол. наук, 42, в. 1—2, 117, 1936.  
 Котляревский Л. И., Журн. высш. нервн. деятельн., 1, 752, 1951.  
 Малиновский О. В., Физиолог. журн. СССР, 38, 637, 1952.  
 Федоров Викт. К., Журн. высш. нервн. деятельн., 1, 744, 1951.

## МЕТОДИКА РЕГИСТРАЦИИ ТОНУСА БРОНХИАЛЬНОЙ МУСКУЛАТУРЫ

Т. М. Турпаев

Лаборатория общей и сравнительной физиологии Института морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР

Поступило 26 XII 1952

Изучение механизма нервной регуляции тонуса гладкой мускулатуры бронхов имеет большое значение для понимания физиологии и патологии дыхания и для расшифровки способов действия некоторых фармакологических веществ на животный организм.

Среди приемов исследования тонуса бронхиальной мускулатуры в длительном остром опыте на млекопитающих в последние годы наибольшее распространение получил прием Концета и Реслера (Konzett, Rössler, 1940), основанный на следующем принципе.

В легкие через трахею нагнетается воздух насосом постоянного объема (Starling, 1926). По мере раздувания легких давление в системе возрастает вследствие эластической упругости легочной ткани. Когда давление достигает определенной величины, например 6 см водяного столба, продолжающийся поступать из насоса воздух выбрасывается через водяной клапан в регистратор объема. Смещение поршня и рычага объемного регистратора свидетельствует о количестве воздуха, не попавшего из насоса в легкие. При обратном движении поршня насоса в цилиндр засасывается свежий атмосферный воздух. В это время легкие пассивно опорожняются, а поршень объемного регистратора благодаря наличию специального ртутного клапана, опускается в исходное положение.

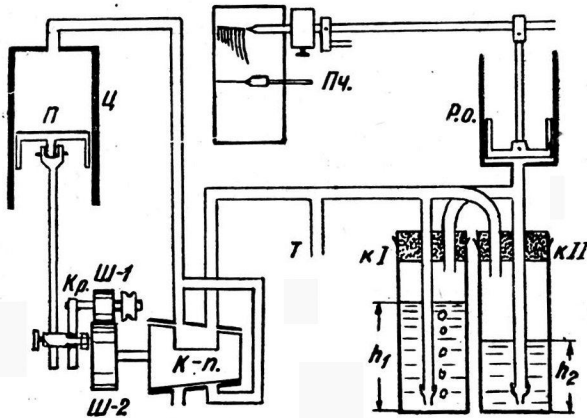


Рис. 1. Схема прибора для регистрации тонуса бронхиальной мускулатуры. Объяснение в тексте.

Во время спазма бронхов, уже при меньшем количестве поступившего в легкие воздуха, давление в системе повышается до уровня, когда срабатывает клапан и, следовательно, больший объем воздуха попадает в регистратор объема, рычаг которого перемещается на большую высоту. Недостатком этого приема является переполнение легких воздухом во время бронхоспазма, когда пассивная эвакуация воздуха из легких затруднена.

Нами сконструирован прибор и разработана методика количественного определения тонуса бронхиальной мускулатуры, основанная на том же принципе, что и прием Концета и Реслера, однако отличающаяся от последнего устройством системы клапанов и тем, что насос постоянного объема не только активно нагнетает воздух в легкие, но и отсасывает его.

Прибор состоит из трех частей: насоса постоянного объема, нагнетающего и отсасывающего воздух из легких; системы клапанов; и регистратора объема (рис. 1).<sup>1</sup>

Цилиндр (Ц) насоса изготовлен из латуни. Длина цилиндра 20 см, внутренний диаметр 6 см; поршень (П) эбонитовый. Поступательные движения поршня осуществляются от кривошипа (Кр.), ось которого вращается от мотора через редуктор оборотов. На ось кривошипа надета шестерня (Ш-1), которая вращает другую шестерню (Ш-2), соединенную с краном-переключателем (К.-п.). Кран-переключатель вращается в два раза медленнее, чем кривошип, так как количество зубьев второй шестерни в два раза больше, чем первой. Во вращающейся части крана сделана полость, которая при одной половине оборота соединяет цилиндр насоса с легкими (Т) и регистрирующей системой, а при другой половине оборота — с атмосферным воздухом. Таким образом, во время одного оборота кривошипа насос нагнетает и отсасывает воздух из легких (I и II такты работы насоса), а во время следующего оборота кривошипа воздух в цилиндре заменяется атмосферным воздухом (III и IV такты работы насоса).

<sup>1</sup> Дыхательный насос и регистратор объема изготовлены механиком института И. Г. Тарасовым.

Регистратор объема (Р. о.) изготовлен из стеклянного шприца на 150 мл, металлический поршень в котором заменен легким эбонитовым. Поршень соединен с рычагом, на противоположном плече которого находится свинцовый груз, уравнивающий поршень.

Клапаны (К-I и К-II) представляют собой герметически закрытые стеклянные стаканы с опущенными в воду трубками, на концах которых надеты резиновые клапаны. Уровни воды ( $h_1$  и  $h_2$ ) в сосудах над клапанами могут быть изменены в зависимости от вида животного и целей опыта. В опытах на собаках весом 5—10 кг уровни воды над клапанами обычно устанавливались равными:  $h_1 = 6-8$  см и  $h_2 = 2-3$  см  $H_2O$ .

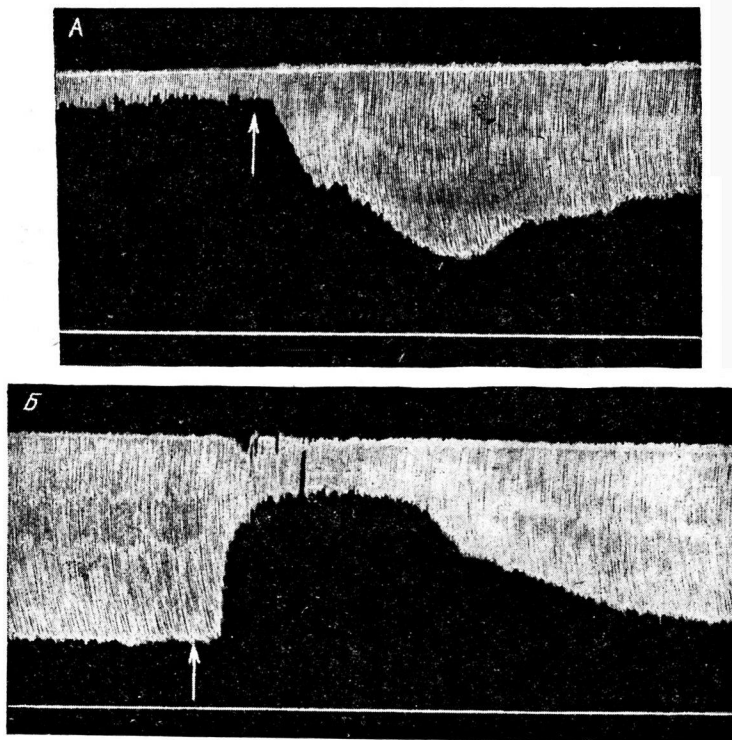


Рис. 2. Кимограммы опыта на собаке.

А — уменьшение количества воздуха, нагнетаемого в легкие при введении животному внутривенно 0.006 мг карбохолина на 1 кг веса; Б — увеличение количества нагнетаемого в легкие воздуха при введении 0.06 мг адреналина на 1 кг веса на фоне эзеринового бронхоспазма (0.12 мг на 1 кг веса). Стрелкой отмечено введение вещества.

При работе насоса, во время I такта, воздух из цилиндра нагнетается в легкие до тех пор, пока давление в системе не превысит  $h_1$  см водяного столба первого водяного клапана. Продолжающий после этого поступать из насоса воздух, пройдя через водяной клапан К-I, поступает в цилиндр объемного регистратора и поднимает его поршень и рычаг на определенную высоту. Во время II такта воздух отсасывается из легких. По достижении разрежения в системе до  $h_2$  см водяного столба воздух начинает отсасываться через второй клапан К-II из объемного регистратора, а поршень и рычаг объемного регистратора возвращаются в нулевое положение. Во время III и IV тактов работы насоса воздух в цилиндре замещается на атмосферный.

При увеличении тонуса бронхиальной мускулатуры в легкие поступает меньший, а в объемный регистратор больший объем воздуха. Следовательно, во время бронхоспазма колебания поршня и рычага объемного регистратора имеют больший размах.

Для количественного определения степени бронхоспазма экскурсия рычага объемного регистратора сравнивается с движением рычага при пережатой трахее. В этом случае весь воздух из цилиндра насоса поступает в объемный регистратор. На уровне

этого крайнего положения рычага, соответствующего его максимальному отклонению, устанавливается писчик *Лч.*, который в течение всего опыта прочерчивает на ленте линию. Расстояние от этой линии до нижней линии, записываемой рычагом объемного регистратора, пропорционально объему вгоняемого в легкие воздуха. Благодаря градуировке, имеющейся на стеклянной стенке цилиндра объемного регистратора, легко вычислить количество вошедшего в легкие воздуха.

Прибор испытан в опытах на собаках весом в 5—17 кг (наркоз — морфий в количестве 10 мг на 1 кг веса животного и барбитал 20 мг на 1 кг веса животного) и на кошках весом в 3—3.5 кг (наркоз — уретан в количестве 1.5 г на 1 кг веса животного).

Грудная клетка животного вскрывалась по средней линии и в разрез вставлялся рапорасширитель. В некоторых опытах вместо вскрытия грудной клетки накладывался двусторонний пневмоторакс при помощи толстых стеклянных трубок, вставленных в грудную стенку между ребрами. В трахею вставлялась широкая канюля, которая соединялась с прибором. На рис. 2, *А* и *Б* представлены кимограммы, иллюстрирующие изменение объема вгоняемого в легкие воздуха при введении животному карбохолина, эзерина и адреналина.

В своей экспериментальной работе мы пользовались также и упрощенной схемой прибора. Из схемы, приведенной на рис. 1, были исключены водяные клапаны, а трахейная канюля соединялась с насосом и с объемным регистратором. Для того, чтобы поршень объемного регистратора мог подняться только при достижении давления в системе определенной величины, груз, уравнивающий поршень, перемещался ближе к оси рычага объемного регистратора. Положение груза предварительно калибровалось по водяному манометру так, чтобы при определенном положении груза поршень давил на находящийся в объемном регистраторе воздух, создавая давление, равное, например, 4, 6, 8 и т. д. см  $H_2O$ . Во время I такта работы насоса воздух в первую очередь нагнетается в легкие, а при достижении в системе давления, равного, например, 6 см  $H_2O$ , поступает в объемный регистратор. Во время II такта воздух отсасывается из легких и объемного регистратора, поршень которого возвращается в нулевое положение.

#### ЛИТЕРАТУРА

Konzett H., Rössler R., Arch. exper. Path. u. Pharmacol., 195, 71, 1940.  
Starling E. H., J. Physiol., 67, 14, 1926.

## О НОВОЙ КОНСТРУКЦИИ РТУТНОГО ДИНАМОМЕТРА

В. В. Розенблат

Кафедра нормальной физиологии Свердловского медицинского института

Поступило 2 VI 1952

Обоймовый динамометр, именуемый иногда колленовским, обладает рядом недостатков: во-первых, края обоймы при сжатии врезаются в ладонь, причиняя боль; во-вторых, упругие свойства обоймы постепенно изменяются, что искажает показания прибора, — после каждых 100 измерений требуется переградуировка, а после 1000 измерений прибор надо считать вышедшим из строя (Бунак, 1941); в-третьих, прибор дает возможность исследовать лишь силу максимального сжатия; наконец, прибор не дает возможности производить запись мышечных сокращений.

Отсутствие приборов, пригодных для углубленного исследования функции сжатия кисти, вынуждает лаборатории и практически медицинские учреждения конструировать собственные установки для этих целей. При этом вместо сжатия твердого тела чаще всего используется сдавливание эластического баллона. Как весьма физиологическое упражнение оно было использовано, например, в аэроэнергографе Журавлева и Кудрявцева (1931). Особенное значение при конструировании приборов с использованием эластического баллона приобрел принцип ртутной динамометрии, предложенный Анри (Henry, 1905) и, независимо от него, Шварцем (1923). Ртутный динамометр такого типа использован в целом ряде работ (Ветохин, 1931; Шабашова, 1939, и др.).

Преимущества данного прибора перед обоймовыми динамометрами бесспорны: 1) сжатие эластического баллона не причиняет болевых ощущений, 2) данные

прибора безупречно точны, он не требует переградуировок и служит неопределенно долгий срок, 3) прибор позволяет исследовать самые различные показатели работоспособности, являясь не только и не столько динамометром, сколько эргометром, 4) пользуясь прибором, легко производить запись мышечной деятельности посредством связанного с пишущим рычажком поплавка или мареевской капсулы.

В то же время массовому производству ртутных динамометров препятствует чрезвычайная громоздкость прибора в обычном его виде. Так как кисть человека создает в баллоне емкостью 30—150 мл давление до 2.5 атм., т. е. до 190 см рт. ст., манометрическая трубка прибора, а значит и высота его, должны быть не меньше 2 м.

Советскими авторами были предложены две конструкции портативного ртутного динамометра (Шейдин, 1935; Ратнер, 1949), в которых манометрическая трубка укорачивается благодаря тому, что специально, посредством рычага, сила сжатия кисти передается в уменьшенном виде. Однако эти конструкции не получили распространения, повидимому, в связи с тем, что прибор Шейдина, по признанию самого автора, дает погрешность до 0.5 кг в связи с трением в системе передающих рычагов, а прибор Ратнера очень сложен и, значит, дорог.

Между тем, в настоящее время интересы научного исследования и практики требуют использования ртутных динамометров. Так, Минасян (1944), работая в госпиталях, убедился, что обоймовые динамометры не позволяют следить за тонкими изменениями функции кисти после ранения, и применял сконструированный им ртутно-пневматический прибор. В руководстве по лечебной физкультуре Мошкова (1950) также указывается на преимущества ртутной динамометрии и рекомендуется изготовлять такой прибор из аппарата Рива-Роччи путем закрытия верхнего конца манометрической трубки и замены манжеты баллоном для сжатия. В обоих указанных приборах используется принцип „закрытого“ манометра; поскольку здесь прилагаемому усилию противодействует не давление столбика ртути, а прежде всего сопротивление сжимающегося над ним воздуха, в этом случае предпочтительнее использовать замечательную по простоте конструкции динамометра Розанова (1951), где ртуть заменена водой; прибор состоит из заполненного водой баллона, соединенного с манометрической трубкой, запаянной сверху. Однако большими недостатками принципа „закрытого“ манометра являются неравномерность шкалы, а также то, что без значительных усложнений прибора невозможно производить запись мышечной работы по изменению высоты водного столбика.

Таким образом, несмотря на бесспорные преимущества ртутной динамометрии, до сих пор не существует конструкции прибора, пригодной для массового производства.

Применяя в нашей работе ртутный динамометр, мы имели возможность убедиться в преимуществах этого прибора. Последнее привело нас к попытке создать конструкцию ртутного динамометра, пригодного для производства и свободного от недостатков прибора обычного типа (заполненный ртутью баллон, соединенный с манометрической трубкой). Важнейшими из них являются громоздкость прибора и резкая деформация баллона при максимальном сжатии (в силу перехода из баллона в измерительную трубку до  $\frac{1}{5}$  содержащейся в нем ртути).

При решении поставленной задачи был применен в целях уменьшения давления не рычаг, а принцип поршневой передачи в ступенчатом цилиндре с разной площадью поршней (рис. 1). Рассмотрение схемы прибора показывает, что здесь устраняются упомянутые выше недостатки.

Указанный принцип позволяет уменьшить в любое число раз габариты прибора. Давление, создаваемое при сжатии баллона в верхней части цилиндра, с определенной силой действует на малый поршень; сила эта, передаваясь по штоку боль-

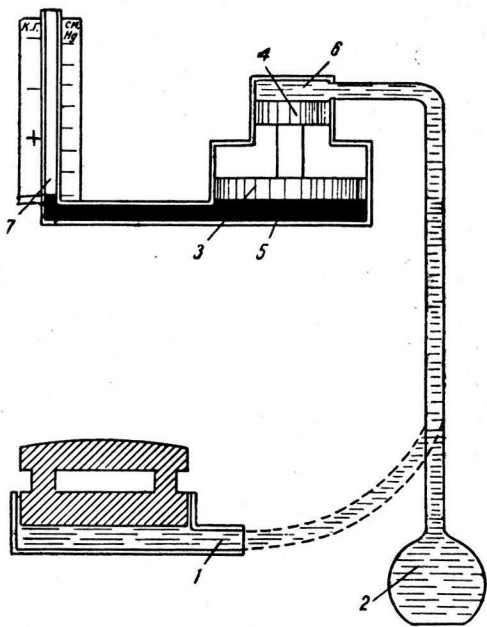


Рис. 1. Схема ртутного поршневого динамометра.

1 — дополнительная часть вместо баллона; 2 — баллон для сжатия; 3 — большой поршень; 4 — малый поршень; 5 — ртуть; 6 — вода; 7 — барометрическая трубка.

шому поршню, распределяется на более значительную площадь, т. е. давление уменьшается; уменьшается оно во столько раз, во сколько площадь большого поршня превосходит площадь малого. Поскольку при значительном уменьшении шкалы снижается и точность ее, мы пока ограничились отношением поршней 1:5, уменьшающим габариты прибора в 5 раз.

Кроме того, этот принцип позволяет свести к минимуму и деформацию баллона, обусловленную уменьшением объема содержащейся в нем жидкости. С одной стороны, деформация сокращается в 5 раз благодаря пятикратному укорочению ртутного столба; с другой стороны, она сокращается еще в 5 раз благодаря тому, что оба поршня связаны с общим штоком и потому их линейное перемещение всегда одинаково; поэтому, в связи с разницей их площадей, для выхода в манометрическую трубку 1 мл ртути из резервуара достаточно выдвинуть из баллона в верхнюю часть цилиндра 0.2 мл воды. Деформация, таким образом, сводится к минимуму; практически мы получаем почти несжимаемый баллон.

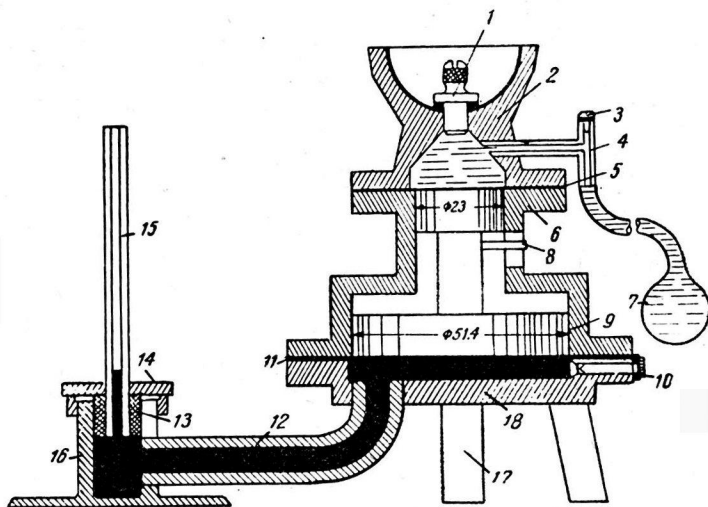


Рис. 2. Устройство ртутного поршневого динамометра (схема-разрез).

Объяснение в тексте.

Конструкция такого типа имеет и еще ряд преимуществ, связанных с тем, что баллон и верхняя часть передаточной системы заполняются не ртутью, как это делается в обычных динамометрах, а водой. Так, значительно уменьшается расход ртути — ее требуется не 1 кг, а всего 130 г (менее 10 мл); разрыв баллона теперь не грозит утечкой ценного металла и опасностью лабораторного отравления; отпадает необходимость строго следить за тем, чтобы испытуемый держал руку в течение всего опыта на одном уровне, — теперь перемещение ее на 14 см по вертикали изменяет положение нуля манометра лишь на 1 см.

Большие трудности при конструировании прибора пришлось преодолеть ввиду необходимости, с одной стороны, герметической пригонки поршней (во избежание просачивания жидкости по бокам их), с другой — практически полного отсутствия трения, ибо малейшее сопротивление ходу поршня должно исказить данные прибора, уменьшать его чувствительность. В связи с этим было решено дать поршням свободную ходовую посадку, а зазор ликвидировать посредством резиновой мембраны; с этой целью ступенчатый цилиндр как бы разрезан в двух местах на три части; последние скрепляются на фланцах, которыми зажимаются мембраны. Упругое сопротивление резины роли не играет, ибо максимальный ход поршней не превышает 1 мм (поскольку площадь нижнего поршня в 400 раз больше сечения трубки манометра). Понятно, что подобное решение много упрощает и удешевляет прибор.

Обратившись к технической литературе, мы нашли в ней общее решение нашей задачи. Так, в руководстве Жоховского (1950) указывается, что для уменьшения в измерительных приборах высоких давлений автором еще в 1935 г. использован „мультипликатор“, аналогичный нашему ступенчатому цилиндру с двумя поршнями. Далее, в описываемых автором манометрах с условной шкалой также используется герметизация за счет резиновой мембраны.

Схематический разрез прибора представлен на рис. 2.

Через отверстие, закрываемое винтом-пробочкой (1), система верхнего резервуара (2) заполняется водой (для удобства заполнения верхняя часть резервуара снаружи имеет форму воронки); к отходящему от резервуара тройнику (4), имеющему дополнительное отверстие для отведения давления, закрытое пробочкой (3), присоединяется через резиновую трубку баллон для сжатия (7); вся эта заполненная водой система верхнего резервуара отделяется резиновой мембраной (5) от ступенчатого цилиндра (6), в котором помещается шток с поршнями (9), снабженный стрелочкой (8), по перемещению которой в „окне“ цилиндра можно следить за ходом поршней. Несущий ножки прибора (17) нижний резервуар (18), заполненный ртутью и имеющий выпускное отверстие, закрытое пробочкой (10), отделяется от ступенчатого цилиндра и поршня мембраной (11); от него отходит трубка (12) к резервуару-подставке (16), в котором посредством резиновой пробки (13) и накидной гайки (14) укреплен манометрическая трубка (15).

Поршни изготавливаются для легкости из дуралюминия, а соприкасающиеся со ртутью металлические части (18, 12 и 16) — из стали.

Весьма существенным является вопрос о том, что применить в качестве датчика (т. е. предмета для сжатия): баллон или приспособление с твердыми рукоятками и поршневым устройством? Так, Биксон (1952) указывает, что при использовании баллона площадь, на которую давит рука, непостоянна, а потому получаемые показания давления не отражают истинной силы сжатия. Это возражение справедливо не столько в отношении самого принципа использования баллона, сколько в отношении характера применения его в ранее описанных приборах. Непостоянство площади создается, во-первых, деформацией и изменением объема баллона при сжатии его, во-вторых, различием размеров и формы ладони у разных лиц. Однако эти моменты могут быть в значительной мере устранены, что мы и постарались учесть в своей конструкции. Мы стремились, во-первых, получить практически несжимаемый баллон, а во-вторых, предусмотрели размер его, в значительной мере помещающийся внутри сжатой кисти. Поскольку очень маленький баллон (например емкостью 28 мл, примененный Ветохиным) не вполне удобен, мы избрали для прибора баллон емкостью около 60 мл.

Поскольку сдавливание округлого баллона и двух жестких рукояток все же представляет различные по существу упражнения, нами был сконструирован и поршневой датчик (рис. 3) с двумя рукоятками для сжатия (1), расстояние между которыми может регулироваться посредством винтов (2), связанных с верхней рукояткой и передвигающихся в держателях (3); последние скреплены с поршнем (4), имеющим вид стакана и помещающимся в цилиндре (5); резиновая мембрана (6) герметизирует зазор по бокам поршня; последний при сжатии рукояток давит на воду в резервуаре (7); это давление через соединительную трубку (8) передается на ртутный динамометр. Площадь поршня рассчитана таким образом, чтобы показания датчика соответствовали показаниям баллона: диаметр поршня (61.8 мм) при давлении поршня с силой 40 кг позволяет поднимать ртуть на 100 см. Испытания прибора показали, что по чувствительности он все же уступает баллону. Описанный ртутный поршневой динамометр получил положительную оценку Министерства здравоохранения СССР.

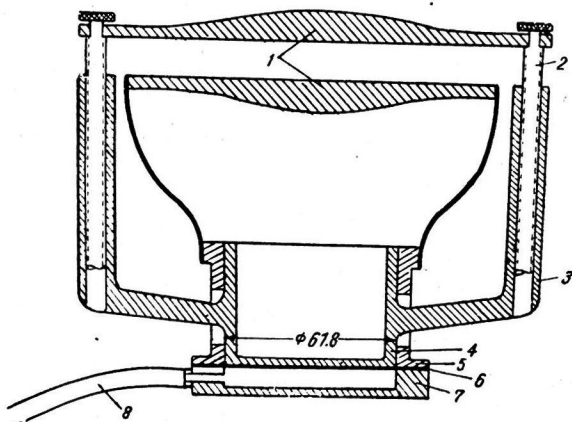


Рис. 3. Поршневой датчик для ртутного динамометра (схема-разрез).  
Объяснение в тексте.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Биксон Я. М., Физиолог. журн. СССР, 38, 115, 1952.  
 Бунак В. В. Антропометрия. М., 1941.  
 Ветохин И. А., Пермский мед. журн., № 1—2, 15; № 3—4, 29, 1931.  
 Жоховский М. К. Техника измерения давления и разрежения. М., 1950.  
 Журавлев И. Н. и Н. Н. Кудрявцев, в кн.: Работа и утомление. Тр. Укр. психоневролог. инст., 38, 1931.  
 Минасян Г. А., Госпитальное дело, № 3, 39, 1944; Изв. Ерев. мед. инст. и Мед. общ. Армении, № 1—2, 211, 1944.

- Можков В. Н. Лечебная физкультура на курортах и в санаториях. М., 1950.  
 Ратнер К. С., Физиолог. журн. СССР, 35, 253, 1949.  
 Розанов Л. П., Физиолог. журн. СССР, 37, 366, 1951.  
 Шабашова А. С., в кн.: Исследования по физиологии физических упражнений.  
 Тр. ЦНИИФК, в. 1, 114, 1939.  
 Шварц Н. И., Врач. дело, № 16—17, 420, 1923.  
 Шейдин Я. А., Физиолог. журн. СССР, 18, 621, 1935.  
 Henry Ch., C. R. Acad. de Sciences, 140, 809, 1905.

## МЕТОД ГРАФИЧЕСКОЙ РЕГИСТРАЦИИ ДВИЖЕНИЙ РОГА МАТКИ В ХРОНИЧЕСКОМ ОПЫТЕ (КОЖНО-МАТОЧНЫЙ МОСТИК)<sup>1</sup>

Б. А. Вартапетов, Е. С. Кузьменко и А. Д. Судакова

Украинский институт экспериментальной эндокринологии, Харьков

Поступило 24 XI 1952

Разрабатывая новый метод графической регистрации сократительной деятельности матки, мы исходили из идеи изучения функции органа в целостном организме.

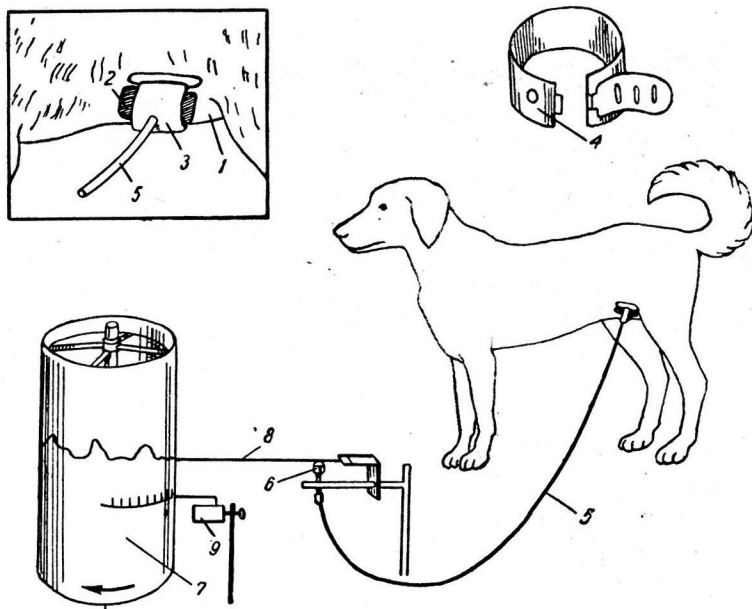


Рис. 1. Схема установки для регистрации движений рога матки в хронических опытах.  
Объяснение в тексте.

Предлагаемый нами метод основан на образовании кожно-маточного мостика. Операция производится под наркозом. В соответствии с топографическими отношениями рога матки на коже живота делаются два параллельных разреза длиной в 6—7 см (у кроликов) или 8—9 см (у собак). Первый разрез делается по средней линии живота, второй — справа (для правого рога) или слева (для левого рога) от первого на расстоянии 2.5—3 см. Оставшаяся между этими разрезами полоска

<sup>1</sup> Доложено на объединенном заседании Акушерско-гинекологической и Эндокринологической секций Харьковского медицинского общества 5 октября 1951 г.



кожи отсепаровывается от подкожно-жирового слоя. Образованный таким образом кожный лоскут сохраняет связь с остальной кожей посредством двух ножек. Затем точно под средней линией кожного лоскута производится продольный разрез мышечного слоя стенки живота и открывается доступ к рогу матки.

С помощью толстых лигатур рог матки подтягивается к месту разреза. В широкой связке матки на участке, лишенном сосудов, делается перпендикулярно рогу

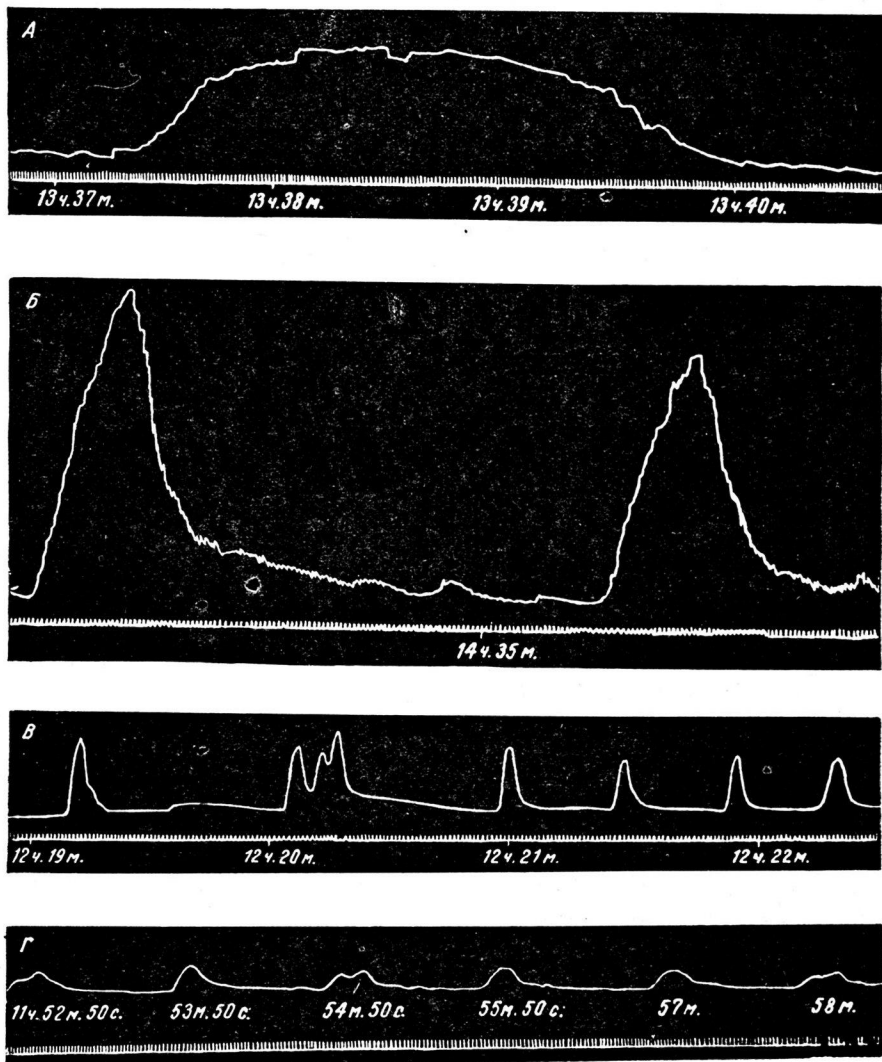


Рис. 2. Кимограммы рога матки.

А — собаки Лисички в фазу диэструс (опыт № 2, 1952); Б — собаки Каштанки в фазу эструс (опыт № 15, 1952); В — собаки Пушкинки в фазу эструс (опыт № 10, 1952); Г — половозрелой крольчихи (опыт № 2, 1951).

Цифры — время суток.

разрез длиной от 3 до 6 см. При этом питание рога матки и его иннервация не нарушаются.

Отсепарованный участок рога матки вшивается в кожный лоскут и, таким образом, создается так называемый кожно-маточный мостик длиной в 3—5 см (у кроликов) или 6—8 см (у собак). После этого лежащая под кожно-маточным мостиком рана закрывается двумя рядами швов; сначала фиксируются края мышечного слоя брюшной стенки, а затем накладываются кожные швы.

При наложении швов необходимо следить за тем, чтобы в углах раны они не стягивали рог матки.

Животные не требуют специальной подготовки к операции и послеоперационный уход за ними не сложен. Оперированные кролики пригодны для исследования через 15—20 дней после операции, а собаки — через 7—10 дней.

При соблюдении определенного интервала между операциями (1—1½ месяца) у одного и того же животного можно вывести в кожно-маточные мостики оба рога матки (рис. 1).

Сокращения рога матки, находящегося в кожно-маточном мостике (1), воспринимаются при их графической регистрации резиновой манжетой (2), изготовленной из пальца резиновой перчатки. Манжета (2) и фиксирующий ее металлический пояс (3, 4) накладываются на кожно-маточный мостик. Размеры манжеты и металлического пояса должны соответствовать величине кожно-маточного мостика. Резиновая трубка (5) соединяет манжету с мареевской капсулой (6). Сокращения рога матки записываются на закопченной ленте кимографа (7) с помощью писчика (8), а отметка времени наносится хронографом (9).

На время опыта собаку необходимо ставить в станок, а кролика помещать в специальный ящик с отверстием в дне, через которое проходит резиновая трубка, соединяющая манжету с капсулой.

Проведенные нами исследования показали, что предлагаемый метод позволяет изучать сократительную деятельность матки подопытных животных в наиболее естественных условиях. Установлено, что сократительная деятельность матки кроликов не всегда носит характер ритмичных движений — она может быть и аритмичной. Учет амплитуды и частоты сокращений не позволяет выявить определенные закономерности.

Активность и характер сократительной деятельности матки нормальных собак зависит от фазы полового цикла (рис. 2).

Предлагаемый метод позволяет регистрировать сократительную деятельность рога матки в условиях нормальной иннервации этого органа и тем самым дает возможность изучать закономерности регуляторных влияний центральной нервной системы на сократительную деятельность матки.

## ЧЕРНИЛЬНЫЙ ПИСЧИК И ЧЕРНИЛЬНЫЙ ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫЙ РЕГИСТРАТОР ВРЕМЕНИ ДЛЯ КИМОГРАФА

В. В. Мурашко

Госпитальная терапевтическая клиника Московского медицинского института  
Министерства здравоохранения РСФСР

Поступило 4 III 1950

Нами сконструирован чернильный писчик, регистрирующий на белой бумажной ленте кимографа дыхательные движения при работе на аппарате Артынова. Для регистрации времени сконструирован отдельный чернильный точечный отметчик. Устройство писчика и регистратора времени основано на принципе установки уровня жидкости и капиллярности.

Пишущий прибор (рис. 1) состоит из двух основных частей: резервуара для чернил (А) и собственно писчика (Б), состоящего из пера с устройством для крепления его на штативе.

Резервуар для чернил (1) соединяется с писчиком тонкой ниппельной резиновой трубкой (9). В качестве резервуара мы использовали обычную винтовочную латунную гильзу. Доннышко гильзы имеет просверленное отверстие диам. до 3 мм. В него впаяна медная трубка длиной 10 мм (5) с внутренним диам. 2 мм. Сбоку к гильзе припаяна спица (3) длиной 100 мм, изогнутая кверху параллельно гильзе. Спица вставлена в зажим (2), фиксирующий резервуар на желаемом уровне. Устройство крепящей пластинки (4) с зажимом видно на рисунке. Перо писчика сделано из иглы № 35 длиной в 50 мм (от шприца). Оба конца иглы обрезаны. Один из концов иглы, обращенный к бумаге, впаян в оловянный конус (6) длиной и шириной у основания 3 мм. Вершинной конус обращен к пишущему концу иглы и на 0.5—1 мм выходит за него. Вершина конуса сточена в виде отшлифованной площадки приблизительно 0.5 мм<sup>2</sup>, в центре которой проделан канал по внутреннему диаметру иглы. Эта часть пера наиболее существенна, так

жак от размера площадки на вершине конуса и глубины впайки иглы в него зависят толщина линий записи и равномерность их. Другой конец опять для присоединения резиновой трубки, соединяющей писчик с чернильным резервуаром. Игла припаяна по длине к основанию перевернутого вниз вершиной латунного треугольника (7). У вершины треугольника имеется болт (8), при помощи которого писчик крепится к перу регистратора кимографа. Крепление писчика к перу регистратора кимографа и общий вид прибора изображены на рис. 1.

Для регистрации времени нами сконструирован чернильный электромагнитный

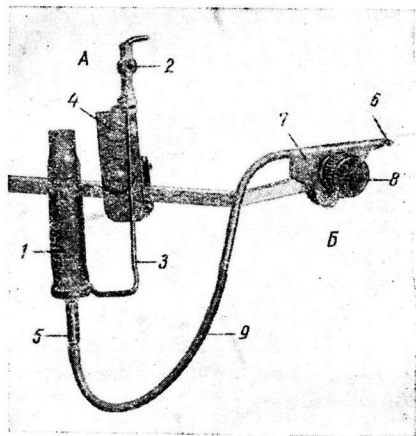


Рис. 1.

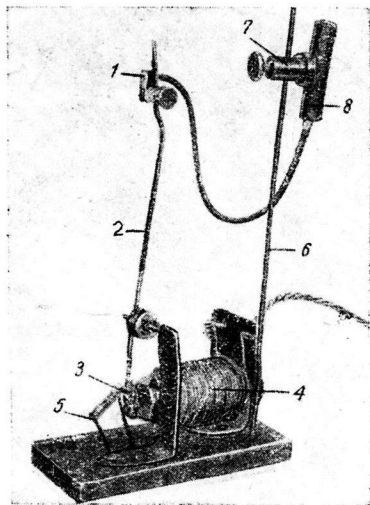


Рис. 2.

регистратор (рис. 2). Принцип пишущей части регистратора времени отличается от устройства писчика лишь отсутствием конуса на конце иглы и длиной самой иглы (20 мм). Устройство и крепление пишущей части регистратора времени видно из рисунка. Пишущая игла (1) крепится к верхнему плечу рычага (2). К нижнему плечу крепится пластинка из мягкого отожженного железа (3), напротив которой устанавливается соленоидная катушка (4). С противоположной стороны прикреплена пружина (5), отводящая нижнее плечо в другую сторону от соленоида. Сердечник катушки состоит из мягкого отожженного железного стержня диам. 8 мм, длиной 40 мм, прикрепляющегося при помощи латунной пластинки к подставке. На сердечник намотано 300 витков медной проволоки в изоляции 0.5 в диам. Один конец обмотки присоединен к отрицательному полюсу двух соединенных последовательно батарей<sup>1</sup> от карманного фонаря, другой — через прерыватель (установленный на обыкновенном метрономе) к положительному полюсу. Контакты прерывателя, во избежание их обгорания, рекомендуется делать из оплатинированного металла. На подставке установлена спица (6) длиной 150 мм, в которой при помощи зажима (7) крепится чернильный резервуар (8).

Для писчика и регистратора времени мы приготовляем чернила следующего состава: обычный чернильный порошок для канторских чернил растворяется в количестве 0.5 на 25 мл воды, прибавляется 25 мл глицерина и добавляется 1—1.5 мл чистого спирта; чернила фильтруются. Вся подготовка к работе писчика сводится к приготовлению бумажной ленты для записи, заливке чернил в резервуары и периодической чистке мандреном игл писчика и регистратора времени. Введение описанных приспособлений значительно упростило методику работы и позволило широко внедрить в нашу повседневную клиническую практику спирогографическое обследование больных.

<sup>1</sup> Можно использовать накальные батареи для радиоприемников или аккумуляторы.

## КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

### ЕЩЕ РАЗ О ПРИНЦИПАХ ПАВЛОВСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ В ПЕРЕСТРОЙКЕ ТЕОРИИ РЕГУЛЯЦИИ ДЫХАНИЯ<sup>1</sup>

П. Н. Веселкин

Ленинград

Поступило 25 мая 1953

Вышедшая в 1950 г. монография проф. М. В. Сергиевского „Дыхательный центр млекопитающих животных и регуляция его деятельности“ привлекла к себе большое внимание и справедливо была оценена как крупный вклад в нашу физиологическую науку. В монографии представлен и обобщен огромный фактический материал, полученный в процессе многолетней систематической работы автора и коллектива его сотрудников в области регуляции дыхания.

В монографии сделана попытка критического пересмотра с позиций павловской физиологии всего учения о центральной регуляции легочного дыхания. Эта попытка является весьма своевременной. Нельзя не признать, что многолетняя работа лабораторий, руководимых проф. Сергиевским, давала все основания для успешного осуществления этой попытки.

Оценке труда М. В. Сергиевского, прежде всего, как раз с этих общих, наиболее принципиально важных позиций и была посвящена рецензия И. И. Голодова, помещенная в № 3 „Физиологического журнала СССР“ за 1952 г., озаглавленная „О принципах павловской физиологии в перестройке теории регуляции дыхания“. И. И. Голодов приходит к общему заключению, что „труд М. В. Сергиевского является серьезным творческим вкладом в физиологическую науку и заслуживает высокой оценки“ (стр. 389). С этим основным, общим заключением И. И. Голодова безусловно следует согласиться. Советская физиологическая общественность вполне разделяет эту оценку.

<sup>1</sup> См. статью И. И. Голодова „О принципах павловской физиологии в перестройке теории регуляции дыхания“ (Физиолог. журн. СССР, 1952, № 3, стр. 376). В связи с этой статьей в редакцию поступил ряд замечаний и возражений: письмо проф. М. В. Сергиевского, письмо Н. А. Остроумова и развернутое мнение других сотрудников проф. Сергиевского. Для рассмотрения всех полученных материалов Редакционная коллегия журнала создала комиссию в составе проф. П. Н. Веселкина (ИЭМ), проф. Н. В. Голикова (АГУ) и проф. Д. Г. Квасова (от Редколлегии). Не имея возможности напечатать все полученные материалы, редакция помещает статью члена комиссии проф. П. Н. Веселкина, в которой рассмотрены основные спорные вопросы. Редакция считает необходимым указать, что она разделяет высокую оценку труда проф. М. В. Сергиевского, вместе с тем отмечая, что труд не свободен от недостатков.

Разумеется признание высокой ценности труда проф. Сергиевского в целом нисколько не устраняет необходимости критического его разбора; наоборот, такое признание делает серьезную критику этого труда особенно необходимой и важной. В рецензии И. И. Голодова и был подвергнут критике целый ряд отдельных как частных, так и более общих положений монографии М. В. Сергиевского. Эта критическая часть рецензии И. И. Голодова (местами спорная, но безусловно далеко не охватившая всех недостатков и спорных положений, содержащихся в труде М. В. Сергиевского) вызвала отрицательную оценку и выражения как со стороны ряда сотрудников Сергиевского, так и его самого, направивших в редакцию „Физиологического журнала СССР“ свои замечания. Так, О. С. Манойлова считает, что „критика И. И. Голодова не удовлетворяет всем требованиям современной критики, отличается заносчивостью, противоречивостью высказываний“ (протокол № 8 от 15 X 1952 Куйбышевского отделения Всесоюзного общества физиологов, биохимиков и фармакологов). Н. А. Остроумов заключает, что „критика Голодова не может служить объективной оценкой книги проф. Сергиевского“ (письмо в редакцию „Физиологического журнала СССР“). Наконец, сам М. В. Сергиевский признает, что „статья Голодова имела для нас то положительное значение, что благодаря ей снова внимательно пересмотрели всю проделанную работу, увидели ряд формулировок, нуждающихся в исправлении и уточнении“, но в то же время считает, что „в статье И. И. Голодова имеется значительное количество неправильных и неверно ориентирующих читателя положений“ (письмо в редакцию „Физиологического журнала СССР“).

В связи с такой оценкой критической части рецензии И. И. Голодова (по поводу положительной части статьи И. И. Голодова и данной им труду Сергиевского общей высокой оценки никаких замечаний в полученных редакцией материалах нет) возникает необходимость прежде всего сопоставить и обсудить борьбу мнений по основным затронутым в критической части рецензии И. И. Голодова вопросам.

Первое (и по существу основное) критическое замечание И. И. Голодова относится к предлагаемому М. В. Сергиевским уточнению самого понятия „дыхательный центр“.

М. В. Сергиевский предлагает разграничить понятия „дыхательный центр“ и „центральная, могущая принять участие в регуляции дыхания, система“ (моногр., стр. 4), причем дыхательным центром предлагается называть тот „ограниченный участок в центральной нервной системе, где происходит окончательное формирование дыхательного импульса“.

Эту попытку внести „большую точность“ в понятие дыхательного центра И. И. Голодов считает неудачной, приводящей к метафизическому противопоставлению дыхательного центра „могущей принимать участие в регуляции дыхания“ системе, и указывает, что при этом а) само представление о дыхательном центре в свете этого определения М. В. Сергиевского отрывается от связи со всей центральной нервной системой и приобретает туманный и двусмысленный характер и б) понятие „центральная система“, могущая принять участие в регуляции дыхания, носит, в свою очередь, весьма неясный характер. И. И. Голодов расценивает эту попытку М. В. Сергиевского как пример потери им правильной ориентировки в увлечении „созданием новых теорий“ и фактического отхода от принципов павловской физиологии (стр. 380—381).

Прежде чем перейти к обсуждению этого вопроса по существу, надо отметить значительное расхождение во взглядах на него в последних высказываниях сотрудников М. В. Сергиевского и его самого. Г. А. Вакслейгер признает, что в определении системы, „могущей принимать участие в регуляции дыхания“, проф. Сергиев-

ский „дал недостаточно четкие формулировки“ (приложение к протоколу № 8). А. Я. Черкасская считает, что определение „дыхательного центра, данное проф. Сергиевским развивает конкретное функционально-биологическое представление о механизмах регуляции дыхания и в этом следует идее нервизма“; Черкасская полагает, что формулировка М. В. Сергиевского целиком укладывается „в определение центра, данное А. А. Ухтомским“ в следующих словах: „... разыскивая центр определенной функции, мы ищем такие ганглиозные группировки, которые являются необходимым и достаточным условием для обеспечения этой физиологической функции“ (приложение к протоколу № 8). Надо особенно отметить, что А. Я. Черкасская ссылается и на статьи И. П. Павлова „О пищевом центре“ и „Общее о центрах больших полушарий“ для доказательства того, что „основоположники идеи нервизма не чураются функционального принципа в определении нервных центров“. С другой стороны Ю. С. Урюпов полагает, что определение, данное М. В. Сергиевским „центральной... системе“, „вряд ли можно считать удачным“ и приводит это как пример такого критического замечания И. И. Голодова, „с которым можно согласиться“ (приложение к протоколу № 8). Однако Урюпов считает „определение дыхательного центра, данное М. В. Сергиевским, правильным. Это определение включает в себя и анатомический и функциональный принцип определения всякого нервного центра“ (там же). Н. А. Остроумов также полагает, что в „этом четком определении вскрыта и анатомическая и физиологическая сущность понятия «дыхательный центр». Именно координированной деятельностью соответствующих мышц характеризуется дыхательный акт в норме. В обеспечении же организма потребной величиной газообмена заключается биологическое значение акта дыхания. И все это обеспечивается дыхательным центром при нормальных условиях его деятельности“ (письмо в редакцию „Физиологического журнала СССР“). Н. А. Остроумов считает, что „в отграничении понятий «дыхательный центр» от понятия «центральная, могущая принимать участие в регуляции дыхания, система», предлагаемом проф. Сергиевским, глубокая физиологическая суть. Она заключается в том, что рассматривает деятельность дыхательного центра не изолированно, а в функциональной связи с деятельностью других отделов центральной нервной системы (разрядка моя, — П. В.). В этом, на наш взгляд, диалектический, а не метафизический, как пишет Голодов, подход профессора Сергиевского к разбираемому им вопросу. Поэтому не может быть оснований для отказа от такого отграничения. Наоборот, отказ от такого отграничения... означал бы собою отказ от диалектики и подмену ее метафизикой“ (там же). Таким образом, в противоположность Г. А. Вакслейгеру и И. А. Урюпову, Остроумов решительно отстаивает правомерность понятия „центральная дыхательная система“ и пытается утверждать, что отказ от него был бы равен отказу от диалектики.

Наконец, сам М. В. Сергиевский (письмо в редакцию „Физиологического журнала СССР“) признает, что „термин «центральная, могущая принимать участие в регуляции дыхания, система» расплывчат, неопределенен. В работах, выполненных за последний год, мы его не используем“. Однако Сергиевский подчеркивает, что „мысль, вкладываемая в этот термин“, полностью соответствует высказываниям И. М. Сеченова о том, что следует отличать при изучении дыхательного аппарата главные и побочные части. „Первыми будут, без сомнения, дыхательные центры продолговатого мозга... ко вторым отнесутся те нервные придатки главного механизма, при посредстве которых различные внешние влияния, действуя на нервную систему, видоизменяют деятельность дыхательных центров.<sup>1</sup> «Побочные аппараты», по И. М. Сеченову, мы пытались обозначить термином «центральная, могущая принять участие в регуляции дыхания, система»“. Последнее положение проф. Сергиевского важно запомнить, — к нему мы еще вернемся ниже.

Итак, критика И. И. Голодовым данного М. В. Сергиевским определения понятия „дыхательный центр“ отвергается всеми сотрудниками проф. Сергиевского (и им самим), в основном, на том основании, что в этом определении отмечены и точная локализация центра, и „некоторые его функциональные особенности“ (М. Сергиевский), т. е. оно включает в себя и анатомический и функциональный принцип. Что же касается критики понятия „центральная, могущая принимать участие в регуляции дыхания, дыхательная система“, то здесь единства мнений

<sup>1</sup> И. М. Сеченов. Физиология нервной системы. 1866, стр. 264.

среди сотрудников Сергиевского нет (и самый характер высказываний их свидетельствует о том, что нет и единого, общего для всего коллектива лабораторий проф. Сергиевского понимания самого термина). Действительно, Остроумов полагает, что суть понятия состоит в подчеркивании того, что дыхательный центр работает в функциональной связи с деятельностью других отделов центральной нервной системы, но в каждый данный момент любой из этих отделов „может и не принять участия“ в регуляции дыхания, т. е. „центральная дыхательная система“, следует думать, возникает как некая реальность лишь тогда, „когда тот или иной отдел центральной нервной системы“ влияет на возбудимость дыхательного центра. У Остроумова это понятие слито фактически с представлением о возможности любого отдела центральной нервной системы при определенных условиях оказать влияние на дыхательный центр. Повидимому, Г. А. Вакслейгер и Ю. С. Урюпов несколько иначе представляют себе значение этого термина, так как они приходят к заключению, что он неудачен или, по меньшей мере, неудачно сформулирован. Между тем, понимая этот термин так просто, как характеризует его Остроумов, вряд ли можно что-либо возразить против него (кроме того, что он абсолютно не нужен).

Для чего же собственно нужно для обозначения давно известных, общепризнанных фактов вводить какой-то новый, особый термин?

Сам М. В. Сергиевский в монографии, говоря о центральной дыхательной системе, указывает, что „нужно различать две формы влияния центральной нервной системы на акт дыхания. С одной стороны, возможность влияния с любого участка нервной системы... благодаря способности центральной нервной системы проводить любой нервный импульс диффузно, во всех направлениях“ (стр. 327), каковые и способен „притягивать“ к себе функционирующий дыхательный центр. „С другой стороны в центральной нервной системе, точнее в коре и подкорковой области, в ходе эволюции образовались участки, которые находятся в устойчивой связи с дыхательным центром и оказывают на него регулирующее влияние“. Видимо, можно предполагать (прямо об этом проф. Сергиевский не говорит), что обе формы участия центральной нервной системы в воздействии на дыхание входят в понятие „центральная дыхательная система“. Повидимому, так же считает и Остроумов. Предположению же, что в понятие „центральная дыхательная система“ вкладывается лишь вторая, указанная М. В. Сергиевским форма связи („участки, которые находятся в устойчивой связи с дыхательным центром“), противоречит особо подчеркиваемое М. В. Сергиевским положение, что различные участки центральной нервной системы могут влиять на „формирование дыхательного импульса“ не постоянно, но „время от времени“, в зависимости от различных условий жизнедеятельности организма. Таким образом, в монографии М. В. Сергиевского в понятие „центральная дыхательная система“, повидимому, объединились два момента: факт наличия в коре и подкорке „образовавшихся в ходе эволюции участков“, находящихся в устойчивой связи с дыхательным центром и регулирующих его, и факт возможности влияния на дыхание с любой точки центральной нервной системы при определенных условиях. Нельзя не согласиться с И. И. Голодовым, что это построение мало способствует „уточнению“ понятия о дыхательном центре, к которому стремился М. В. Сергиевский.

Признав, в результате критики И. И. Голодова, что „термин (только ли термин?! — П. В.) «центральная... дыхательная система» расплывчат, неопределенен“, М. В. Сергиевский в своем письме в редак-

цию „Физиологического журнала“ уточняет вложенную в него мысль, ссылаясь на И. М. Сеченова, что запутывает вопрос еще больше. Действительно, Сергиевский указывает, что этим термином он пытался обозначить „побочные аппараты дыхания“ по И. М. Сеченову.

Но что понимал И. М. Сеченов под „побочными аппаратами дыхания“? Продолжим приведенную М. В. Сергиевским (см. выше) цитату. После разбора „природы раздражителей, вызывающих дыхательные движения“, Сеченов продолжает: „Мы перейдем теперь к описанию побочных нервных аппаратов, связанных с главным механизмом и видоизменяющих деятельность последнего. Из этих побочных придатков мы имеем возможность описать только два: волокна бродячего (блуждающего, — П. В.) нерва и чувствующие волокна спинномозгового и симпатического происхождения“.<sup>1</sup> Сеченов далее рассматривает блуждающие нервы как „центростремительные приводы особенного аппарата, составляющего придаток дыхательных центров“<sup>2</sup> и регулирующего последние.

Относительно кожных нервов Сеченов указывает, что отношение их к дыхательным механизмам менее тесное, чем блуждающих. Если это так, то почему же Сергиевский не выдвигает, подобно Сеченову, блуждающих нервов на первый план среди „побочных аппаратов“ дыхания, т. е. в „центральной нервной системе, могущей принять участие в дыхании“? Напротив, говоря о роли блуждающих нервов и вообще о рефлекторной регуляции дыхания (чему посвящено больше половины всей книги), М. В. Сергиевский прекрасно обходится без введенного им понятия о „центральной системе“ и даже не упоминает о нем. Значит ли это, что регуляция дыхания посредством блуждающих нервов (основной „побочный аппарат“ Сеченова) не входит в понятие о „центральной системе“? Но почему тогда М. В. Сергиевский так определенно отождествляет свою „центральную систему“ с „побочным аппаратом дыхания“ И. М. Сеченова, которому последний придавал совершенно конкретное значение?

Впрочем и сам М. В. Сергиевский, признав это понятие неопределенным, расплывчатым, последний год им не пользуется. Это обстоятельство еще больше запутывает вопрос. Если эти „побочные аппараты“ Сеченова равнозначны по идее, как указывает М. В. Сергиевский, „центральной дыхательной системе“, то почему же он сам так легко отказывается от понятия, предложенного им в соответствии с высказыванием И. М. Сеченова? Или почему он не критикует в этом вопросе и И. М. Сеченова за „расплывчатость и неопределенность“?

Во всяком случае ясно, что критика И. И. Голодова принесла существенную пользу М. В. Сергиевскому тем, что заставила его отказаться от пользования новым термином, точный смысл которого и до настоящего времени остается не вполне ясным как читателям, так, повидимому, и самому автору.

Если часть сотрудников М. В. Сергиевского, а отчасти и сам Сергиевский фактически соглашались с тем, что введение понятия „центральная, могущая принять участие в регуляции дыхания, система“ оказалось неудачным и способным породить путаницу, то в вопросе об определении самого дыхательного центра весь коллектив проф. Сергиевского и он сам, как мы видели, настаивают на его правильности и прогрессивности. Создается впечатление, что по их мнению неудачна лишь та часть понятия о дыхательном центре, которая претендовала на характеристику его связей со всей центральной нервной системой, что же касается собственно до дыхательного центра, т. е. „ограниченного участка в центральной нервной системе, где происходит окончательное формирование дыхательного импульса“ (М. В. Сергиевский, монография, стр. 4), то здесь критика И. И. Голодова не только бьет мимо цели, но даже „неправильно ориентирует читателя относительно взглядов И. П. Павлова на нервный центр“ (М. В. Сергиевский, письмо в редакцию „Физиологического журнала СССР“). В возражениях И. И. Голодову все без исключения сотрудники Сергиевского

<sup>1</sup> И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Н. Е. Введенский. Физиология нервной системы. Т. III, М., 1952, стр. 442.

<sup>2</sup> Там же, стр. 443.



(как и он сам), обходят, однако, основной, принципиальный вопрос: соответствует ли даваемое Сергиевским определением понятия „дыхательный центр“ общим представлениям И. П. Павлова? Между тем, при большой ясности и четкости этого определения, обеспечивающих ему доходчивость и „запоминаемость“, вопрос о приемлемости развинутого Сергиевским понятия о дыхательном центре, по существу, имеет первостепенное научное значение.

Вряд ли имеет смысл подробно останавливаться на разборе полемики сотрудников М. В. Сергиевского с И. И. Голодовым в этом вопросе, поскольку, как уже было указано, никем из них он не обсуждается в целом, а дело ограничивается лишь частными упреками в „искажении“ и „непонимании“. Нельзя не отметить, что и в статье И. И. Голодова этот вопрос не рассмотрен в полном объеме и некоторые формулировки его, в свою очередь, могут дать повод к неправильным толкованиям.

Приведем лишь два примера в подтверждение сказанного.

Первый пример. Критикуя определение М. В. Сергиевского, И. И. Голодов пишет: „Оказывается, что дыхательный центр уже не агрегат нервных клеток, имеющий определенные границы и положение, и не собирательный рефлекторный центр для всех чувствительных нервов... «а ограниченный участок в нервной системе» (что это — клетки, глиа или проводящие пути?)“ (стр. 380). Н. А. Остроумов считает, что „каждое заключение Голодова, приведенное здесь, представляет собою прямую противоположность взглядам М. В. Сергиевского, нарочитым их искажением“ (письмо в редакцию „Физиологического журнала СССР“). Между тем дело гораздо проще: Остроумов не заметил того, что критикуется выражение „ограниченный участок нервной системы“, введенное в определение без указания на природу составляющих его элементов: „что это — клетка, глиа или проводящие пути?“, т. е., что в данном случае критика имеет формально-стилистический характер, а все предшествующее, „оказывается“, только показывает, что неконкретность приведенной формулировки может привести к недоразумениям.

Второй пример. И. И. Голодов, критикуя выражение „ограниченный участок нервной системы“ как не отражающее существа понятия о центре как о клеточном агрегате, пишет (начало цитаты приведено нами в первом примере): „... это и не скопление (сцепление) нервных клеток, принимающих участие в передаче нервных импульсов с центростремительных нервов на нервы центробежные, как представлял себе нервный центр И. П. Павлов“ (стр. 380). М. В. Сергиевский возражает на это: „По И. П. Павлову, исходя из его учения об анализаторах, нервный центр — не просто место передачи импульсов с центростремительных нейронов на центробежные, как это хочет представить И. И. Голодов, а место, определяющее, «в какую комбинацию войдут клетки тех или других двигательных нервов»“ (письмо в редакцию „Физиологического журнала СССР“). Естественно спросить: разве Голодов говорит о „простом месте передачи импульсов“ с одного нейрона на другой? Разве он не подчеркивает напротив, что понятие центра неотъемлемо от „скопления (сцепления) нервных клеток, принимающих участие в передаче нервных импульсов“. Разве „просто место передачи импульсов“ и „скопление клеток, принимающих участие в передаче“ — одно и то же? И разве такая „придирчивая“ полемика может способствовать выяснению истины при обсуждении важных научных вопросов? Однако ясно, что и попутно даваемая Голодовым характеристика нервного центра по Павлову не полна.

Весь этот вопрос, вероятно, и не возник бы в таких, порою мелочных формах, если бы в труде М. В. Сергиевского павловская точка зрения на нервные центры вообще и на дыхательный центр в частности была бы проведена более последовательно и четко. Не случайно, конечно, во всей полемике, как уже указано, эта точка зрения в целом совершенно обойдена, поскольку Сергиевский с первых же страниц своей книги пошел в этом вопросе своим, особым путем, иногда приближаясь к представлениям И. П. Павлова, иногда от них уклоняясь, но нигде не опираясь на них в развернутой форме. Между тем, если бы М. В. Сергиевский опирался в этом вопросе (о центре) на И. П. Павлова, перед ним и не встал бы вопрос о необходимости разделения понятий о „центре“ и о „центральной, могущей принять участие в регуляции дыхания, системе“.

Наиболее обобщенную характеристику взглядов М. В. Сергиевского на понятие „дыхательный центр“ мы находим в его письме по поводу статьи И. И. Голодова.

М. В. Сергиевский пишет: „Все содержание нашей книги отчетливо показывает, что мы полностью придерживаемся определения понятия «дыхательный центр», данного Н. А. Миславским, ибо «в этом определении содержатся и анатомические данные о центре, и дается характеристика его физиологической сущности» (стр. 4 нашей книги). В своем же определении мы подчеркиваем, что дыхательный центр, описанный Н. А. Миславским, занимает ограниченный участок в центральной нервной системе и в нем «происходит окончательное формирование дыхательного импульса». Подчеркивая последнее, показывается, что деятельность дыхательного центра происходит не в отрыве от всех остальных участков центральной нервной системы, а, наоборот, в самой тесной взаимной связи. И эта взаимосвязь строения и функционирования (чего? — П. В.) подчеркивается на всем протяжении книги“ (письмо в редакцию „Физиологического журнала СССР“).

Но ведь дело совсем не в том, связан или не связан бульбарный, точно ограниченный, „единый“ дыхательный центр с другими отделами центральной нервной системы, — кто же, даже из зарубежных физиологов-метафизиков; может сомневаться в наличии такой связи?

Речь идет о том, является ли шагом вперед и отвечает ли павловскому пониманию настойчиво подчеркиваемое Сергиевским представление о дыхательном центре, как о четко локализованном в продолговатом мозгу участке, проще сказать — как о только бульбарном центре, обладающем всей „полнотой власти“ в смысле регуляции дыхания (обеспечивающем „потребную высоту газообмена“), хотя бы при наличии влияний со стороны других отделов центральной нервной системы?

Определение дыхательного центра, данное И. А. Миславским, относится к 80-м годам прошлого столетия и было для своего времени крупным шагом вперед. Оно, однако, лежит целиком в плоскости тех „прежних представлений о так называемых центрах в центральной нервной системе“, говоря о которых в 1916 г. И. П. Павлов указывал, что еще и сейчас возможно оставаться в их пределах, но при условии, если „к исключительной, как раньше, анатомической точке зрения присоединить еще и точку зрения физиологическую, допуская функциональное объединение, посредством особенной проторенности соединений, разных отделов центральной нервной системы, для совершения определенного рефлекторного акта“.<sup>1</sup> Обсуждая вопрос о пищевом центре, И. П. Павлов писал: „... что место нахождения этого центра — вовсе не легкая задача, можно видеть на примере дыхательного центра. С самого начала думали, что это точка с булавочную головку в продолговатом мозгу. Но теперь он чрезвычайно расплылся, поднялся в головной мозг и спустился в спинной и сейчас границы его точно никто не укажет. Точно так же и относительно пищевого центра надо ждать, что это будет дистанция порядочного размера, широко раскинутая по центральной нервной системе“.<sup>2</sup> По выражению А. Г. Иванова-Смоленского, „в новом физиологическом понимании пищевой центр становится для И. П. Павлова своего рода функциональным объединением, функциональной системой“.<sup>3</sup> Павловское понимание центра предполагает и необходимость выяснения связей разных этажей центральной нервной системы между собою и невозможность ограничиться старым пониманием „центра“ как „ограниченного участка нервной системы“, расположенного в определенном этаже центральной нервной системы (в данном случае для дыхательного центра, только в продол-

<sup>1</sup> И. П. Павлов, Полн. собр. соч., т. III, М.—Л., 1951, стр. 321.

<sup>2</sup> Там же, стр. 157.

<sup>3</sup> А. Г. Иванов-Смоленский. Очерки патофизиологии высшей нервной деятельности. 2-е изд., М., 1952, стр. 37.

говатом мозгу) и обладающего вместе с тем способностью к совершенной регуляции данной функции. К аналогичным представлениям о мозговых центрах пришел, как известно, и А. А. Ухтомский в своих представлениях о конstellации центров, расположенных „в разнообразных этажах головного и спинного мозга“.<sup>1</sup> А. А. Ухтомский особенно подчеркивал при этом, что „нормальная роль центра в организме не есть неизменное, статически постоянное и единственное его качество, но одно из возможных для него состояний. В других состояниях тот же центр может приобрести существенно другое значение в общей экономии организма“.<sup>2</sup> Стоит вспомнить хотя бы только роль дыхательного центра в теплорегуляции у ряда животных, чтобы проиллюстрировать важность положения А. А. Ухтомского.

Вряд ли нужно доказывать, что стремление М. В. Сергиевского вернуть общее понятие о дыхательном центре от Павлова и Ухтомского к Миславскому, от нашего времени к концу прошлого столетия и привело его к необходимости сконструировать пресловутое понятие о „центральной, могущей принимать участие в регуляции дыхания, системе“, которое, в сущности, и есть не что иное, как попытка „дополнить“ старое представление о точно локализованном, ограниченном, едином „центре дыхания“ и в какой-то мере приблизить это старое понимание к павловским представлениям о центре, как „дистанции порядочного размера“, расположенной в разных этажах центральной нервной системы. Удивительно не то, что Сергиевскому пришлось при такой ситуации, под давлением фактического материала, прибегнуть к созданию понятия о „центральной системе“; а удивительно то, каким образом М. В. Сергиевский обходится в работах последнего года без этого понятия, которое, как он пишет, не удовлетворяет его своей расплывчатостью и неопределенностью. Ведь оно же, несомненно, в какой-то мере смягчало трудности теоретического сочетания принятого М. В. Сергиевским определения дыхательного центра с современными знаниями (и собственными данными М. В. Сергиевского и его сотрудников) по физиологии центральной регуляции дыхания. В определение дыхательного центра Сергиевским введен „функциональный момент“ в виде указания на то, что деятельность дыхательного центра „обеспечивает для организма потребную величину газообмена“. Это правильно, но не будет же М. В. Сергиевский утверждать, что бульбарный дыхательный центр у декортицированного и тем более дещеребрированного животного способен столь же точно и совершенно „обеспечивать потребную величину газообмена“, при меняющихся условиях потребности в кислороде, как и у нормального, и что условнорефлекторные механизмы не имеют важнейшего постоянного значения у высших животных и человека для адекватного обеспечения потребной для данных условий величины вентиляции (особенно с учетом роли дыхания в речевой функции человека).

Конечно, М. В. Сергиевский совершенно прав, подчеркивая особое, специфическое значение в регуляции дыхания бульбарной части дыхательного центра.

И. П. Павлов в свое время (1898), еще до того как были созданы его позднейшие представления о высшей нервной деятельности, прямо подчеркивал (допуская в то время существование нескольких дыхательных центров — высших в коре и вспомогательных в спинном мозгу), что „главным и постоянно действующим (дыхательным) центром является центр продолговатого мозга“.<sup>3</sup> Становясь на позиции позднее сформу-

<sup>1</sup> А. А. Ухтомский, Соч., т. I, Л., 1950, стр. 171.

<sup>2</sup> Там же, стр. 163.

<sup>3</sup> Физиология в опытах. М., 1952, стр. 80.

лированного павловского понимания центра, как „функциональной системы“, представленной в нескольких этажах мозга (вплоть до коры), мы, конечно, ни в малейшей мере не можем отрицать того факта, что главной и постоянно действующей частью дыхательного центра (в широком смысле этого понятия) является бульбарная его часть, главной в том смысле, что постоянное управление функцией дыхания в основных своих проявлениях обеспечивается именно ею. Однако тонкая регуляция внешнего дыхания в естественных условиях неразрывно связана с деятельностью высших отделов мозга, со всей корой, и особенно постоянно, как это подчеркивает и проф. Сергиевский, с некоторыми отделами коры и подкорки. Эта сложная анатомо-физиологическая структура, расположенная на разных этажах мозга, и обеспечивает действительно полную, гибкую и всестороннюю регуляцию дыхания во всех ее формах: и в отношении потребной величины доставки кислорода, и в отношении участия дыхания в речевом акте, пении и т. д. Она и представляет дыхательный центр в функциональном, развитом И. П. Павловым понимании.

Могут сказать, что различие здесь в терминологии. Однако разница весьма велика: в первом, старом представлении бульбарный дыхательный центр выделяется, обособляется как самодовлеющий центр, от прочей, только влияющей на него центральной нервной системы; во втором представлении дыхательный центр включает в себя свою бульбарную часть, полноценная, физиологическая работа которой в условиях целого, нормального организма немислима вне учета деятельности и связей всего дыхательного центра, как целостной анатомо-физиологической структуры. Естественно, что в условиях острых опытов мы фактически изучаем всегда лишь бульбарную часть дыхательного центра, и изучение функции дыхательного центра в целом представляет гораздо более сложную задачу, требующую совершенно иных приемов.

М. В. Сергиевский пытается еще доказать, что дыхательный центр состоит из двух центров — инспираторного и экспираторного. Эту попытку нельзя признать убедительной.

„Доказательства“ М. В. Сергиевского говорят только одно: что экспирация может быть активной и что дыхательный центр может посылать не только инспираторные, но и экспираторные импульсы (быть в „активном состоянии“ и в фазе выдоха). Относящиеся сюда опыты интересны, но самый факт возможности активного выдоха вряд ли нужно доказывать.

Почему эти факты доказывают наличие особого экспираторного центра? Сергиевский пишет: „Если доказано наличие экспираторных импульсов, то приходится признать доказанным и наличие экспираторного центра“ (стр. 51). Почему? Какое основание для этого признания? Если один центр дает только инспирацию, а другой только экспирацию, то что же тогда координирует их работу? Не требуется ли еще один, третий, центр, объединяющий их и управляющий их деятельностью? Именно так, с логической неизбежностью и появился, например, у сторонников точно локализованных, самостоятельных „холодовых“ и „тепловых“ центров *третий*, стоящий над ними терморегулирующий центр, „мозговой термометр“ (Дрезель, Лешке и др.).

Итак, признавая высокую ценность многообразных исследований М. В. Сергиевского, нельзя признать удачной его попытку повернуть вспять теоретическую сторону представлений о дыхательном центре. Надо, впрочем, отметить, что при разборе конкретного материала он и сам фактически нередко забывает о своем определении и ведет обсуждение вполне в рамках современных представлений о рефлекторной деятельности центральной нервной системы.

Следует остановиться еще на некоторых вопросах из поднятых в полемике М. В. Сергиевского и его сотрудников с И. И. Голодовым и имеющих менее принципиальный характер.

1. Вопрос о наличии „низших“, сегментарных дыхательных центров в спинном мозгу, существование которых отрицается М. В. Сергиевским (как и существование каких-либо дыхательных центров — вернее сказать, отделов, дыхательного центра — в этажах мозга выше продолговатого).

В статье И. И. Голодова высказана мысль о том, что это отрицание не является достаточно обоснованным. М. В. Сергиевский категорически подтверждает это отрицание и полагает, что, допуская сохранение в эволюции „остаточных“, в обычных условиях функционирующих как соподчиненные высшему центру части, спинномозговых дыхательных центров, И. И. Голодов обнаруживает свое механистическое понимание эволюции, забывая „необратимости стадийного развития“ как одной из основных особенностей эволюции (письмо в редакцию „Физиологического журнала СССР“). Нельзя не признать, что спор этот носит в известной мере терминологический характер. Называть ли „дыхательными центрами“ спинного мозга „те клеточные аппараты спинного мозга, [которые], утрачивая автономность (? — П. В.) в регуляции дыхания, становятся просто центрами отдельных мышц и служат передаточными путями для дыхательных импульсов“ (М. В. Сергиевский, письмо в редакцию „Физиологического журнала СССР“) и могут обусловить у спинальных млекопитающих появление некоординированных движений дыхательной мускулатуры (иногда принимающих характер ритмических)? Правильнее всего, мне кажется, было бы и здесь, опираясь на И. П. Павлова, говорить о подчиненных „спинномозговых отделах“ дыхательного центра, разумеется, не имеющих самостоятельности, но при разобщении с главной частью центра обнаруживающих следы собственной рефлекторной возбудимости и остаточных, неполноценных, координационных отношений; тем более, что в опытах Остроумова (несмотря на обстановку острого опыта и несомненные явления спинального шока) ритмические и координированные дыхательные движения все же, хотя и периодически, возникали у щенят, после применения искусственного дыхания.

2. Переоценка М. В. Сергиевским роли синапсов, указанная в статье И. И. Голодова, по мнению Сергиевского, является „произвольным заключением“ И. И. Голодова. Нужно сказать, что конкретных данных в пользу роли изменений именно синапсов при асфиксии (и других состояниях) в работах М. В. Сергиевского и его сотрудников не так много, между тем в толкованиях эта роль синапсов, действительно, подчеркнута весьма резко и, в ряде случаев, умозрительно. Впечатление о слишком широком использовании роли синапсов у читателя, несомненно, возникает.

Вместе с тем, в статье Голодова допущены здесь и некоторые фактические неточности; так, упрек его в адрес М. В. Сергиевского в том, что последний „изменения дыхания при асфиксии... считает следствием изменений, вызываемых избытком углекислоты в синапсах“ (стр. 382), в такой обобщенной форме несправедлив (см.: М. В. Сергиевский, в монографии, стр. 67).

3. Нельзя целиком согласиться с И. И. Голодовым в части его критики по вопросу об иррадиации импульсов с дыхательного центра по центральной нервной системе.

Как отмечает и М. В. Сергиевский, явным недоразумением представляется требование И. И. Голодова указать в качестве „структурной основы“ иррадиации с дыхательного центра „нисходящие пути, связывающие дыхательный центр с передними рогами серого вещества поясничного и крестцового отделов спинного мозга“ (стр. 387). Независимо от того, существует ли фактически, или не существует иррадиация с дыхательного центра, „тонизирующая“ центральную нервную систему, И. И. Голодов, конечно, не прав, подменяя понятие „тонизирует“ понятием „регулирует“.

Впрочем, надо отметить, что М. В. Сергиевский сам в значительной мере затруднил понимание вопроса об иррадиации возбуждения с дыхательного центра тем, что ограничил его обсуждение только своими данными о сокращениях скелетной мускулатуры и о хронаксии

коры, искусственно перенеся (в далеко не полном и не совсем точном изложении) данные ряда советских авторов, относящиеся к иррадиации с дыхательного центра на сосудодвигательный центр и центр блуждающих нервов, в главу под названием „Вопрос об единстве дыхательного и сосудодвигательного центра“.

Подменив здесь искусственно вопрос об иррадиации вопросом о единстве центров, Сергиевский, критикуя теорию Бутби, заодно, без всякого критического обсуждения отмахнулся и от всех представленных в указанных советских работах данных об иррадиации возбуждения с дыхательного центра на вазомоторный, от ряда доказательств ее существования при патологических условиях (преагональные стадии, чейн-стоксово дыхание), от обсуждения вопроса о взаимоотношении этих центров Д. А. Бирюковым,<sup>1</sup> и пришел к традиционному выводу, что тесная связь дыхательного и вазомоторного центров не связана с отношениями межцентральной взаимной иррадиации, но отражает лишь параллелизм в условиях возбуждения того и другого,

Он обеднил и раздел о „Механизме образования сосудистых волн третьего порядка“, так как в этих, загнанных в критику теории Бутби работах он нашел бы и ряд данных, имеющих к этому разделу немалое отношение.

Большое внимание М. В. Сергиевский и его сотрудники уделяют „противоречивости“ оценок, даваемых Голодовым трактовке в книге М. В. Сергиевского вопроса об автоматизме дыхательного центра. Действительно, И. И. Голодов, отмечая на стр. 377—379 своей статьи достижения и заслуги М. В. Сергиевского в установлении рефлекторной природы ритмической деятельности дыхательного центра и в критике теории автоматизма, в то же время (стр. 883—885) критически оценивает изложение этого вопроса в главе IV книги М. В. Сергиевского. Надо признать, что впечатление противоречивости оценок в этом вопросе при чтении рецензии И. И. Голодова у читателя, особенно не знакомого с книгой М. В. Сергиевского, несомненно может возникнуть. Однако внимательное изучение труда проф. Сергиевского показывает, что по существу И. И. Голодов прав как в своей высокой оценке общих результатов и общих выводов Сергиевского в вопросе об автоматической деятельности дыхательного центра, так и в большей части частных критических замечаний своих, относящихся целиком в одной главе IV монографии. Между изложением вопроса в этой главе и рассмотрением его во всей книге (а к нему проф. Сергиевский возвращается много раз) и в „Заключении“ у М. В. Сергиевского, несомненно, имеется значительное расхождение — не столько по существу, сколько по форме. Если ограничиться только чтением главы IV, то, действительно, весьма трудно составить себе верное и полное впечатление о всей совокупности данных М. В. Сергиевского, относящихся к его взглядам на этот вопрос, и отдельные критические замечания его в этой главе действительно выглядят весьма фрагментарно, неразвернуто, несистематично и „робко“. Так, даже на одной стр. 354 „Заключения“ М. В. Сергиевский рассмотрел этот вопрос в целом гораздо более полно, четко и ясно, чем в специально посвященной ему главе IV.

Что касается отдельных частных замечаний И. И. Голодова по главе IV, то, как уже сказано, большую часть из них нельзя не признать справедливыми, что становится особенно ясным при изучении возражений, сделанных М. В. Сергиевским и его сотрудниками на этот счет. М. В. Сергиевский, возражая на замечания И. И. Голодова, что в главе IV без всяких комментариев приведено мнение В. М. Карасика и нет критики высказывания Кравчинского, ссылается на то, что поблизости от мнения Карасика приведена цитата из Миславского. Однако в этой цитате нет ничего, прямо относящегося к идее В. М. Карасика, и принять ее за несогласие с Карасиком читателю вряд ли придет в голову. Независимо от того, нужна ли критика Б. Д. Кравчинского или нет, остается верным указание Голодова на то, что она здесь отсутствует. Странное впечатление производит настойчивое стремление М. В. Сергиевского отстаивать даже отдельные, явно неудачные свои выражения, могущие дать повод к недоразумениям. Так, на замечание И. И. Голодова, что „нельзя писать, что идею и метод Сеченова использовали Эдриан и Бетендайт... ибо они действительно пользовались методом Сеченова, но вместо его идеи пытались создать свою идеалистическую теорию спонтанной деятельности дыхательного центра“, Сергиевский пишет: „Продолжаю утверждать, что идею и метод электрофизиологических исследований И. М. Сеченова (разрядка моя, — П. В.) И. М. Сеченова использовали Эдриан и Бетендайт; если же И. И. Голодов считает, что „идея электрофизиологического исследования центральной нервной системы“ принадлежит не Сеченову, то пусть укажет кому!“ (письмо в редакцию „Физиологического журнала СССР“). Неужели М. В. Сергиевский не понимает того, что если бы в книге действительно было написано, что Эдриан и Бетендайт исполь-

<sup>1</sup> Д. А. Бирюков. Материалы к вопросу о рефлекторной регуляции сердечно-сосудистой системы. Воронеж, 1946.

зовали „идею и метод электрофизиологических исследований“ Сеченова, то не могло бы и возникнуть повода для замечания И. И. Голодова? И разве непредубежденному читателю не кажется ясным из всего контекста страниц 89—90, что выражение „идея Сеченова“ (может быть, вопреки намерениям самого М. В. Сергиевского) всецело относится именно к идее изучения „спонтанных“ разрядов, а вовсе не к „идее электрофизиологического исследования“ вообще, которая, кстати сказать, к 1931 г. уже настолько стала общим достоянием, что крайне трудно было бы сказать, у кого именно могли заимствовать эту „идею“ Эдриан и Бетендайт.

Все это свидетельствует о том, что в изложении указанного вопроса Сергиевским допущены неточности, которые могут создать у читателя неверные представления, далекие от намерений и желаний самого автора, — именно на эту возможность и указано в критике И. И. Голодова. То же самое относится и к вопросу об отсутствии или существовании афферентных волокон в симпатической нервной системе.

Совершенно неправ М. В. Сергиевский, когда по поводу допущенной им явной ошибки в трактовке понятия „торможение“, отмеченной И. И. Голодовым, соглашается лишь признать, что „наше объяснение нужно упростить“ (письмо в редакцию „Физиологического журнала СССР“). Упрощать его нечего, оно и так очень просто, но его необходимо исправить. Сотрудники Сергиевского в этом случае правильнее оценили принципиальную сторону замечания И. И. Голодова (Урупов, Черкасская).

Можно было бы сделать по отношению к отдельным местам в книге целый ряд критических замечаний и помимо сделанных И. И. Голодовым. Так, например, совершенно недостаточно и крайне односторонне рассмотрен в монографии вопрос об участии дыхательного центра в теплорегуляции, сведенный лишь к вопросу о прямом влиянии на него высокой и низкой температур.

Даже и по этому узкому вопросу автор ограничился приведением данных Головина, в принципе не прибавивших к нему ничего нового, не говоря уже о том, что при их толковании повторяется старая ошибка смещения умеренного учащения дыхания (до 60—80 в 1 мин.) с истинной „тепловой одышкой“ здорового, ненаркотизированного животного. Подобное учащение дыхания вовсе не является „слабой степенью“ или „начальной формой“ полипноэ; полипноэ включается скачком — с ритмом дыхания всегда (даже при неглубоком наркозе) более 100 в 1 мин. (обычно не ниже 120—150) и всегда связано с рядом других явлений (раскрыванием рта, секретией жидкой слюны, выдвиганием языка), т. е. представляет собой сложную целостную реакцию физической теплорегуляции у собаки, а вовсе не только простое учащение ритма дыхания (тем более столь умеренное, как в опытах Головина). Трудно согласиться и с выводом 3 на стр. 142, гласящим, что „для решения вопроса о физиологической значимости прямой чувствительности вегетативных центров к повышению температуры необходимо произвести хронические наблюдения на оперированных животных, пользуясь методикой Головина“. Можно с уверенностью сказать, что при всей ценности методики Головина, как раз для решения вопроса о „физиологической значимости“ прямой чувствительности тепловых центров к температуре, т. е. к физиологическим колебаниям температуры крови, эта методика не может по самой сути своей дать больше, чем дали многие сходные по идее „прямые“ методы (Барбур, Бун-Иши-Хасамэ и др.). Опыты Головина доказали, конечно, наличие прямой чувствительности тепловых центров к колебаниям температуры физиологического характера, конечно, ничуть не лучше, чем аналогичные опыты с „термодами“ этих (и других) авторов, давно и многократно получавших и учащение дыхания, и сосудистые реакции так же, как у Головина при повышении температуры в пределах 5—6° от исходной до 42° и выше (у Головина даже до 50°), т. е. до „границы выносливости“ к высокой температуре. Как и все предыдущие опыты этого рода, опыты Головина фактически опровергают наличие чувствительности тепловых центров к физиологическим колебаниям температуры. Решение этого физиологического вопроса может быть получено лишь действительно физиологическими опытами на неповрежденном животном; решение это в настоящее время уже и представлено в достаточно законченной форме в работах П. М. Граменицкого и некоторых других.

Подводя итог, следует заключить, что рецензия И. И. Голодова, хотя и содержащая некоторые неясности, а местами неточности и спорные положения, в основном дала достаточно объективную (хотя и далеко не полную) оценку как выдающихся достоинств труда М. В. Сергиевского, так и отдельных недостатков его. Некоторые из поднятых в рецензии Голодова вопросов требуют для своего решения дальнейших исследований. Во всяком случае, дальнейшее обсуждение вставших спорных вопросов должно вестись в порядке развернутой научной борьбы мнений со всесторонней аргументацией, а не путем специально направленной в адрес рецензента полемики, неизбежно суживающей рамки научного обсуждения.

**В. В. Ефимов.** Биофизика для врачей. Медгиз, 1952, 342 стр.

Всё растущее значение физики в современной биологии и медицине, связанное с многочисленными достижениями физики первостепенной важности (электронная микроскопия, открытие нейтронов, искусственная радиоактивность, освоение внутриатомной энергии и т. п.), объясняет интерес, который вызвала вышедшая в свет в начале 1953 г. книга проф. В. В. Ефимова.

Президент Академии Наук СССР А. Н. Несмеянов совершенно правильно указывает,<sup>1</sup> что „в развитии физико-математических и естественных наук в целом нужно сосредоточить силы в первую очередь на разработке новых, многообещающих участков и проблем, связанных с бурно развивающейся новой техникой“.

К этим новым, многообещающим участкам науки, находящимся „на стыке двух или нескольких наук“, он с полным основанием относит и биологическую физику.

Интерес к книге увеличивается при просмотре оглавления, из которого видно, что книга состоит из „Введения“, где автор приводит некоторые сведения из истории биофизики, и двенадцати следующих глав: 1. Биомеханика, 2. Биоакустика, 3. Физико-химическое состояние клеток и тканей, 4. Действие низких и высоких температур на организм растений, животных и человека, 5. Биоэнергетика, 6. Электробиология, 7. Ультракороткие электрические волны и магнитное поле, 8. Фотобиология, 9. Биофизика зрения, 10. Биофизика слуха, 11. Рентгеновы лучи и их действие на организм, 12. Радиоактивность и живые организмы.

К сожалению, внимательное ознакомление с книгой В. В. Ефимова приводит к заключению, что она содержит ряд грубейших искажений фактического материала из области физики, биофизики и физиологии. Не имея возможности даже перечислить здесь все ошибки, неправильные и небрежные формулировки, неверные фактические данные, так как все это имеется почти на каждой из 342 страниц книги, — мы ограничимся лишь разбором некоторых примеров.

В главе 3, на стр. 54, мы читаем, что „модулем растяжения называется величина удлинения упругого тела с площадью сечения в  $1 \text{ мм}^2$  при растягивающей силе, равной  $1 \text{ кг}$ “, в то время как на самом деле любой студент первого курса знает, что модуль растяжения численно равен  $0,6$  раз той величине относительного удлинения упругого тела площадью в  $1 \text{ мм}^2$  при растягивающей силе в  $1 \text{ кг}$ . На стр. 62 сказано, что путь частицы в броуновском движении пропорционален квадрату времени, тогда как на самом деле он пропорционален квадрату корню из времени. Здесь же, на стр. 72, сказано, что „минимальную поверхность при данной массе имеет шар“, вместо того, чтобы сказать, что минимальную поверхность при данном объеме имеет шар.

В разделе главы 5, посвященном второму закону термодинамики, мы встречаемся с поразительным утверждением автора, что „этот закон применим и для других видов энергии, например для электричества“, так как „при передаче тепла или электричества не все тепло или электричество перейдет в полезную работу“. В этой же главе, излагая работу Теренина и Красновского „К вопросу о миграции энергии при биологических процессах“, В. В. Ефимов пишет о поглощении квантов с энергией в  $100 \text{ ккал}$ . (1), нигде не оговаривая, что эта энергия рассчитывается на один моль поглощающего вещества. В литературе к этой главе вниманию читателя предлагается работа автора, напечатанная в 1933 г. в выходящем в Италии журнале „Scientia“ и озаглавленная „Опыт рассмотрения нервно-умственной работы и утомления с точки зрения физической теории квант“!

<sup>1</sup> Вестник высшей школы, № 12, 1952, стр. 10.



Огромное количество грубейших ошибок мы находим в главе 6, посвященной „электробиологии“. На стр. 141 автор утверждает, например, что он вместе с Ф. Гетманом получил „ретинограмму обычной формы (разрядка наша, — Н. Ф.) прямо с века глаза при освещении другого глаза“.

Центральный раздел этой главы, посвященный теории нервного возбуждения, может служить примером безответственного изложения автором важнейших вопросов биофизики. Стр. 145—147 являются, например, сокращенным переводом со множества ошибок соответствующего раздела из книги Штульмана „Введение в биофизику“, которую во „Введении“ сам же В. В. Ефимов критикует за „яркую механистичность“.

На этих страницах излагаются теории нервного возбуждения по Блеру и Решевскому. Небрежность при переводе привела автора к замечательному определению реобазы на стр. 147, где сказано буквально следующее: „реобазы есть количество (чего? — Н. Ф.), достаточное для местного возбуждения, помноженное на время  $k$ “ (разрядка наша, — Н. Ф.).

Раскрывая книгу Штульмана, откуда списана эта фраза, мы читаем: „... реобазы есть умноженное на  $k$  ( $k$  times!) количество местного процесса, создающего возбуждение...“. Списывая этот раздел у Штульмана, автор пропустил некоторые фразы, вследствие чего совершенно непонятно, откуда, например, у него на стр. 145 появляется буква  $V$  вместо  $S$ . Эта буква, обозначающая, по Штульману, приложенную к нерву разность потенциалов, на следующей странице у Ефимова превращается в строчную букву  $v$ , причем несколькими строками ниже этой же буквой обозначается скорость нервного импульса. Еще несколькими строками ниже этой же буквой обозначено уже отношение сопротивления единицы длины осевого цилиндра к сопротивлению единицы длины внешней оболочки. Перепутав все, что можно было перепутать, В. В. Ефимов коэффициент  $a$ , входящий у Решевского в формулу для скорости распространения нервного импульса и имеющий размерность, обратную размерности длины, считает имеющим размерность длины, а несколькими строками выше называет этот коэффициент отношением сопротивления единицы длины осевого цилиндра к сопротивлению единицы длины внешней среды, т. е. считает его безразмерным, и т. п. Всего на трех страницах мы насчитали здесь 16 ошибок!

Столь же небрежным переводом из этой же книги Штульмана являются и страницы 296—304 главы 11 о рентгеновых лучах, а также страницы 322—330 главы 12 („Радиоактивность и живые организмы“). Пределом небрежности является приведенный на стр. 324 численный пример расчета радиоактивного распада радона. Формула, определяющая период полураспада, дана здесь в таком загадочном виде:

$$\log_{10} \frac{\lambda t \log e = \lambda t}{2.3026}, \text{ вместо } \log 2 = \frac{\lambda t}{2.3026}$$

Там же (стр. 325) мы читаем безграмотную с точки зрения физики фразу: „В сильно магнитном поле альфа-частицы отклоняются к отрицательному полюсу, бета-лучи — к положительному, а гамма-лучи остаются без отклонения“ (разрядка наша, — Н. Ф.).

Как пример встречающихся в книге В. В. Ефимова совершенно бессмысленных фраз укажем, что, излагая работу В. Я. Данилевского о действии электромагнита на возбуждение нервно-мышечного препарата лягушки, В. В. Ефимов пишет, что Данилевский „показал, что можно получить раздражение нерва от сильного электромагнита, но не от магнитного потока, а от электромагнитных волн их (?) электрического сектора (?)“ (стр. 227).

В небольшой по размерам главе 9 („Биофизика зрения“) автор на одиннадцати страницах сделал 17 очень грубых ошибок! Укажем лишь на некоторые из них. На стр. 271 сказано, что „цилиарные мышцы, сокращаясь, тянут связки, прикрепленные к капсуле хрусталика“, в то время как при сокращении цилиарной мышцы связки расслабляются. На стр. 272 сказано, что „зрачок автоматически поддерживает постоянство (разрядка наша, — Н. Ф.) световой энергии на сетчатке“. Если бы это было так, то мы одинаково видели бы и при ярком солнечном освещении и ночью при свете луны! На стр. 275 мы читаем, что „в желтом пятне палочки и колбочки представлены в одинаковом количестве“, что совершенно не соответствует действительности. На стр. 277 сказано, что „обычная свеча дает только 3—5 люксов“, т. е. автор упускает из вида, что освещенность зависит от расстояния и что свеча на близком расстоянии может создать освещенность и в 100 люксов.

Невероятная путаница имеется в разделе о цветовом зрении, где автор на стр. 278 пишет, например, что по некоторым авторам (каким?) дополнительными цветами являются „красный, желтый и синий“, причем это не случайная описка, так как на следующей странице мы читаем: „Некоторые физиологи предполагают существование трех сортов волокон зрительного нерва для красного, желтого и синего“. Предельной нелепостью является написанное в разделе „Ионная теория периферического ахроматического и центрального цветного зрения П. П. Лазарева“.

где мы между прочим читаем, что: „Разные колбочки — красная, синяя и зеленая — вызывают разный отсос электрической энергии из мозга, отсюда и различные ощущения цветов. Чем больше энергии будет отсосано из мозга, тем ярче и сильнее будет световое ощущение; при этом понижается уровень заряда коры мозга и нервные клетки несколько истощаются“. За все эти нелепые утверждения ответствен лишь В. В. Ефимов, так как у авторов, на которых он ссылается в этой главе, ничего подобного нет.

Небрежно, с массой грубейших ошибок даны в книге и сведения из истории нашей отечественной биофизики. Так, например, в ней совершенно не упоминаются выдающиеся исследования В. В. Петрова, изучавшего действие электрического тока на живые объекты, Ломоносову же приписывается приоритет в создании квантовой(1) механики (стр. 15). Об академике П. П. Лазареве сказано, что он начал „свою научную деятельность врачом-окулистом, ассистентом в глазной клинике“, в то время как на самом деле он был ассистентом в клинике уха, горла, носа.

Дважды (на стр. 17 и на стр. 157) почти в тождественных выражениях В. В. Ефимов указывает на книгу П. П. Лазарева „Физико-химические основы высшей нервной деятельности“ как на книгу, в которой сделана попытка представить „физико-химические процессы в нервной ткани при образовании условных рефлексов“.

Едва ли, однако, следовало ссылаться на эту изданную в 1922 г. небольшую популярную брошюру, о которой сам П. П. Лазарев никогда, и не без основания, не вспоминал.

Знаменитому физику П. Н. Лебедеву приписывается какая-то несуществующая в природе работа по „обобщенным законам колебаний“ (стр. 3). Физику Н. А. Умову, стоявшему на материалистических позициях, приписывается приоритет утверждения, что энергия есть нечто „субстанциональное“ (стр. 108) и т. д. и т. д.

Подводя итоги, можно лишь сожалеть, что Медгиз нашел возможным выпустить в 1953 г. подобную сумбурную, дезориентирующую читателя и поэтому вредную книгу.

*Н. Т. Федоров*

## НАУЧНЫЕ КОНФЕРЕНЦИИ И СЪЕЗДЫ

### ПОСТАНОВЛЕНИЕ СОВЕЩАНИЯ ПО ФИЗИОЛОГИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ ПРИ ИНСТИТУТЕ ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА АКАДЕМИИ НАУК СССР, 20—24 ИЮНЯ 1953 г.

Поставленная XIX съездом КПСС задача всемерного дальнейшего развития общественного животноводства и повышения продуктивности с.-х. животных обязывает научных работников в области физиологии с.-х. животных объединить свои усилия и направить их на быстрейшую разработку теоретических основ ускоренного воспроизводства скота, повышения его продуктивности и улучшения качества продукции. Указанные задачи могут быть успешно выполнены на основе еще большего укрепления творческого содружества науки с производством, обобщения передового опыта животноводов и широкого приложения учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности к практике животноводства.

Совещание по физиологии с.-х. животных отмечает, что на основе внедрения мичуринской биологии и павловской физиологии в ряде научно-исследовательских учреждений и высших учебных заведений проводятся значительные работы по физиологии питания, пищеварения, лактации, размножения и экологии с.-х. животных и развертывается работа по физиологии высшей нервной деятельности с.-х. животных.

Совещание, однако, считает:

1. Исследования по физиологии с.-х. животных все еще отстают от выполнения задач, поставленных в директивах XIX съезда Коммунистической партии, по дальнейшему развитию социалистического животноводства, повышению продуктивности с.-х. животных и улучшению качества продукции.

2. Отсутствует комплексность в исследованиях учреждений АН СССР, ВАСХНИЛ, ВИЖ, ВИЭВ и др., направленных на скорейшее и всестороннее выяснение физиологических закономерностей и, в первую очередь, нервных регуляций, лежащих в основе воспроизводства, продуктивности с.-х. животных и ее повышения. Тематика в указанных учреждениях не всегда отвечает насущным задачам животноводства, не объединена общим планом, отсутствует обмен опытом по методикам исследований, встречается параллелизм.

3. Институт физиологии им. И. П. Павлова Академии Наук СССР и другие научно-исследовательские учреждения и вузы, располагающие высококвалифицированными кадрами физиологов, слабо развернули деятельность, направленную на разработку доступных к применению в производственных условиях методик исследований физиологии высшей нервной деятельности с.-х. животных.

4. Основной причиной отставания развития физиологии с.-х. животных в некоторых отраслевых исследовательских учреждениях является все еще недостаточное внедрение павловского учения. Изучение физиологии питания, пищеварения, размножения, роста и развития ведется в отрыве от кортикальной регуляции. В печатных, монографических исследованиях, а также в учебной литературе признание высшей нервной деятельности в физиологии с.-х. животных носит иногда формальный характер.

Совещание считает, что дальнейшая работа в области проблем физиологии с.-х. животных должна вестись путем творческого развития мичуринской биологии и павловской физиологии с учетом комплексности и координации исследований для разрешения следующих проблем:

1) разработка проблем физиологии воспроизводительной функции, направленных на ускоренное размножение с.-х. животных за счет повышения плодовитости, ликвидации бесплодия скота; разработка проблем физиологии роста и развития с.-х. животных;

2) исследования в области физиологии продуктивности с.-х. животных при интенсивной системе ведения животноводства; разработка проблем количества и качества продукции;

3) разработка физиологически обоснованных систем и типов полноценного кормления с.-х. животных разных уровней продуктивности для обеспечения получения как высокого качества и количества продукции, так и здорового приплода;

4) изучение физиологии и патологии высшей нервной деятельности с.-х. животных, типологических особенностей нервной системы в связи с продуктивностью, конституцией, породностью и функциональным состоянием животных в процессе индивидуального развития;

5) разработка проблем экологической физиологии и акклиматизации с.-х. животных;

6) разработка проблем экспериментальной патологии и терапии с.-х. животных; изучение роли нервной системы в инфекции и иммунитете.

Совещание считает необходимым расширение и углубление комплексных работ учреждений Академии Наук СССР и Министерства сельского хозяйства и заготовок СССР. В частности, считать необходимым периодический созыв объединенных совещаний, посвященных вопросу физиологии с.-х. животных.

Для более успешной разработки неотложных задач Совещание считает необходимым:

1) просить Президиум АН СССР значительно расширить исследования в области физиологии с.-х. животных, а также осуществлять научно-методическое руководство по основным ведущим разделам физиологии с.-х. животных;

2) просить Президиум АН СССР, Министерство сельского хозяйства и заготовок и Министерство культуры расширить подготовку научных кадров по физиологии с.-х. животных через аспирантуру и докторантуру;

3) просить Президиум АН СССР и Министерство сельского хозяйства и заготовок СССР о расширении сети лабораторий по физиологии с.-х. животных в составе институтов академий наук союзных республик и филиалов АН СССР, а также в зональных научно-исследовательских институтах животноводства Министерства сельского хозяйства и заготовок;

4) просить Президиум АН СССР обратить внимание Института биохимии и Института микробиологии на необходимость разработки вопросов биохимии и физиологии с.-х. животных, в особенности по вопросам теории молокообразования;

5) в связи с совершенно недостаточным освещением в печати работ по физиологии с.-х. животных и сопредельным научным проблемам организовать периодический печатный орган по проблемам физиологии и биохимии с.-х. животных и по научно-теоретическим вопросам животноводства. Поэтому Совещание просит Президиум Академии Наук СССР и руководство Министерства сельского хозяйства и заготовок СССР войти с ходатайством в соответствующие вышестоящие организации по этому вопросу.

Совещание отмечает совершенно недостаточное освещение в печати работ по физиологии высшей нервной деятельности с.-х. животных и считает желательным систематическую публикацию экспериментальных исследований в этой области в периодических изданиях („Журнал высшей нервной деятельности“, „Физиологический журнал СССР“ и др.).

Просить Президиум АН СССР в течение 1953 г. провести подготовку к изданию трудов Совещания по физиологии с.-х. животных с привлечением других материалов, не вошедших в программу Совещания.

Считать необходимым и целесообразным издание монографий по физиологии с.-х. животных, в частности по методике исследования высшей нервной деятельности, по физиологии лактации и пищеварения с.-х. животных.

Совещание считает необходимым обратить внимание соответствующих министерств при переиздании учебников и учебных пособий, а также при переработке программ поставить во главу угла павловское учение, широко освещать проблемы физиологии с.-х. животных и полнее использовать достижения физиологии при переработке соответствующих разделов других дисциплин.

Для успешного разрешения поставленных задач и быстреего внедрения научных данных в производство Совещание считает необходимым всемерно развивать сотрудничество работников физиологической науки с передовиками животноводства.

Совещание обращает внимание Правления Всесоюзного Общества физиологов на необходимость усиления работ по физиологии с.-х. животных.

Совещание отмечает положительное значение инициативы, проявленной Институтом физиологии им. И. П. Павлова АН СССР в созыве работников физиологии с.-х. животных, положившем начало объединению ученых в этой области науки, обеспечившем обмен опытом и деловое обсуждение разработки актуальных проблем теории и практики животноводства.

Созвать следующее совещание в конце 1954 г., обеспечив при организации совещания тесный контакт между представителями учреждений Академии Наук СССР, Министерства сельского хозяйства и заготовок СССР и Министерства культуры. Принять необходимые меры для заблаговременного ознакомления участников совещания с опубликованными тезисами докладов и привлечения к участию в работе совещания наибольшего числа работников физиологии с.-х. животных.

ЗАСЕДАНИЕ, ПОСВЯЩЕННОЕ 104-й ГОДОВЩИНЕ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ  
И. П. ПАВЛОВА

28 сентября 1953 г. в Ленинграде состоялось объединенное заседание Ленинградского общества физиологов, биохимиков и фармакологов им. И. М. Сеченова, Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, Института экспериментальной медицины АМН СССР, Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, Военно-морской медицинской академии и Института физической культуры им. П. Ф. Лесгафта, посвященное 104-й годовщине со дня рождения И. П. Павлова.

После вступительного слова проф. П. С. Купалова, открывшего заседание, с докладом на тему „Учение о высшей нервной деятельности и естественно-научные основы теории физического воспитания“ выступил проф. А. Н. Крестовников.

В начале своего сообщения докладчик отметил задачи физического воспитания, поставленные XIX съездом партии, и подчеркнул, что физическое воспитание в нашей стране должно опираться на прочную методологическую и естественно-научную основу, т. е. на теорию диалектического материализма, с одной стороны, и материалистическую физиологию — с другой.

Рассматривая спортивный двигательный навык как сложный комплексный условный двигательный рефлекс типа динамического стереотипа, докладчик отметил, что его формирование происходит под влиянием социальных и природных воздействий при взаимодействии первой и второй сигнальных систем. Образование указанного выше рефлекса происходит по закономерностям корковой динамической стереотипии, установленным И. П. Павловым. Стереотипная деятельность коры объединяет функции ряда систем органов и обуславливает их сопряженную работу.

Докладчик указал, что формирование двигательных навыков проходит ряд фаз. Первая фаза — фаза генерализации — характеризуется широкой иррадиацией возбуждения в коре больших полушарий. В этой фазе выполнение двигательного акта отличается неточностью, наличием многих дополнительных, ненужных движений. Вторая фаза формирования двигательного навыка характеризуется уже значительным развитием внутреннего торможения, обуславливающего некоторую концентрацию возбуждательного процесса. В этой фазе осуществляется постепенное становление коркового динамического стереотипа. В третьей фазе формирования двигательный навык совершенствуется, дополняется деталями, облегчающими выполнение движения в целом. В этой фазе динамический стереотип становится прочным, и поэтому третью фазу называют фазой стабилизации. Характерной чертой третьей фазы является завершение процессов автоматизации многих компонентов двигательного навыка.

Длительность и ясность проявления каждой из трех фаз формирования двигательных навыков зависят от уровня общей и специальной физической подготовленности физкультурника к выполнению данных спортивных движений. Большое значение имеют при этом и типологические особенности спортсменов.

Полученные в исследованиях данные говорят о сложнейшем взаимодействии ряда анализаторов в процессе осуществления двигательной деятельности. Эти исследования послужили основой представления о том, что в процессе спортивной тренировки у спортсмена формируется по механизму временных связей „комплексный анализатор“. Этим термином условно обозначается функциональная система корковых центров, постепенно формирующаяся и закрепляющаяся в процессе занятий определенными физическими упражнениями. „Комплексный анализатор“ представляет собой как бы афферентную часть коркового динамического стереотипа, лежащего в основе двигательного навыка. В качестве обязательного основного компонента в состав „комплексного анализатора“ входит двигательный анализатор. Кроме него, в зависимости от характера производимого движения, большее или меньшее значение имеют анализаторы: зрительный, вестибулярный, звуковой, кожный, висцеральный. Анализатор, направляющий в данный момент движение, носит название „ведущего“. В процессе спортивной тренировки роль ведущего анализатора может передаваться с одного анализатора на другой, но никогда при этом значение других анализаторов не снижается. Наоборот, чем совершеннее двигательный навык, тем выше значение всех компонентов „комплексного анализатора“.

Далее докладчик подробно осветил вопрос о влиянии физических упражнений на функциональное состояние анализаторных систем и тренируемость их.

Хронометрические исследования докладчика и его сотрудников показали, что спортивная деятельность в большинстве случаев вызывает изменение лабильности нервной-мышечного аппарата спортсмена, которое зависит от типа, структуры и интенсивности мышечной деятельности. В основе этих изменений лежит условно-рефлекторный механизм. Вопрос о физиологическом механизме развития физических качеств человека может быть решен лишь на основе учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности при использовании учения Введенского—Ухтомского о функциональной лабильности и усвоении ритма.

Для исследования протекания корковых процессов у человека в ходе спортивной тренировки докладчиком, совместно с В. В. Васильевой, было проведено на хронографе исследование простейших зрительно- и звукодвигательных рефлексов спортсменов. Подавляющее большинство тренирующихся в скоростных упражнениях имели высокую подвижность нервных процессов (в ряде случаев с преобладанием возбуждительно процесса). У стайеров при относительно меньшей лабильности и подвижности наблюдалась высокая степень уравновешенности. Исследования показали также четкую связь между степенью тренированности спортсмена и динамикой его нервных процессов. Применение этого метода даст возможность подойти в будущем к исследованию типологических особенностей высшей нервной деятельности человека.

В заключение А. Н. Крестовников высказал уверенность, что недалеко то время, когда поставленные практикой физкультурного движения вопросы будут решены физиологией физических упражнений на основе материалистического учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности, и что физиология физических упражнений внесет свой вклад в дело оздоровления населения СССР.

С докладом на тему „О роли сигнальных раздражителей для мышечной работы“ выступил проф. М. И. Виноградов.

Докладчик отметил, что физиология труда до сих пор является забытым участком науки. Между тем значение ее для социалистической организации труда огромно, так как усилия ее направлены на реализацию закона нашей жизни — заботы о человеке. При современном культурно-техническом подъеме социалистического производства ведущим становится высококвалифицированный творческий труд, который требует, прежде всего, большого напряжения и большой подвижности нервных процессов при малых физических напряжениях. Соответственно этому первоочередной задачей физиологии труда является обоснование мероприятий, облегчающих освоение новых, передовых процессов труда: поточного метода производства, многостаночничества, скоростных методов работы, управления автоматами и пр.

Далее докладчик указал, что одной из важнейших причин отставания физиологии труда является то, что учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности долгое время не было основой физиологического анализа рабочей деятельности человека. Решительный поворот физиологии труда на павловский путь ставит перед ней теоретические и методические задачи большой сложности и трудности. В основе решения их должен лежать павловский путь анализа действия различного рода раздражителей на работающего, прежде всего на его двигательные реакции. Важнейшим при этом является изучение действия естественных раздражителей, сигнализирующих то или другое рабочее действие в ходе самой работы. Это требует разработки соответствующих методов исследования, наблюдения и выявления общих закономерностей действия сигнальных раздражителей.

Исходя из этих соображений, докладчиком и его сотрудниками в порядке подготовки к анализу естественных условий работы была проведена серия наблюдений, посвященных роли сигнальных раздражителей при мышечной работе. В первый период работы было обращено внимание на те состояния, которые возникают в организме работающего под влиянием сигнальных раздражителей еще до начала фактической работы, — так называемая „предупредительная иннервация“ мышечной работы.

В исследовании применялся сложный (комплексный) сигнальный раздражитель, состоящий из речевого (командного) и звукового (тон) компонентов, с последующим подкреплением мышечной работы. Показателями возникающей условнорефлекторной реакции служили изменения электрической активности коры головного мозга, мышцы и сердца. Исследовалось сигнальное действие комплексного раздражителя, компонентов комплекса и взаимодействие компонентов.

Исследования показали, что первая реакция на применение комплексного раздражителя наблюдается на потенциалах коры, вторая — на потенциалах мышцы и, наконец, — сердца. Наиболее чувствительным показателем условнорефлекторной реакции является электрическая активность мышцы. При достаточном числе сочетаний электрическая реакция мышцы обнаруживается в течение всего „звучевого“ периода, причем потенциалы действия группируются соответственно темпу предстоящей работы. Речевой компонент является определяющим и при отдельном применении электрическая реакция мышцы обнаруживается в течение всего „звучевого“ периода, причем потенциалы действия группируются соответственно темпу предстоящей работы. После достаточного числа сочетаний звуковой компонент начинает действовать почти так же, как и речевой. Если ограничить речевое раздражение первыми словами команды, еще не дающими окончательного смыслового значения предстоящего действия, то начавшаяся было условная реакция быстро угасает; однако она быстро восстанавливается при включении звукового сигнала. Этот факт говорит об установившемся тесном взаимодействии сигнальных систем.

Сообщенные докладчиком материалы исследований дают представление о порядке становления условнорефлекторной реакции в данных условиях, а также о некоторых

особенностях взаимодействия сигнальных систем при применении сложного (комплексного) раздражителя.

Докладчик подчеркнул, что в естественных условиях труда, например при скоростных работах, выяснение роли сигнальных раздражителей позволит оценить положительные и отрицательные факторы среды и их влияние на работоспособность и тем самым открыть путь к усовершенствованию рабочего процесса в смысле его облегчения и повышения его производительности.

В заключение М. Н. Виноградов отметил, что учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности человека открывает огромные перспективы для истинного физиологического анализа трудовой деятельности.

*Б. В. Павлов*

## ИЗ РЕДАКЦИОННОЙ ПОЧТЫ

### ЕЩЕ О ФАКТОРЕ ВРЕМЕНИ ПРИ ОЦЕНКЕ ВОЗБУДИМОСТИ ТКАНЕЙ

(Письмо в редакцию)

В № 4 „Физиологического журнала СССР“ за 1953 г. (стр. 405)<sup>1</sup> была опубликована наша работа „Фактор времени при оценке возбудимости тканей“, снабженная примечанием, в котором редакция заявляла о своем несогласии с двумя положениями нашей статьи. Ввиду того, что статья была напечатана в порядке обсуждения, мы просим поместить в журнале некоторые уточнения нашей точки зрения по обоим затронутым редакцией пунктам.

Прежде всего в примечании указывается, что у редакции „вызывает сомнение постулируемая в статье полная независимость величин  $a$  и  $b$  (временной характеристики и порога силы раздражения)“. Надо сказать, что нигде в нашей работе мы не говорим о „полной“ независимости  $a$  от  $b$ , а называем эту независимость „относительной“ (стр. 415). Мы полагаем, что в такой полносвязанной и целостной системе, как нервная клетка с ее отростками, не может быть независимых друг от друга функций, и если мы все-таки говорим об их независимости, то подразумеваем, что существующая между ними связь нам пока не известна. Мы можем сейчас только констатировать, что при некоторых воздействиях  $a$  и  $b$  растут или уменьшаются одновременно, хотя и не пропорционально. При других воздействиях  $a$  может увеличиваться, а  $b$  одновременно уменьшаться или наоборот, а какова причина этого разнобоя, мы не знаем. А раз так, то для полной характеристики возбудимости ткани нам необходимо экспериментально изучать динамику как  $a$ , так и  $b$ , в противном случае наше представление о возбудимости будет однобоким.

Далее в редакционном примечании говорится: „Не верно отрицание всякого значения и пользы хронаксиметрических исследований“. Надо полагать, что под „пользой“ редакция подразумевает применение хронаксиметрии в практической медицине. Мы не имели возможности сколько-нибудь подробно коснуться этого вопроса и тем более отрицать практическую „пользу хронаксиметрии“, так как сами не являемся медиками и не считаем себя компетентными высказывать суждения по этим проблемам. Мы знаем только, что существует немало врачей, утверждающих, что хронаксиметрия якобы оправдала себя как весьма полезный метод для диагностики заболеваний. Однако справедливость требует отметить, что имеется также и достаточное количество весьма авторитетных медиков, более осторожно, а иногда и весьма скептически относящихся к применению хронаксиметрии в медицинской практике.

Что же касается теоретического значения хронаксии, то на этот счет наша точка зрения сформулирована и обоснована в статье достаточно определенно. Мы считаем ошибочным утверждение, что хронаксия есть фактор времени и что она характеризует время возникновения ответной реакции в проводящих тканях. Это время, по нашему мнению, определяет не хронаксия, а „короткосрочный порог возбудимости“, или коэффициент  $a$  в формуле Горвега—Вейса. В нашей статье мы даем теоретическое обоснование этого положения, а также способ практического определения величины  $a$ . Вот почему в нашей статье мы пришли к заключению, что выводы, сделанные в других работах на основе обычного представления о хронаксии как о факторе времени, „нуждаются в самом серьезном пересмотре“ (стр. 421).

2 сентября 1953 г.

Д. Н. Насонов и Д. Л. Розенталь

<sup>1</sup> В цитируемой статье имеются следующие опечатки: 1) на стр. 417, в сноске, формулу (11) следует читать:  $Chr = \left(\frac{T}{b}\right)^n$ , 2) формулу (13) надо опустить, 3) на стр. 419, в табл. 3а вместо 0.0008 мсек. следует читать 0.00008 мсек., 4) на стр. 419 (25-я строка снизу) вместо „увеличился“ следует читать „уменьшился“.



## ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ СТАТЕЙ,

помещенных в т. XXXIX „Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова“ за 1953 г.

- Авербах М. С., см. Ушаков Б. П., М. С. Авербах, И. П. Суздальская, В. П. Трошина и Т. Н. Черепанова.
- Аничков С. В. Н. Е. Введенский и общество физиологов, биохимиков и фармакологов им. И. М. Сеченова. Стр. 257.
- Аринчи Н. И. и И. Г. Карманова. Условнорефлекторное изменение венозного давления и тонуса венозных сосудов. Стр. 594.
- Архангельская М. Ф., см. Базанова Н. У., М. К. Степанкина и М. Ф. Архангельская.
- Асратян Э. А. Последствия поперечной перерезки задней половины спинного мозга у собаки. (К физиологии спинального шока). Стр. 300.
- Атаев М. М. Методика одновременной регистрации зрачковых условных рефлексов и электроэнцефалограммы у человека. Стр. 622.
- Базанова Н. У., М. К. Степанкина и М. Ф. Архангельская. К методике изучения деятельности пищеварительного тракта верблюда. Стр. 629.
- Белоус А. А. и М. А. Гребенкина. Условные рефлексы с каротидных хеморецепторов. Стр. 591.
- Белоусов И. Н. Видоизменение способа азофаготомии и мнимого кормления. Стр. 100.
- Бентелев А. М. К характеристике тонических рефлексов спинных мышц амфибий. Стр. 192.
- Берхин Е. Б. О влиянии снотворных веществ на мочеотделение. Стр. 482.
- Бирюков Д. А. О субъективистских ошибках академика Л. А. Орбели. Стр. 135.
- Боговарова Е. Ф. Влияние центробежных импульсов задних корешков спинного мозга на сокращения скелетных мышц. Стр. 77.
- Булдыгин И. А. Некоторые данные о кортикальной регуляции безусловных интероцептивных рефлексов. Стр. 580.
- Бунин К. В. Материалы к истории изучения в России нервной регуляции сердечно-сосудистой системы (XIX в.) Стр. 516.
- Вартапетов Б. А., Е. С. Кузьменко и А. Д. Судакова. Метод графической регистрации движений рога матки в хроническом опыте (кожно-маточный мостик). Стр. 738.
- Вацуро Э. Г. и А. А. Шибанов. О субъективистских ошибках академика Л. А. Орбели в трактовке учения И. П. Павлова о корковых сигнальных системах. Стр. 375.
- Вержбинская Н. А. Цитохромная система мозга в филогенезе позвоночных животных. Стр. 17.
- Веселкин П. Н. Еще раз о принципах павловской физиологии в перестройке теории регуляции дыхания. Стр. 742.
- Веселкин П. Н. Об исторической оценке русской патологии 70—80-х годов (еще раз по поводу „исторической концепции“ проф. Ф. Р. Бородулина о „борьбе“ русской патологии с С. П. Боткинним). Стр. 662.
- Владимиров Г. Е. А. Я. Данилевский — основоположник отечественной биохимии. Стр. 509.
- Владимиров Г. Е. Функциональная биохимия мозга. Стр. 3.
- Воеводина О. Н. Методика собирания слюны для химического анализа в опытах по условным рефлексам. Стр. 373.
- Волкова В. Д. О некоторых особенностях образования условных рефлексов на речевые раздражители у детей. Стр. 540.
- Гаврилова Л. Н. Исследования по нейрогуморальной регуляции деятельности задней доли гипофиза. Стр. 352.
- Гаккель Л. Б. и Н. В. Зинина. Изменения высшей нервной деятельности у людей в возрасте свыше 60 лет. Стр. 533.
- Галицкая Н. А. Влияние выключения различных компонентов иннервации скелетной мышцы на ее функциональные свойства. Стр. 710.
- Гетман Ф. Ф. Фотоиндикатор. Стр. 104.
- Глезер В. Д. Условнорефлекторное сужение зрачка. Стр. 571.

- Гребенкина М. А., см. Белоус А. А. и М. А. Гребенкина.
- Громова К. Г., см. Шапот В. С., И. Р. Петров, К. Г. Громова и Т. Е. Кудрицкая.
- Гузев О. К. Балансный усилитель биоэлектрических потенциалов. Стр. 240.
- Гуреева Н. М., см. Данилов И. В., Н. М. Гуреева и Ф. С. Назаров.
- Гуровский Н. Н. и Ф. П. Космолинский. К вопросу о периодической секреции кишечника у собак. Стр. 451.
- Данилов И. В., Н. М. Гуреева и Ф. С. Назаров. К характеристике педагогической деятельности И. П. Павлова. Стр. 673.
- Дерябин В. С. Действие ацетилхолина на шагательные движения задних конечностей собак. Стр. 319.
- Джорджия В. Д., см. Дзидзигури Т. Д. и В. Д. Джорджия.
- Дзидзигури Т. Д. и В. Д. Джорджия. Упрощенный способ длительной графической регистрации в физиологическом эксперименте. Стр. 105.
- Дионесов С. М. и В. П. Михайлов. О назначении И. П. Павлова профессором Томского университета. Стр. 386.
- Дмитриев А. С. О торможении спинномозговых рефлексов при сверхмаксимальных раздражениях чувствительного нерва. Стр. 204.
- Дмитриев В. Д. Об устойчивости восстановленных рефлекторных функций. Стр. 293.
- Долгачев И. П. О реакции слизистой оболочки носа на локальное охлаждение при повреждениях центральной нервной системы. Стр. 334.
- Донская Л. В. О перестройке иннервационных отношений антагонистических мышц. (Электромиографическое исследование). Стр. 685.
- Дядюша Г. Г., см. Ермаков Н. В. и Г. Г. Дядюша.
- Еникеева С. И. О функциональной устойчивости изолированного сердца в различные возрастные периоды. Стр. 346.
- Ермаков Н. В. и Г. Г. Дядюша. Роль иннервации в ритмической деятельности скелетной мышцы. Стр. 89.
- Заводская И. С. Влияние гистамина на ферментативные свойства желудочного сока. Стр. 456.
- Загорюлько А. Т. К критике субъективного метода в физиологии нервной системы и органов чувств. Стр. 498.
- Заракровский П. М. и С. В. Левин. Влияние различной силы раздражения симпатических и спинальных ганглиев на связывание ими прижизненных красителей. Стр. 81.
- Зворыкин В. Н. Изменения высшей нервной деятельности в условиях разреженного воздуха. Стр. 677.
- Зинина Н. В., см. Гаккель Л. Б. и Н. В. Зинина.
- Иванова М. Т., см. Косилов С. А., М. С. Юсевич и М. Т. Иванова.
- Каушкина Е. А. и В. Н. Ментова. О химических факторах нервного возбуждения при экспериментальной гипертонии. Стр. 324.
- Календаров Г. С. и Е. И. Лебединская. Физиологический механизм и стадии развития электрического наркоза. Стр. 146.
- Карамян А. И. О некоторых вопросах эволюционной физиологии в свете учения И. П. Павлова. Стр. 107.
- Карамян А. И. Об особенностях патологии высшей нервной деятельности низших позвоночных. Стр. 561.
- Карманова И. Г., см. Аринчин Н. И. и И. Г. Карманова.
- Кахана М. К вопросу о влиянии слюнных желез на углеводный обмен (письмо в редакцию). Стр. 403.
- Квасов Д. Г. Материалы по истории физиологии пищеварения в России. (О забытой диссертации Н. М. Якубовича). Стр. 122.
- Кипершлак Э. Э., см. Логунова К. С. и Э. Э. Кипершлак.
- Кисляков В. А. при участии Р. Л. Шейкина. Методика изучения влияния с вестибулярного аппарата на высшую нервную деятельность. Стр. 486.
- Климов Н. М. Сезонные особенности секреторной и моторной функции желудка у северных оленей. Стр. 460.
- Козенко Т. М. при участии Г. М. Луценко. Прибор для регистрации артериального пульса и кровяного давления в хроническом опыте (механоосциллограф). Стр. 365.
- Конради Г. П. М. А. Усевич. Физиология высшей нервной деятельности. (Статьи и доклады). Стр. 644.
- Короткин И. И. и М. М. Сулова. Исследование высшей нервной деятельности в сомнамбулической фазе гипноза при различной глубине гипнотического сна. Стр. 423.
- Коротков А. Г., см. Мещеряков А. М. и А. Г. Коротков.
- Косилов С. А., М. С. Юсевич, М. Т. Иванова. Физиологические условия пользования протезом плеча. Стр. 279.
- Космолинский Ф. П., см. Н. Н. Гуровский и Ф. П. Космолинский.
- Костюк П. Г. Торможение и суммация в дуге рефлекса растяжения. Стр. 173.
- Кудрин А. Н. Сравнительное влияние снотворных веществ на рефлекторную деятельность при анемии. Стр. 309.
- Кудрицкая Т. Е., см. Шапот В. С., И. Р. Петров, К. Г. Громова и Т. Е. Кудрицкая.
- Кудрявцева Н. Г. Влияние гормонов надпочечников на содержание аскорбиновой кислоты в мозгу. Стр. 357.

- Кузнецов Г. С., см. Меньшаков П. Г. и Г. С. Кузнецов.
- Кузьменко Е. С., см. Вартапетов Б. А., Е. С. Кузьменко и А. Д. Судакова.
- Куимов Д. К. Секреторная деятельность поджелудочной железы у тонкорунных овец. Стр. 468.
- Культепина О. С. О деятельности желудка у детей грудного возраста. Стр. 432.
- Куценко Н. А. и Г. А. Нечаева. Влияние различных нарушений иннервации мышцы на содержание в ней аденозинтрифосфорной кислоты, фосфокреатина, гликогена и молочной кислоты. Стр. 719.
- Лалаян А. А. И. П. Павлов и Кавказское медицинское общество. Стр. 398.
- Лапина И. А. О явлениях иррадиации возбуждения в слюноотделительном центре. Стр. 275.
- Лебединская Е. И., см. Календаров Г. С. и Е. И. Лебединская.
- Лебединский А. В. и А. С. Мозжухин. И. П. Павлов о работах В. Ю. Чаговца. Стр. 250.
- Левин С. В., см. Зараковский П. М. и С. В. Левин.
- Левитина Г. А. Влияние удаления центров головного мозга на собственный ритм спинного мозга. Стр. 167.
- Ливенцов Н. М. О механизме различных фаз электронаркоза в свете учения И. П. Павлова. Стр. 153.
- Логунова К. С. и Э. Э. Кипершлак. Зависимость основных показателей электрограммы сердца лягушки от состояния реактивных групп его белковых тел. Стр. 71.
- Ломонос П. И. Об изменениях функционального уровня работы корковых клеток. Стр. 27.
- Луценко Г. М., см. Козенко Т. М. и Г. М. Луценко.
- Малиновский Ю. В. Безусловная секреция околушной железы обезьяны макака резус. Стр. 47.
- Мариц А. М. Рефлекторные воздействия с седалищного и блуждающего нервов на деятельность задней доли гипофиза. Стр. 159.
- Матюшкин Д. П. Литература к 100-летию со дня рождения Н. Е. Введенского. Стр. 247.
- Матюшкин Д. П. Рефлекторное последствие (следовое возбуждение) нервных центров спинного мозга. Стр. 789.
- Меницкий Д. Н. Об одновременной записи трех стандартных отведений в электрокардиографии. Стр. 236.
- Ментова В. Н., см. Е. А. Какушкина и В. Н. Ментова.
- Меньшаков П. Г. и Г. С. Кузнецов. Методика наложения фистулы мочевого пузыря у крупного рогатого скота. Стр. 496.
- Мещеряков А. М. и А. Г. Коротков. Участие задних корешков спинного мозга в иннервации кишечника. Стр. 443.
- Миминошвили Д. И. Частотная характеристика регенерирующего нервного ствола. Стр. 226.
- Минут-Сорохтина О. П. Электрофизиологический анализ функции терморцепторов вен. Стр. 210.
- Михайлов В. П., см. Дионесов С. М. и В. П. Михайлов.
- Михальцов К. П. К методике графической регистрации сокращений преджелудков и пищевода жолоба у телят. Стр. 490.
- Мозжухин А. С., см. Лебединский А. В. и А. С. Мозжухин.
- Морачевская Е. В. Характеристика двигательной деятельности кишечника в различные возрастные периоды. Стр. 437.
- Мурашко В. В. Чернильный пистчик и чернильный электромагнитный регистратор времени для кимографа. Стр. 740.
- Назаров Ф. С., см. Данилов И. В., Н. М. Гуреева и Ф. С. Назаров.
- Насонов Д. Н. и Д. Л. Розенталь. Фактор времени при оценке возбудимости тканей. Стр. 405.
- Насонов Д. Н. и Д. Л. Розенталь. Еще о факторе времени при оценке возбудимости тканей. (Письмо в редакцию). Стр. 762.
- Новикова Л. А. и Г. А. Хволес. Электрофизиологическое исследование обонятельного анализатора. Стр. 35.
- Охнянская Л. Исследование дыхательно-сосудистого рефлекса. Стр. 610.
- Павлов Б. В. Итоги работы Ленинградского общества физиологов, биохимиков и фармакологов им. И. М. Сеченова за прошедший год. Стр. 525.
- Павлов Б. В. Заседание, посвященное 104-й годовщине со дня рождения И. П. Павлова. Стр. 759.
- Петров И. Р., см. Шапот В. С., И. Р. Петров, К. Г. Громова и Т. Е. Кудрицкая.
- Попов Г. В. с участием Э. С. Цегельницкой. Сопряжение изменения сокращений мышц при поляризации мозга. Стр. 199.
- Прийма Г. Я. О ритмическом ответе сердечной мышцы на раздражение. Стр. 230.
- Прийма Г. Я. Пессимум частоты и силы раздражения сердца. Стр. 699.
- Пятицкий Н. П. Простой способ операции павловского желудочка у собак. Стр. 488.
- Робинсон В. Е. Модификация операции павловского желудочка. Стр. 626.
- Робинсон В. Е., см. О. Б. Собиева и В. Е. Робинсон.
- Рожанский Н. А. Физиологические механизмы опытновызванного эпилептического припадка. Стр. 549.
- Розанова В. Д. О длительном коллапсе в раннем возрасте при аноксии и интоксикациях. Стр. 60.

- Розенблат В. В. О новой конструкции ртутного динамометра. Стр. 734.
- Розенталь Д. Л., см. Насонов Д. Н. и Д. Л. Розенталь.
- Розенталь И. С. М. А. Усиевич, Физиология высшей нервной деятельности. (Статьи и доклады). Стр. 640.
- Ройтбак А. И. Электрические потенциалы зрительных покрывок лягушки. Стр. 183.
- Саликова М. В. Механизм патологических интероцептивных влияний с мочевого пузыря на секреторную функцию желудка. Стр. 474.
- Сафаров Р. И. Секреторная деятельность желез желудка собаки при выключении солнечного сплетения. Стр. 705.
- Смирнов В. М. Методика дермолексии в применении к изучению второй сигнальной системы. Стр. 618.
- Собиева О. Б. и В. Е. Робинсон. Модификация кишечно-поджелудочной фистулы. Стр. 630.
- Солдатенков П. Ф. Обмен сахара и гликогена между кровью, кишечником и печенью у овец. Стр. 96.
- Степанкина М. К., см. Базанова Н. У., М. К. Степанкина и М. Ф. Архангельская.
- Стройков Ю. Н. Влияние симпатолитина на развитие последецеребрационной лейкоцитарной реакции. Стр. 359.
- Судакова А. Д., см. Вартапетов Б. А., Е. С. Кузьменко и А. Д. Судакова.
- Суздальская И. П., см. Ушаков Б. П., М. С. Авербах, И. П. Суздальская, В. П. Трошина и Т. Н. Черепанова.
- Сулова М. М., см. Короткин И. И. и М. М. Сулова.
- Татарин Ю. Письмо в Редакцию. Стр. 404.
- Трошина В. П., см. Ушаков Б. П., М. С. Авербах, И. П. Суздальская, В. П. Трошина и Т. Н. Черепанова.
- Трошихин В. А. Развитие ориентировочной реакции и становление двигательных условнооборонительных рефлексов у щенят. Стр. 265.
- Трошихина П. М. Изменение ритма дыхания в онтогенезе у животных. Стр. 66.
- Турпаев Т. М. Методика регистрации тонуса бронхиальной мускулатуры. Стр. 732.
- Ушаков Б. П., М. С. Авербах, И. П. Суздальская, В. П. Трошина и Т. Н. Черепанова. О парабиотической природе физиологического электротона. Стр. 218.
- Фанарджян В. В. и И. Г. Карманова. Методика двигательных пищевых условных рефлексов у мелких животных и птиц. Стр. 729.
- Федоров В. К. К дискуссии по вопросу о типах высшей нервной деятельности человека (по поводу статьи А. Г. Иванова-Смоленского „Об изучении типов внешней высшей нервной деятельности животных и человека“). Стр. 634.
- Федоров Н. Т. В. В. Ефимов. Биопсихика для врачей. Медгиз, 1952 г. 342 стр. Стр. 754.
- Хволес Г. Я., см. Новикова Л. А. и Г. Я. Хволес.
- Цегельницкая Э. С., см. Г. В. Попов с участием Э. С. Цегельницкой.
- Целищев Л. И. Фиксационный станок для кроликов. Стр. 106.
- Чебышева Н. А. К избранию И. П. Павлова в почетные члены Ленинградского Отделения Российского Общества патологов. Стр. 675.
- Чебышева Н. А. Литература о И. П. Павлове, вышедшая за период с мая 1952 г. по апрель 1953 г. Стр. 650.
- Черепанова М. С., см. Ушаков Б. П., М. С. Авербах, И. П. Суздальская, В. П. Трошина и Т. Н. Черепанова.
- Черномордик В. В. Новый способ изучения условных рефлексов у черепах. Стр. 102.
- Шамарина Н. М. и Т. Н. Несмеянова. О переделке рефлекторных реакций спинного мозга в условиях эксперимента. Стр. 601.
- Шапот В. С., И. Р. Петров, К. Г. Громова и Т. Е. Кудрицкая. О роли возбуждения центральной нервной системы в повышении чувствительности организма к кислородной недостаточности. Стр. 614.
- Шейкин Р. Л., см. В. А. Кисляков при участии Р. Л. Шейкина.
- Шибанов А. А., см. Вацуро Э. Г. и А. А. Шибанов.
- Шпильберг П. И. Идеалистические ошибки в изучении движений человека. Стр. 117.
- Юсевич М. С., см. Косилов С. А., М. С. Юсевич и М. Т. Иванова.
- Яковлев Н. Н. Еще об общественной деятельности И. П. Павлова. Стр. 399.

## СОДЕРЖАНИЕ т. XXXIX

„Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова“ за 1953 г.

## № 1

Стр.	Стр.
Г. Е. Владимиров. Функциональная биохимия мозга . . .	3
Н. А. Вержбинская. Цитохромная система мозга в филогенезе позвоночных животных	17
П. И. Ломонос. Об изменениях функционального уровня работы корковых клеток . . . . .	27
Л. А. Новикова и Г. Я. Хволес. Электрофизиологическое исследование обонятельного анализатора . . . . .	35
О. В. Малиновский. Безусловная секреция околушной железы обезьяны макака резус	47
Г. В. Николаева. Механизм интероцептивных влияний с кишечника на двигательную функцию желудка . . . . .	52
В. Д. Розанова. О длительном коллапсе в раннем возрасте при аноксии и интоксикациях	60
П. М. Трошихина. Изменение ритма дыхания в онтогенезе у животных . . . . .	66
К. С. Логунова и Э. Э. Кипершлак. Зависимость основных показателей электрограммы сердца лягушки от состояния реактивных групп его белковых тел . . . . .	71
Е. Ф. Боговарова. Влияние центробежных импульсов задних корешков спинного мозга на сокращения скелетных мышц	77
П. М. Зараковский и С. В. Левин. Влияние различной силы раздражения симпатических и спинальных ганглиев на связывание ими прижизненных красителей . . . . .	81
Н. В. Ермаков и Г. Г. Дядюша. Роль иннервации в ритмической деятельности скелетной мышцы . . . . .	89
П. Ф. Солдатенков. Обмен сахара и гликогена между кровью, кишечником и печенью у овец . . . . .	96
<i>Методика физиологических исследований</i>	
И. Н. Белоусов. Видоизменение способа азофаготомии и мнимого кормления . . . . .	100
В. В. Черномордилов. Новый способ изучения условных рефлексов у черепах . . . . .	102
Ф. Ф. Гетман. Фотоиндикатор.	104
Т. Д. Дзидзигури и В. Д. Джорджикия. Упрощенный способ длительной графической регистрации в физиологическом эксперименте . . . . .	105
Л. И. Целищев. Фиксационный станок для кроликов . . . . .	106
<i>Критика и библиография</i>	
А. И. Карамян. О некоторых вопросах эволюционной физиологии в свете учения И. П. Павлова . . . . .	107
П. И. Шпильберг. Идеалистические ошибки в изучении движений человека . . . . .	117
<i>Из истории физиологической науки</i>	
Д. Г. Квасов. Материалы по истории физиологии пищеварения в России. (О забытой диссертации Н. М. Якубовича) . . . . .	122
<i>Научные конференции и съезды</i>	
Постановление Президиума Академии Наук Союза ССР от 23 января 1953 г. и постановление VIII сессии Научного совета по проблемам физиологического учения И. П. Павлова при Президиуме АН СССР 27 декабря 1952 г. . . . .	131

## № 2

Стр.	Стр.
От Центрального Комитета Коммунистической Партии Советского Союза, Совета Министров Союза ССР и Президиума Верховного Совета СССР ко всем членам партии, ко всем трудящимся Советского Союза	
Д. А. Бирюков. О субъективистских ошибках академика Л. А. Орбели . . . . .	135
Г. С. Календаров и Е. И. Лебединская. Физиологический механизм и стадии развития электрического наркоза	146
Н. М. Ливенцов. О механизме различных фаз электронаркоза в свете учения И. П. Павлова	153
А. М. Мариц. Рефлекторные воздействия с седалищного и блуждающего нервов на деятельность задней доли гипофиза . . . . .	159
Г. А. Левитина. Влияние удаления центров головного мозга на собственный ритм спинного мозга . . . . .	167
П. Г. Костюк. Торможение и суммация в дуге рефлекса растяжения . . . . .	173
А. И. Ройтбак. Электрические потенциалы зрительных покрывок лягушки . . . . .	183
А. М. Бентелев. К характеристике тонических рефлексов спинных мышц амфибий . . . . .	192
Г. В. Попов с участием Э. С. Цегельницкой. Сопряженные изменения сокращений мышц при поляризации мозга . . . . .	199
А. С. Дмитриев. О торможении спинномозговых рефлексов при сверхмаксимальных раздражениях чувствительного нерва . . . . .	204
О. П. Минут-Сорохтина. Электрофизиологический анализ функции терморцепторов вен . . . . .	210
Б. П. Ушаков, М. С. Авербах, И. П. Суздальская, В. П. Трошина и Т. Н. Черепанова. О парабактериальной природе физиологического электротона . . . . .	218
Д. И. Миминошвили. Частотная характеристика регенерирующего нервного ствола . . . . .	226
Г. Я. Прийма. О ритмическом ответе сердечной мышцы на раздражение . . . . .	230
<i>Методика физиологических исследований</i>	
Д. Н. Меницкий. Об одновременной записи трех стандартных отведений в электрокардиографии . . . . .	236
О. Е. Гузеев. Балансный усилитель биоэлектрических потенциалов . . . . .	240
<i>Критика и библиография</i>	
Д. П. Матюшкин. Литература к 100-летию со дня рождения Н. Е. Введенского . . . . .	247
<i>Из истории физиологической науки</i>	
А. В. Лебединский и А. С. Мозжухин. И. П. Павлов о работах В. Ю. Чаговца . . . . .	250
С. В. Аничков, Н. Е. Введенский и общество физиологов, биохимиков и фармакологов им. И. М. Сеченова . . . . .	257
<i>Научные конференции и съезды</i>	
VIII сессия Научного совета по проблемам физиологического учения акад. И. П. Павлова при Президиуме Академии Наук СССР . . . . .	261

## № 3

В. А. Трошихин. Развитие ориентировочной реакции и становление двигательных условно-оборонительных рефлексов у щенят . . . . .	265
И. А. Лапина. О явлениях иррадиации возбуждения в слюноотделительном центре . . . . .	275
С. А. Косилов, М. С. Юсевич, М. Т. Иванова. Физиологические условия пользования протезом плеча . . . . .	279
И. А. Пеймер. Об условнорефлекторной экстрастилии у человека . . . . .	286
В. Д. Дмитриев. Об устойчивости восстановленных рефлекторных функций . . . . .	293
Э. А. Асратян. Последствия поперечной перерезки задней половины спинного мозга у собак. (К физиологии спинального шока) . . . . .	300
А. Н. Кудрин. Сравнительное влияние снотворных веществ на рефлекторную деятельность при анемии . . . . .	309
В. С. Дерябин. Действие ацетилхолина на шагательные движения задних конечностей	

Стр.	Стр.
собак . . . . .	
Е. А. Какушкина и В. Н. Ментова. О химических факторах нервного возбуждения при экспериментальной гипертонии . . . . .	319
И. П. Долгачев. О реакции слизистой оболочки носа на локальное охлаждение при повреждениях центральной нервной системы . . . . .	324
Г. А. Образцова. Особенности нарушений функции нервной системы при гипоксии в онтогенезе . . . . .	334
С. И. Еникеева. О функциональной устойчивости изолированного сердца в различные возрастные периоды . . . . .	339
Л. Н. Гаврилова. Исследования по нейрогуморальной регуляции деятельности задней доли гипофиза . . . . .	346
Н. Г. Кудрявцева. Влияние гормонов надпочечников на содержание аскорбиновой кислоты в мозгу . . . . .	352
Ю. Н. Стройков. Влияние симпатолитина на развитие последдецеребрационной лейкоцитарной реакции . . . . .	357
<i>Методика физиологических исследований</i>	
Т. М. Козенко при участии Г. М. Луценко. Прибор для регистрации артериального пульса и кровяного давления в хроническом опыте (механоосциллограф) . . . . .	359
П. И. Одинец. Методика условных рефлексов для исследования вестибулярного аппарата . . . . .	365
О. Н. Воеводина. Методика собирания слюны для химического анализа в опытах по условным рефлексам . . . . .	367
<i>Критика и библиография</i>	
Э. Г. Вацуро и А. А. Шибанов. О субъективистских ошибках академика Л. А. Орбели в трактовке учения И. П. Павлова о корковых сигнальных системах . . . . .	373
<i>Из истории физиологической науки</i>	
С. М. Дионесов и В. П. Михайлов. О назначении И. П. Павлова профессором Томского университета . . . . .	375
А. А. Лалаян. И. П. Павлов и Кавказское медицинское общество . . . . .	386
Н. Н. Яковлев. Еще об общественной деятельности И. П. Павлова . . . . .	398
<i>Научные конференции и съезды</i>	
Совещание по координации научно-исследовательских работ в области дальнейшего развития физиологического учения И. П. Павлова . . . . .	399
В правлении Ленинградского общества физиологов, биохимиков и фармакологов . . . . .	400
<i>Переписка с читателями</i>	
К вопросу о влиянии слюнных желез на углеводный обмен (письмо в редакцию). — М. Кяхана . . . . .	402
Письмо в Редакцию — Ю. Татаринцов . . . . .	404
<b>№ 4</b>	
Д. Н. Насонов и Д. Л. Розенталь. Фактор времени при оценке возбудимости тканей . . . . .	405
И. И. Короткин и М. М. Сусллова. Исследование высшей нервной деятельности в сомнамбулической фазе гипноза при различной глубине гипнотического сна . . . . .	423
О. С. Культепина. О деятельности желудка у детей грудного возраста . . . . .	432
Е. В. Морачевская. Характеристика двигательной деятельности кишечника в различные возрастные периоды . . . . .	437
А. М. Мещеряков и А. Г. Коротков. Участие задних корешков спинного мозга в иннервации кишечника . . . . .	443
Н. Н. Гуровский и Ф. П. Космолинский. К вопросу о периодической секреции кишечника у собак . . . . .	451
И. С. Заводская. Влияние гистамина на ферментативные свойства желудочного сока . . . . .	456
Н. М. Климов. Сезонные особенности секреторной и моторной функции желудка у северных оленей . . . . .	460
Д. К. Куимов. Секреторная деятельность поджелудочной железы у тонкорунных овец . . . . .	468
М. В. Саликова. Механизм патологических интероцептивных влияний с мочевого пузыря на секреторную функцию желудка . . . . .	474
Е. Б. Берхин. О влиянии снотворных веществ на мочеотделение . . . . .	482

Стр.

Стр.

*Методика физиологических исследований*

- В. А. Кисляков при участии Р. Л. Шейкина. Методика изучения влияния с вестибулярного аппарата на высшую нервную деятельность . . . . . 486
- Н. П. Пятницкий. Простой способ операции павловского желудка у собак . . . . . 488
- К. П. Михальцов. К методике графической регистрации сокращений преджелудков и пищеводного жолоба у телят . . . . . 490
- П. И. Никитин. Методика учета диуреза вне условнорефлекторной камеры с применением графической регистрации . . . . . 492
- П. Г. Меньшаков и Г. С. Кузнецов. Методика наложения фистулы мочевого пузыря у крупного рогатого скота . . . . . 496

*Критика и библиография*

- А. Т. Загоруйко. К критике субъективного метода в физио-

логии нервной системы и органов чувств . . . . . 498

*Из истории физиологической науки*

- Г. Е. Владимиров. А. Я. Данилевский—основоположник отечественной биохимии . . . . . 509
- К. В. Бунин. Материалы к истории изучения в России нервной регуляции сердечно-сосудистой системы (XIX в.) . . . . . 516

*Научные конференции и съезды*

- Итоги работы Ленинградского общества физиологов, биохимиков и фармакологов им. И. М. Сеченова за прошедший год. — Б. В. Павлов . . . . . 525
- Постановления IX сессии Научного совета по проблемам физиологического учения И. П. Павлова при Президиуме Академии Наук СССР 23 мая 1953 г. . . . . 528

## № 5

- А. Б. Гаккель и Н. В. Зинина. Изменения высшей нервной деятельности у людей в возрасте свыше 60 лет . . . . . 533
- В. Д. Волкова. О некоторых особенностях образования условных рефлексов на речевые раздражители у детей . . . . . 540
- Н. А. Рожанский. Физиологические механизмы опытно-вызванного эпилептического припадка . . . . . 549
- А. И. Карамян. Об особенностях патологии высшей нервной деятельности низших позвоночных . . . . . 561
- В. Д. Глезер. Условнорефлекторное сужение зрачка . . . . . 571
- И. А. Булыгин. Некоторые данные о кортикальной регуляции безусловных интерцептивных рефлексов . . . . . 580
- А. А. Белоус и М. А. Гребенкина. Условные рефлексы с каротидных хеморецепторов . . . . . 591
- Н. И. Аринчин и И. Г. Карманова. Условнорефлекторное изменение венозного давления и тонуса венозных сосудов . . . . . 594
- Н. М. Шамарина и Т. Н. Немеянова. О переделке рефлекторных реакций спинного мозга в условиях эксперимента . . . . . 601
- А. Охнянская. Исследование дыхательно-сосудистого рефлекса . . . . . 610

- В. С. Шапот, И. Р. Петров, К. Г. Громова и Т. Е. Кудрицкая. О роли возбуждения центральной нервной системы в повышении чувствительности организма к кислородной недостаточности . . . . . 614

*Методика физиологических исследований*

- В. М. Смирнов. Методика дермолексии в применении к изучению второй сигнальной системы . . . . . 618
- М. М. Атаев. Методика одновременной регистрации зрачковых условных рефлексов и электроэнцефалограммы у человека . . . . . 622
- В. Е. Робинсон. Модификация операции павловского желудка . . . . . 626
- О. Б. Собнева и В. Е. Робинсон. Модификация кишечноподжелудочной фистулы . . . . . 629
- Н. У. Базанова, М. К. Степанкина и М. Ф. Архангельская. К методике изучения деятельности пищеварительного тракта верблюда . . . . . 632

*Критика и библиография*

- В. К. Федоров. К дискуссии по вопросу о типах высшей нервной деятельности человека (по поводу статьи А. Г. Иванова-Смоленского «Об изучении типов внешней высшей нервной



	Стр.		Стр.
деятельности животных и человека") . . . . .	634	70—80-х годов (еще раз по поводу „исторической концепции“ проф. Ф. Р. Бородулина о „борьбе“ русского патолога с С. П. Боткиным) . . . . .	662
И. С. Розенталь. М. А. Усиевич. Физиология высшей нервной деятельности. (Статьи и доклады) . . . . .	640	<i>Материалы к биографии И. П. Павлова</i>	
Г. П. Конради. М. А. Усиевич. Физиология высшей нервной деятельности. (Статьи и доклады) . . . . .	644	И. В. Данилов, Н. М. Гуреева и Ф. С. Назаров. К характеристике педагогической деятельности И. П. Павлова . . . . .	673
Н. А. Чебышева. Литература о И. П. Павлове, вышедшая за период с мая 1952 г. по апрель 1953 г. . . . .	650	Н. А. Чебышева. К избранной И. П. Павлова в почетные члены Ленинградского Отделения Российского Общества патологов . . . . .	675
<i>Из истории физиологической науки</i>			
П. Н. Веселкин. Об исторической оценке русской патологии			
<b>№ 6</b>			
В. Н. Зворыкин. Изменения высшей нервной деятельности в условиях разреженного воздуха . . . . .	677	Б. А. Вартапетов, Е. С. Кузьменко и А. Д. Судакова. Метод графической регистрации движений рога матки в хроническом опыте (кожно-маточный мостик) . . . . .	738
Л. В. Донская. О перестройке иннервационных отношений антагонистических мышц (Электродиографическое исследование) . . . . .	685	В. В. Мурашко. Чернильный пистик и чернильный электромагнитный регистратор времени для кимографа . . . . .	740
Д. П. Матюшкин. Рефлекторное последствие (следовое возбуждение) нервных центров спинного мозга . . . . .	689	<i>Критика и библиография</i>	
Г. Я. Прийма. Пессимум частоты и силы раздражения сердца . . . . .	699	П. Н. Веселкин. Еще раз о принципах павловской физиологии в перестройке теории регуляции дыхания . . . . .	742
Р. И. Сафаров. Секреторная деятельность желез желудка собаки при выключении солнечного сплетения . . . . .	705	Н. Т. Федоров. В. В. Ефимов. Биофизика для врачей. Медгиз, 1952 г. 342 стр.	754
Н. А. Галицкая. Влияние выключения различных компонентов иннервации скелетной мышцы на ее функциональные свойства . . . . .	710	<i>Научные конференции и съезды</i>	
Н. А. Куценко и Г. А. Нечаева. Влияние различных нарушений иннервации мышцы на содержание в ней аденозинтрифосфорной кислоты, фосфокреатина, гликогена и молочной кислоты . . . . .	719	Постановление Совещания по физиологии сельскохозяйственных животных при институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, 20—24 июня 1953 . . . . .	757
<i>Методика физиологических исследований</i>			
В. В. Фанарджян и И. Г. Карманова. Методика двигательных пищевых условных рефлексов у мелких животных и птиц . . . . .	729	Заседание, посвященное 104-й годовщине со дня рождения И. П. Павлова. — Б. В. Павлов . . . . .	759
Т. М. Турпаев. Методика регистрации тонуса бронхиальной мускулатуры . . . . .	732	<i>Из редакционной почты</i>	
В. В. Розенблат. О новой конструкции ртутного динамометра . . . . .	734	Еще о факторе времени при оценке возбудимости тканей. (Письмо в редакцию)—Д. Н. Насонов и Д. Л. Розенталь . . . . .	773
		Именной указатель авторов статей, помещенных в т. XXXIX „Физиологического журнала СССР“ им. И. М. Сеченова“ за 1953 г.	764
		Содержание т. XXXIX „Физиологического журнала СССР“ им. И. М. Сеченова“ за 1953 г.	767

## К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

1. В „Физиологическом журнале СССР им. И. М. Сеченова“ публикуются статьи проблемно-теоретического и методологического характера по вопросам физиологии, физиологической химии и фармакологии; экспериментальные исследования, выдвигающие обобщения на основе достаточно широкого фактического материала; статьи по истории отечественной науки, критические статьи, библиография, рецензии, отчеты о научных конференциях.

В журнале печатаются только статьи, еще нигде не опубликованные. Не принимаются к печати предварительные сообщения по незаконченным экспериментальным работам.

2. Рукопись должна быть визирована ответственным научным руководителем лаборатории, отдела или кафедры и сопровождена направлением от учреждения, где выполнялась работа.

Название учреждения и город, где выполнялась работа, должны быть указаны в заголовке статьи после фамилии автора.

3. Размер рукописи не должен превышать 0,5 авторского листа (11 машинописных страниц текста). Рукописи большего размера могут присылаться только после предварительного согласования с Редакцией. Число рисунков или таблиц при рукописи не должно превышать пяти.

4. Рисунки, диаграммы, фотографии и т. п. посылаются при описи. Подписи к рисункам должны даваться на отдельном листе в двух экземплярах. Фотоснимки следует присылать обязательно в 2 экземплярах.

5. При наличии ссылок на литературу желательно достаточно полное упоминание современных советских авторов; к рукописи должен быть приложен список литературы. Список литературы помещается в конце статьи и должен включать только тех авторов, имена которых упоминаются в тексте статьи. В список включаются в алфавитном порядке сначала русские авторы, а затем иностранные. После названия журнала или книги указываются: том, страница, год, например: Петрова Н. И., Физиолог. журн. СССР, 19, 137, 1935; номер тома выделяется подчеркиванием; при указании иностранных журналов следует придерживаться международной транскрипции.

6. Рукописи должны быть четко отпечатаны на машинке на одной стороне листа и направляться в Редакцию в двух экземплярах, из которых один должен быть первым машинописным экземпляром. Фамилии иностранных авторов в тексте статей должны даваться в русской, а при ссылке на список литературы — в оригинальной транскрипции, например: „Штейнах (Steinach, 1895) наблюдал сокращение гладких мышц...“. Иностранные слова должны быть вписаны на машинке или от руки — четко, библиотечным почерком.

Работа русского автора, опубликованная на иностранном языке, включается в русский алфавит, причем перед иностранным написанием фамилии автора фамилия и инициалы его даются по-русски в круглых скобках, например: (Иванов С. Н.) Ivanoff S. N., Pflüg. Arch., 60, 593, 1895.

Рукопись, присланная без соблюдения указанных правил, Редакцией не принимается и возвращается автору.

7. Редакция оставляет за собой право по мере надобности сокращать статьи.

8. В случае возвращения статьи автору на переработку первоначальная дата ее поступления сохраняется за ней в течение срока до 3 месяцев.

9. В случае невозможности помещения статьи в „Физиологическом журнале“ один из двух экземпляров рукописи может быть возвращен автору.

Редакция просит авторов в конце статьи указывать свой адрес, а также имя и отчество полностью.

Рукописи следует направлять по адресу: Ленинград, В. О., Менделеевская лин., 1. Издательство Академии Наук СССР, Редакция „Физиологического журнала СССР“. Телефон А-279-72.

## СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
В. Н. Зворыкин. Изменения высшей нервной деятельности в условиях разреженного воздуха . . . . .	677
Л. В. Донская. О перестройке иннервационных отношений антагонистических мышц (электромиографическое исследование) . . . . .	685
Д. П. Матюшкин. Рефлекторное последствие (следовое возбуждение) нервных центров спинного мозга . . . . .	689
Г. Я. Прийма. Пессимум частоты и силы раздражения сердца . . . . .	699
Р. И. Сафаров. Секреторная деятельность желез желудка собаки при выключении солнечного сплетения . . . . .	705
Н. А. Галицкая. Влияние выключения различных компонентов иннервации скелетной мышцы на ее функциональные свойства . . . . .	710
Н. А. Куценко и Г. А. Нечаева. Влияние различных нарушений иннервации мышцы на содержание в ней аденозинтрифосфорной кислоты, фосфокреатина, гликогена и молочной кислоты . . . . .	719
<i>Методика физиологических исследований</i>	
В. В. Фанарджян и И. Г. Карманова. Методика двигательных пищевых условных рефлексов у мелких животных и птиц . . . . .	729
Т. М. Турпаев. Методика регистрации тонуса бронхиальной мускулатуры . . . . .	732
В. В. Розенблат. О новой конструкции ртутного динамометра . . . . .	734
Б. А. Вартапетов, Е. С. Кузьменко и А. Д. Судакова. Метод графической регистрации движений рога матки в хроническом опыте (кожно-маточный мостик) . . . . .	738
В. В. Мурашко. Чернильный писчик и чернильный электромагнитный регистратор времени для кимографа . . . . .	740
<i>Критика и библиография</i>	
П. Н. Веселкин. Еще раз о принципах павловской физиологии в перестройке теории регуляции дыхания . . . . .	742
Н. Т. Федоров. В. В. Ефимов. Биофизика для врачей. Медгиз, 1952 г. 342 стр. . . . .	754
<i>Научные конференции и съезды</i>	
Постановление Совещания по физиологии сельскохозяйственных животных при Институте физиологии И. П. Павлова Академии Наук СССР, 20—24 июня 1953 г. . . . .	757
Заседание, посвященное 104-й годовщине со дня рождения И. П. Павлова. — Б. В. Павлов . . . . .	759
<i>Из редакционной почты</i>	
Еще о факторе времени при оценке возбудимости тканей. (Письмо в редакцию) — Д. Н. Насонов и Д. Л. Розенталь . . . . .	762
Именной указатель авторов статей, помещенных в т. XXXIX „Физиологического журнала СССР им. И. М. Сеченова“ за 1953 г. . . . .	763
Содержание т. XXXIX „Физиологического журнала СССР им. Сеченова за 1953 г. . . . .	767

12 руб.

**ОТКРЫТА ПОДПИСКА  
НА ЖУРНАЛЫ АКАДЕМИИ НАУК СССР  
на 1954 год**

Название журналов	Количество номеров в год	Подписная цена в руб.	Название журналов	Количество номеров в год	Подписная цена в руб.
Астрономический журнал	6	54	Известия АН СССР, серия географическая . . . . .	6	54
Биохимия . . . . .	6	72	Известия АН СССР, серия геологическая . . . . .	6	90
Ботанический журнал . . . . .	6	72	Известия АН СССР, серия геофизическая . . . . .	6	54
Вестник Академии Наук СССР . . . . .	12	90	Известия АН СССР, серия математическая . . . . .	6	54
Вестник древней истории . . . . .	4	96	Известия АН СССР, серия физическая . . . . .	6	72
Вопросы языкознания . . . . .	6	96	Известия Всесоюзного географического общества . . . . .	6	54
Доклады Академии Наук СССР (без переплета) . . . . .	36	360	Коллоидный журнал . . . . .	6	45
Доклады Академии Наук СССР (с 6 папками, колленкоровыми с тиснением) . . . . .	36	384	Математический сборник . . . . .	6	108
Журнал аналитической химии . . . . .	6	36	Микробиология . . . . .	6	72
Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова . . . . .	6	90	Почвоведение . . . . .	12	108
Журнал общей биологии . . . . .	6	45	Прикладная математика и механика . . . . .	6	72
Журнал общей химии . . . . .	12	180	Природа . . . . .	12	84
Журнал прикладной химии . . . . .	12	126	Советское государство и право . . . . .	8	120
Журнал физической химии . . . . .	12	180	Советская этнография . . . . .	4	72
Записки Всесоюзного минералогического общества . . . . .	4	30	Успехи современной биологии . . . . .	6	48
Зоологический журнал . . . . .	6	135	Успехи химии . . . . .	8	64
Известия Академии Наук, Отделение литературы и языка . . . . .	6	54	Физиологический журнал им. И. М. Сеченова . . . . .	6	72
Известия АН СССР, Отделение химических наук . . . . .	6	96	<b>РЕФЕРАТИВНЫЙ ЖУРНАЛ</b>		
Известия АН СССР, Отделение технических наук . . . . .	12	180	Астрономия . . . . .	12	91.20
Известия АН СССР, серия биологическая . . . . .	6	72	Математика . . . . .	12	91.20
			Механика . . . . .	12	91.20
			Физика . . . . .	12	240
			Химия . . . . .	24	360

**ПОДПИСКА ПРИНИМАЕТСЯ**

ГОРОДСКИМИ И РАЙОННЫМИ ОТДЕЛАМИ «СОЮЗПЕЧАТИ»,  
ОТДЕЛЕНИЯМИ И АГЕНТСТВАМИ СВЯЗИ, МАГАЗИНАМИ «АКАДЕМКНИГА»,  
А ТАКЖЕ КОНТОРОЙ «АКАДЕМКНИГА» ПО АДРЕСУ:  
МОСКВА, ПУШКИНСКАЯ УЛ., ДОМ 23.